

КОРМОВЫЕ РЕСУРСЫ, ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ПИЩЕЙ И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

©2005 г. Б. Д. Абатуров

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071

e-mail: abaturov@eimb.ru

Поступила в редакцию 30.11.2004 г.

Рассмотрены особенности питания растительноядных млекопитающих как основы энергетического и материального баланса животных. Обсуждаются зависимости показателей питания и состояния животных от особенностей кормовой растительности. Оценена роль количества корма и его качества (питательной ценности) в обеспечении полноценным питанием. Показано, что максимальное потребление, достигаемое при уровне насыщения, характеризуется аллометрической зависимостью от размеров (массы) тела. У мелких животных (20 г-8 кг) потребление изменяется в соответствии с $M^{0,698}$, у крупных (4 кг-4 т) - $M^{0,861}$. Различия объясняются разным характером переработки корма в пищеварительном аппарате крупных и мелких животных. Охарактеризована питательная ценность разных типов кормовой растительности, которая зависит от состава питательных веществ (углеводы, белки, жиры и др.) и эффективности их усвоения (переваримости). Переваримость линейно связана с содержанием в кормовой фитомассе лигнина и кремнекислоты. Приведены уравнения регрессии этих связей. Эффективность усвоения (переваримости) неодинакова у разных животных и зависит от адаптивных особенностей их пищеварительного аппарата. Нежвачные копытные (лошади) с заднекишечным типом ферментации способны потреблять низкопитательные корма, компенсируя низкую переваримость большим уровнем потребления, жвачные обеспечивают необходимый уровень питания более глубокой переработкой корма и более высокой избирательностью. Оценен энергетический и азотный баланс разных видов в зависимости от особенностей пастбищной растительности, описана реакция популяций, их численности и распространения на изменение кормового качества растительности. Показано, что даже при обилии корма и максимальном потреблении потребности в питательных веществах и энергии не удовлетворяются, если качество корма ниже критического уровня. Особенности кормовой растительности накладывают ограничение на распространение и численность растительноядных млекопитающих.

Основа жизнеспособности любых живых организмов – поддержание положительного энергетического и материального баланса, который складывается из соотношения двух составляющих: потребления организмом материальных и энергетических ресурсов (питание) и их расхода на жизнедеятельность (метаболизм). Если закономерности метаболизма, его интенсивности, зависимости от условий среды обитания и биологических особенностей организма в отношении гомойотермных животных (птиц, млекопитающих и др.) 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 отечественной зоологии на более низком уровне. До сих пор сохранились представления, что разнообразие потребляемых в пищу видов растений и большие общие запасы фитомассы, превышающие потребности расти-

тельноядных 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.

Положительный энергетический и материальный баланс у растительноядных млекопитающих достигается в условиях полноценного питания, а оно в свою очередь непосредственно связано с особенностями кормовой растительности. 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, семяноядных и группу со смешанным питанием (Науом, 1948; Воронов, 1954 и др.). Среди копытных, особенно жвачных, также выделяются три группы: высокоизбирательные потребители легкоусвояемых растительных кормов, менее избирательные потребители мало питательных 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 сычуг, 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. 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 адаптации 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 распределения, и динамика их популяций.

Изучение питания в традиционной зоологии чаще всего ограничено выяснением видов растений, поедаемых и предпочитаемых разными видами животных. Совершенно очевидно, что состав поедаемых растений не дает представления о реальной обеспеченности животных пищей. Помимо оценки участия каждого вида растений в питании животного (в рационе) необходимо знать количество потребленной пищи, питательную ценность потребляемых растений и требования животных к их качеству.

Количество корма в окружающей среде и уровень потребления

Общеизвестна связь уровня потребления пищи живыми организмами с ее обилием (концентрацией) в окружающей среде, количественно выражающаяся в виде функциональной реакции организмов на изменение концентрации (плотности) кормового ресурса (Ивлев, 1955; Сушня, 1975; Федоров, Гильманов, 1980 и др.). Суть зависимости заключается в нарастании скорости потребления пищи по мере увеличения ее концентрации в среде, которое сменяется насыщением при достижении определенной плотности (плотности насыщения). Такая зависимость свойственна всем живым организмам, в том числе и растительноядным млекопитающим. Давно замечено, что при уменьшении запасов растительности на пастбище ниже определенного уровня потребление корма растительноядными млекопитающими снижается (Johnstone-Wallace, Kennedy, 1944). Эксперименты, выполненные на разных видах растительноядных млекопитающих, отразили именно такую зависимость, выражающуюся в увеличении потребления при нарастании запаса корма на пастбище с насыщением при достижении его определенного количества (Allden, 1962; Allden, Whittaker, 1970; Arnold, Campbell, 1972; Nevton, Young, 1974; Arnold, Dudzinski, 1978; Batzli et al., 1981; Trudell, White, 1981; Renecker, Hudson, 1986 и др.). Снижение уровня потребления пищи при падении обилия корма ниже плотности насыщения связано прежде всего с уменьшением скорости сбора (поедания) корма, что наблюдается у всех расти-

тельноядных млекопитающих от грызунов до копытных. Характерно, что скорость потребления корма складывается из скорости скусываний (щипков) и величины скусанной массы растений, приходящейся на 1 щипок. У северного оленя (*Rangifer tarandus*) число щипков во время активной пастбы варьирует в пределах 120-230 в минуту, а скусанная масса - 5-50 мг на 1 щипок (Trudell, White, 1981). Скорость потребления пищи при этом у разных млекопитающих меняется в соответствии с изменением кормовой фитомассы (рис. 1). У северного оленя 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) (Trudell, White, 1981). Сходные величины были получены и для других млекопитающих: у домашних овец с увеличением пастбищной фитомассы с 1000 до 4000 кг/га скорость потребления возрастала с 5 до 30 г/мин, у благородного оленя (*Cervus elaphus*) при изменении кормового запаса с 500 до 1000 кг/га потребление возрастало с 15 до 25 г/мин, у лемминга (*Lemmus trimicronatus*) 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 пастбы возрастала с 7 до 12 ч в сутки (Allden, Whittaker, 1970), там же при снижении кормовой фитомассы с 22 до 8 ц/га время пастбы овец увеличивалось с 7 до 10 ч (Arnold, 1960; 1964). Сайгаки (*Saiga tatarica*) в полупустыне Северного Прикаспия при изменении кормовой массы на пастбище с 740 до 178 кг/га увеличивали продолжительность пастбы с 6.5 до 10.5 ч, что практически обеспечивало им достаточный уровень потребления корма (Абатуров и др., 1998). 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 пастбы 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 сопровождалось увеличением продолжительности пастбы с 8 до 13 ч (Lundberg, Dannel, 1990). Совершенно очевидно, что поскольку длительность пастбищного периода в течение суток строго лимитирована и, например, у копытных, как правило, не превышает 50-60% суточного бюд-

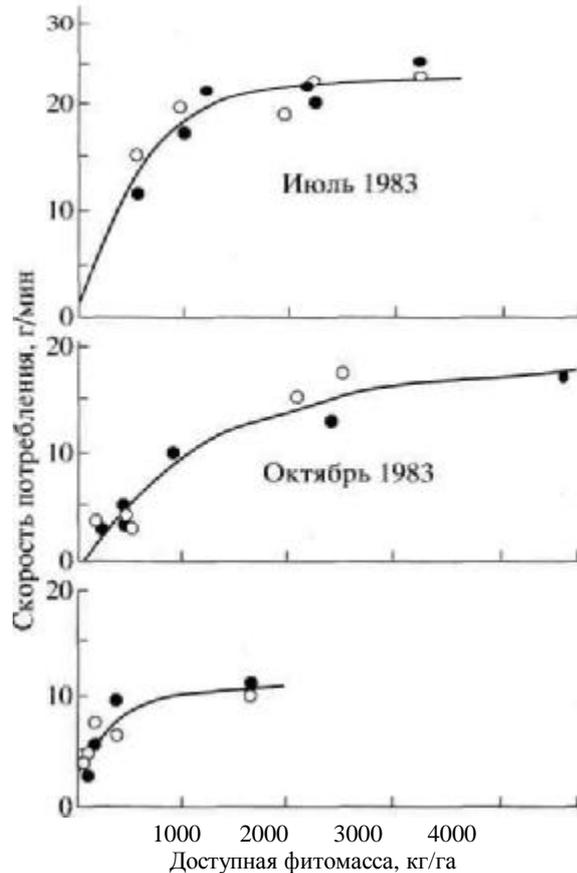


Рис. 1. Зависимость скорости потребления лосем корма от запасов доступного корма в лесу. (По: Renecker, Hudson, 1986; Renecker, Schwartz, 1997.)

жета времени, полная компенсация во многих случаях оказывается недостижимой.

На скорость и уровень 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 не кормовой массы (ветоши, непоедаемых растений) в общей надземной фитомассе: при увеличении доли не кормовой 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 отсутствия выпаса крупных копытных (скота) происходит накопление фитомассы с неблагоприятным для сурков соотношением кормовой и не кормовой массы.

При увеличении обилия корма достигается уровень насыщения, величина потребления становится максимальной и относительно постоянной. Величина максимального потребления зависит прежде всего от размерных параметров пищеварительного аппарата животных. Поскольку масса и объем органов пищеварения в соответствии с известным принципом подобия организмов меняется пропорционально изменению 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. Как известно, зависимость основных биологических процессов в живых организмах, в том числе потребления и усвоения корма, от размеров животных имеет степенной характер, отражающий особенности их аллометрии (Шмидт-Нильсен, 1987; Дольник, 1982, 2002; Neusner, 1992). Обычно потребление корма связывают с массой тела в степени 0.73 или 0.75. Однако у крупных и мелких растительноядных млекопитающих эта величина различается: для мелких (в основном грызунов) степенной показатель равен 0.698, что близко отражает соотношение массы и поверхности любого тела; для крупных (преимущественно для жвачных) - 0.861 (Абатуров, Лопатин, 1987). Эти данные позволяют заключить, что у мелких млекопитающих (грызунов) величина потребления является функцией поверхности пищеварительного аппарата и зависит от скорости переработки пищи в зоне контакта пищевой массы со слизистой оболочкой органов пищеварения. У крупных млекопитающих, у которых переработка пищи в большей мере осуществляется во всем объеме пищевой массы, уровень потребления более связан с объемом (емкостью) органов пищеварения (Абатуров, Холодова, 1989). В целом связь суточного потребления пищи мелкими (20 г-8 кг) (C г, сух. масса) и крупными (4 кг-4 т) (C° г, сух. масса) растительноядными млекопитающими с массой их тела (W , г) описывается уравнениями (Абатуров, Лопатин, 1987):

$$C = 0.554 W^{0.698}; \quad C^\circ = 0.149 W^{0.861}.$$

Характерно, что степенной характер связи потребления корма с массой тела проявляется уже на уровне сбора (скусывания) корма, зависящего от размеров ротового аппарата, челюстных мышц, зубов (Shipleу et al., 1994). Скорость поедания корма у растительноядных животных массой от 50 г до 547 кг изменялась по материалам этих авторов в соответствии с $M^{0.71}$.

Сказанное позволяет заключить, 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. По этой причине относительное (к массе тела) потребление корма у мелких растительноядных всегда выше, чем у крупных. Тем не менее, пищевая нагрузка на единицу поверхности пищеварительного аппарата у тех и других остается одинаковой. Если бы переработка кормовой массы происходила у всех только в зоне ее контакта со слизистой оболочкой органов пищеварения, то и эффективность усвоения (переваримость) была бы у них в той же степени одинаковой. Очевидно, утверждение, высказываемое нами раньше (Абатуров, 1979; 1984), о том, что большая относительная поверхность пищеварительного аппарата мелких млекопитающих обеспечивает им более высокую переваримость кормов по сравнению с крупными, следует признать ошибочным. Однако крупные млекопитающие в результате максимального наполнения пищеварительного тракта кормовой массой получили возможность ее дополнительной переработки во всем объеме посредством эндосимбиоза, благодаря чему они стали способны более полно осваивать малопитательный и слабопереваримый кормовой материал (Абатуров, Лопатин, 1987; Наумова, 1999). Очевидно, и мелкие растительноядные млекопитающие (грызуны) могли бы пойти по этому же пути, максимально наполняя желудочно-кишечный тракт. Нами было показано ранее, что наполнение желудка, например, у малого суслика в дневной наиболее напряженный с высокой подвижностью период суточной активности не превышает 2 г кормовой массы (сух. вес), тогда как максимальное наполнение (в ночной период) достигает 15-16 г (Абатуров, Кузнецов, 1976). Повидимому, максимальное наполнение желудка ограничивает подвижность мелких животных и невыгодно для них. Таким образом, мелкие млекопитающие (грызуны) проигрывая в эффективности переработки грубых кормов и, следовательно, в освоении растительных кормовых ресурсов, выигрывают в подвижности. У крупных млекопитающих максимальное наполнение желудочно-кишечного тракта, достигающее 20% массы тела, сопровождается ростом расхода энергии, из-за чего возрастает потребная мощность и возникает дефицит потребной энергии (Дольник, 1982). Однако эти потери компенсируются выигрышем за счет эффективной переработки малопитательных кормов и более полным освоением кормовых ресурсов (Абатуров, Лопатин, 1987).

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 работы пищеварительного аппарата, физиологического состо-

яния 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 низкопитательных, 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, 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 полевков (*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.

Качество и питательная ценность растительных кормовых ресурсов

Как отмечено выше, растительная кормовая масса отличается большой неоднородностью и изменчивостью по пищевому качеству, что в итоге сказывается на обеспеченности животных пищей, их энергетическом и материальном балансе даже в условиях обилия кормовых растений в окружающей среде. Питательная ценность растительности складывается из нескольких показателей (параметров) кормового материала, главные из которых - биохимический состав и переваримость. Исходно они определяются особенностями клеточной структуры растительного материала: важнейшее значение имеют клеточная оболочка (клеточная стенка) и содержимое

клетки (цитоплазма). *Клеточная оболочка* образована трудно перевариваемыми углеводами, прежде всего целлюлозой и гемицеллюлозой, объединяемых понятием клетчатка, а также включает лигнин и соединения кремния, обеспечивающие прочность клеточных стенок. *Клеточное содержимое* включает важнейшие органические и минеральные питательные вещества, в том числе растворимые углеводы, протеин, липиды. Важнейшее значение для оценки качества корма имеет содержание в нем протеина и углеводов, обладающих различной функциональной значимостью в организме и питании. Содержание протеинов определяет азотный (белковый) баланс организма. Среди углеводов безазотистые экстрактивные вещества (БЭВ), образованные преимущественно растворимыми углеводами (сахара, крахмал и др.), служат наравне с клетчаткой основным энергетическим источником для животных. Особое значение имеет клетчатка, образующая основу клеточных оболочек, от количества которой в кормовой органической массе зависит эффективность переваривания корма.

Биохимический состав кормовой растительности отличается чрезвычайно большой изменчивостью, что связано с различиями состава между таксономическими группами растений, между разными структурными частями растения, с сезонной изменчивостью, зависящей от возраста (фенологической фазы) растения. Наиболее различаются между собой по биохимическому составу семенные, древесно-кустарниковые и травянистые корма. Высокой кормовой ценностью, как известно, отличаются семенные (зерновые) корма, что связано с большим содержанием в них растворимых углеводов (БЭВ) (70-80%) и весьма низким - клетчатки (4-9%), лигнина (11%) и кремния (менее 1%) (табл. 1). Древесно-кустарниковые корма разделяются на несколько самостоятельных групп: ветки, листья, кора. Веточные корма (побеги без листьев) - основной корм лесных копытных в зимний период - характеризуются невысокой кормовой ценностью. Бросается в глаза прежде всего весьма низкое в них содержание протеина (всего 5-9%), высокое содержание клетчатки (до 36%) и относительно невысокое - БЭВ (35-45%). Характерно, что в 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 - мало отличается по содержанию питательных веществ и кормовой ценности от ветвей. Более того, для нее (кора осины, ивы, дуба) характерно еще более низкое содержание протеина (3-5%). Высокое кормовое качество свойственно листьям большинства древесно-кустарниковых пород, что связано с низким со-

Таблица 1. Химический состав кормовых растений (% на сухую массу). (Источники: Ларин и др., 1950; Козловский, 1971; Абатуров и др., 1998; Киреев и др., 1977; Regelin et al., 1987 и др.)

Растение	Дата	Фенофаза	Части растения	Сырой протеин	Сырой жир	Сырая клетчатка	БЭВ	Зола	Лигнин	Органо-генный кремний
Семена (зерно)										
Ячмень	-	-	-	5.3-12.1	1.5-3.0	4.1-15	66.4-75.5	2.6-7.1	11.4	0.91
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	-	-
Овес	-	-	-	11.8-12.3	4.8-5.6	9.4-11.4	67.7-69.4	3.7-3.8	-	-
Просо	-	-	-	14.0-14.8	2.1-3.7	8.3-9.4	70.3-77.2	3.8-4.3	-	-
Кукуруза	-	-	-	11.2-12.0	4.7-5.5	2.5-3.1	77.6-79.8	1.5-1.8	-	-
Горох	-	-	-	25.0-25.4	1.6-2.2	4.9-6.2	62.6-65.4	2.8-3.2	-	-
Соя	-	-	-	33.2-37.5	1.3-15.3	7.0-8.2	31.1-51.0	5.1-5.9	-	-
Корне- и клубнеплоды										
Картофель	-	-	-	7.8-9.6	0.5-1.6	2.7-3.5	80.3-84.3	4.6-5.1	-	-
Морковь	-	-	-	7.6-9.8	1.6	8.7-8.9	72.3-74.7	7.3-7.4	-	-
Деревья и кустарники										
Осина (<i>Populus tremula</i>)	Июнь	Вегетация	Листья	18.2	-	-	-	-	24.8	-
	Декабрь	Зимний покой	Ветви	5.1-5.8	4.3-6.4	31.4-36.4	40.4-43.8	2.5-3.2	-	-
	Апрель	Зимний покой	Кора	5.0	10.7	27.2	45.9	4.6	-	-
Ива козья (<i>Salix caprea</i>)	Декабрь	Зимний покой	Ветви	5.2-8.5	3.2-4.1	28.2-36.8	39.3-43.0	2.7-3.7	-	-
	Апрель	Зимний покой	Кора	5.7	3.0	30.5	50.7	4.5	-	-
Береза (<i>Betula papyrifera</i>)	Август	Вегетация	Листья	16.0	-	-	-	-	18.4	-
	Февраль	Зимний покой	Однолетние ветви	6.9	-	-	-	-	23.1	-
	Февраль	Зимний покой	Старые ветви	4.9	-	-	-	-	20.3	-
Сосна (<i>Pinus sylvestris</i>)	Декабрь	Зимний покой	Ветви, хвоя	6.3-9.0	9.8-12.3	27.4-30.6	35.7-38.1	1.5-2.1	-	-
	Апрель	Зимний покой	Кора	3.3	5.9	26.0	54.8	2.4	-	-
Дуб черешчатый (<i>Quercus robur</i>)	Ноябрь-Декабрь	Зимний покой	Ветви	5.5-6.6	1.1-1.6	29.6-34.8	-	1.9-2.4	-	-
Крушина ломкая (<i>Frangula alnus</i>)	Март	Зимний покой	Кора	4.2-4.5	2.0-2.1	27.5-29.3	-	3.3-3.6	-	-
Лещина (<i>Corilus avellana</i>)	Март	Зимний покой	Ветви	8.2	2.1	34.1	46.4	9.3	20.4	1.27
Вяз мелколистный (<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
Травы (семейство Злаки)										
Ковыль (<i>Stipa capillata</i>)	11 мая	Кущение	Листья	16.9	3.9	26.4	44.9	7.9	-	-
Ковыли (<i>Stipa</i> sp. sp.)	Май-июнь	Колошение	Листья	10.6-11.5	2.7-3.5	31.4-32.0	48.0-49.7	5.7-7.4	-	-
	Июнь	Цветение	Листья	5.0-11.8	2.0-3.8	21.5-36.5	39.0-66.1	5.1-9.3	-	-
	Август	Плодоношение	Листья	5.9-9.8	1.3-4.6	27.4-37.4	40.2-59.4	6.0-7.6	-	-
	Сентябрь	Засыхание	Листья	3.4-4.3	3.4-4.8	31.0-34.2	51.8-53.7	6.5-7.1	18.0	1.43

Таблица 1. Окончание

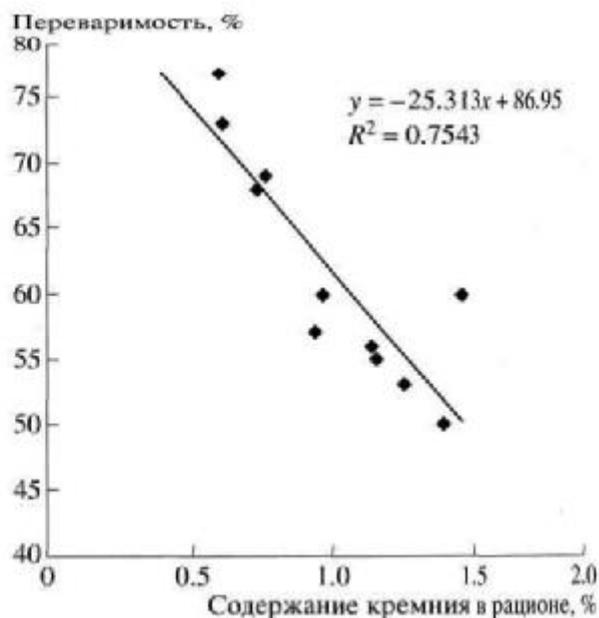
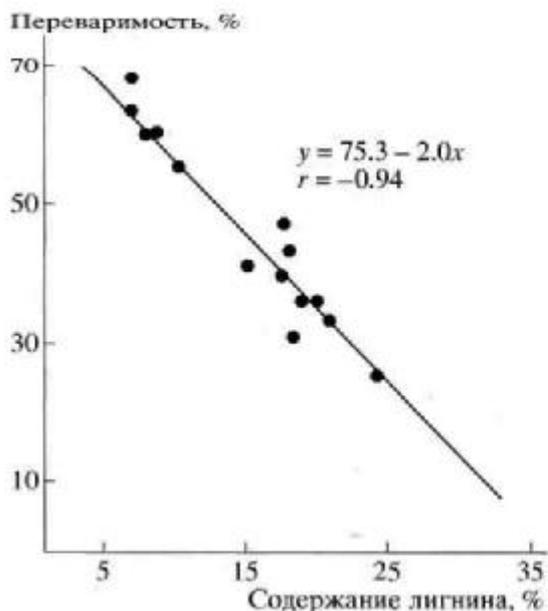
Растение	Дата	Фенофаза	Части растения	Сырой протеин	Сырой жир	Сырая клетчатка	БЭВ	Зола	Лигнин	Органо-генный кремний
Типчак (<i>Festuca valesiaca</i>)	Май	Кущение	Листья	16.2	3.3	24.6	47.9	8.0	-	-
	Июль	Плодоношение	Листья	11.4	2.5	31.6	47.5	7.0	18.4	1.74
	Октябрь	Засыхание	Ветошь	9.7	2.4	32.5	47.5	8.5	22.4	1.89
	Декабрь	Зимний покой	Зеленые листья	11.1	2.5	32.1	46.2	8.1	-	1.84
Житняк пустынный (<i>Agropyron desertorum</i>)	Апрель	Кущение	Листья	13.0	2.2	31.7	46.1	7.2	-	1.78
	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)										
Рогач песчаный (<i>Ceratocarpus arenarius</i>)	Август	Плодоношение	Все растение	11.7	2.5	29.2	49.4	7.2	18.0	1.12
Бассия (<i>Bassia sedoides</i>)	Август	Вегетация	Все растение	11.5	2.6	30.3	48.2	7.4	18.5	1.01
Прутняк простертый (<i>Kochia prostrate</i>)	Июнь	Вегетация	Все растение	11.8	2.6	34.8	43.9	6.9	■-гв	1.29
			Верхушки	11.5	2.7	31.8	48.9	5.1	-	0.61
	Сентябрь	Цветение-плодо-ношение	Все растение	12.0	2.5	32.4	45.6	5.9	-	1.31
			Верхушки	12.7	2.6	33.2	46.7	6.3	-	0.72
Травы (семейство Крестоцветные)										
Клоповник (<i>Lepidium perfoliatum</i>)	Май	Бутонизация-цветение	Верхняя часть растения	14.1	2.8	30.5	45.8	6.7	17.6	1.47
Дескурайния (<i>Descurainia Sophia</i>)	Май	Цветение	Верхняя часть растения	12.2	2.6	30.4	47.5	7.3	20.1	1.5
Травы (семейство Бобовые)										
Люцерна степная (<i>Medicago romanica</i>)	Май	Бутонизация	Все растение	17.6	2.9	28.4	46.1	5.0	18.2	0.52
	Август	Плодоношение	Все растение	19.4	2.8	28.5	44.4	4.8	-	0.44
Травы семейство Сложноцветные и Кермековые)										
Грудница волосистая (<i>Galatella villosa</i>)	Июнь	Бутонизация	Верхушки	13.2	2.8	34.2	45.1	4.7	-	0.52
			Все растение	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
	Сентябрь	Плодоношение	Верхняя половина	12.4	2.8	34.1	43.7	7.1	17.1	0.91
Полынь австрийская (<i>Artemisia austriaca</i>)	Декабрь	Зимний покой	Взрослое растение	14.1	2.6	29.2	48.8	5.4	-	1.14
			Ювенильное растение	13.1	2.6	31.1	46.0	7.1	-	0.87
Кермек (<i>Limonium sareptanum</i>)	Июнь	Бутонизация	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
	Сентябрь	Цветение	Все растение	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

держанием в них клетчатки (8%) и повышенным - протеина (до 18%).

Что касается травянистых кормов, то среди всего многообразия трав основную кормовую массу для растительноядных млекопитающих образуют лишь несколько семейств: злаковые, сложноцветные, бобовые, осоковые, маревые, зонтичные, крестоцветные. По степени участия в травостое первое место занимают злаки, на долю которых приходится около 25% всей учитываемой растительной кормовой массы (Ларин, Ларина, 1956). Злакам лишь немного уступают сложноцветные, хотя в полупустынях и пустынях они составляют основу травостоя. Участие остальных из перечисленных семейств в кормовой массе не опускается ниже 2-3%. Считается, что по питательной ценности, связанной с биохимическим составом, 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, по питательной ценности оказываются на последнем месте. Однако такие различия между видами разных семейств трудно улавливаются, так как маскируются сезонными изменениями химического состава и различиями между различными 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 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 (БЭВ) и увеличивается концентрация трудноусвояемых фракций - клетчатки и лигнина (табл. 1). Например, у травянистых растений на луговых пастбищах Африки (ЮАР, национальный парк Итоша) содержание протеина в кормовых 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).

Характерно, что по удельной энергетической ценности разные типы растительных кормов практически не различаются. Небольшие различия связаны только с незначительными колебаниями наиболее энергоемкой фракции - жира (38.1 кДж/г). Остальные фракции - протеин и все углеводы, на которые приходится подавляющая часть органической кормовой массы (более 95%), энергетически сходны (соответственно, 18.4 и 17.6 кДж/г), что и определяет энергетическое постоянство подавляющего большинства любой валовой растительной массы (17-19 кДж/г).

Переваримость - важнейший показатель кормового качества растительного корма, отражающий эффективность его усвоения. Не так важна величина потребленного корма, как его часть, усвоенная животным. Известно, что переваримость растений зависит от соотношения в их клеточной структуре клеточных оболочек и содержимого клеток (Van Soest, 1982; Robbins, 1983). Клеточные оболочки, которые, как было отмечено выше, образованы преимущественно клетчаткой (целлюлозой), не поддающейся перевариванию без участия симбиотических микроорганизмов, и инертными (почти полностью непереваримыми) соединениями лигнина и кремния, отрицательно влияют на эффективность переваривания корма. И наоборот, содержимое клеток (растворимые углеводы, протеины, минеральные вещества) положительно связано с переваримостью. Зная содержание этих веществ в кормовой массе, можно с определенным приближением судить об эффективности ее усвоения и, следовательно, о питательности. Обычно о переваримости сухого вещества корма судят по содержанию клетчатки. Но поскольку клетчатка в значительной степени комплексный по составу клеточный компонент, включающий разные по переваримости вещества, связь ее концентрации в корме с переваримостью сухого вещества изменчива и не всегда проявляется отчетливо. Теснее связаны с переваримостью лигнин и кремний. Они практически непереваримы, входят в состав клеточных оболочек, обеспечивая их прочность и устойчивость, и тем самым изолируют и защищают содержимое клеток (протеины, растворимые углеводы, минеральные вещества) от воздействия пищеварительных ферментов. Именно лигнин и кремний ограничивают степень пищеварительной переработки растительных тканей, что проявляется в тесной отрицательной корреляции переваримости с содержанием этих веществ в корме. Очевидно, по содержанию лигнина или кремния в потребляемых кормах можно с высоким приближением предсказывать эффективность их усвоения. У потребителей веточных кормов (у лося) наблюдается тесная связь переваримости корма (y) с содержанием лигнина (x) (рис. 2), которая описывается уравнением: $y = 75.3 - 2.0x$ ($r = -0.94$) (Schwartz et al., 1987). В свою очередь ингибирующее влияние кремнекислоты (SiO_2) на переваримость, сравнимое по силе влияния с лигнином, было замечено давно (Van Soest, Jones, 1968). Оценка связи переваримости корма (y) у сайгака с содержанием в потребленном корме кремния (x) также показала тесную линейную связь этих показателей (рис. 3), которая описывается уравнением регрессии: $y = 86.95 - 25.3x$ ($r = -0.87$) (Абатуров, 1999). Это уравнение позволяет предсказывать



для сайгаков коэффициент переваримости различных кормовых растений при концентрации кремния в их тканях выше 0.50%. Очевидно, при более низком содержании кремния линейность нарушается, как это было показано для бобовых растений с низким содержанием SiO₂ (Van Soest, Jones, 1968).

Характерно, что при разной концентрации кремния в рационе его содержание в фекалиях у каждого отдельно взятого животного остается относительно постоянным (табл. 2). У 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 небольшом диапазоне -

2.25-2.67%. Это позволяет заключить, что переработка растительного материала в пищеварительном тракте ограничивается определенной пороговой концентрацией кремния в кормовом материале. Хорошо заметно, что у разных видов животных концентрация кремния в фекалиях различается: у представителей рода баранов (домашняя овца, алтайский горный баран - архар) и особенно у лошадей (лошадь Пржевальского), потребляющих корма с более высоким содержанием кремния (т.е. более грубые), концентрация кремния в фекалиях устойчиво выше (более 3%), чем у сайгаков (табл. 2). Это свидетельствует о более высокой способности последних по сравнению с сайгаками переваривать грубые корма.

Таблица 2. Содержание органогенного кремния в рационе и фекалиях животных и переваримость рациона (% от сухой массы)

Сайгаки			Архары и домашние 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	-	-	-
0.98	2.41	59	1.13	3.16	64	-	-	-
1.14	2.57	57	1.21	3.60	66	-	-	-
1.16	2.55	55	1.41	3.83	63	-	-	-
1.31	2.67	51	1.51	3.79	59	-	-	-

Поскольку кремний, как и лигнин, инертны и практически не усваиваются, было предложено использовать их в качестве маркеров для непрямой оценки переваримости по соотношению того или другого из этих веществ в корме и фекалиях (Bergeim, 1926; Heller et al., 1928; Gallup, et al., 1945; Streeter, 1969). Нужно заметить, что использование кремния для этой цели осложняется поступлением минерального кремния в корм пасущегося животного с почвой и пылью, что нарушает его соотношение в кормовой массе и фекалиях и искажает истинную величину коэффициента переваримости (Ефимов, 1935; Streeter, 1969). Поэтому было предложено использовать для этой цели химически связанный в растительных тканях органогенный кремний (а не валовой, как обычно) с использованием специальной методики химического анализа (Колесников, Абатуров, 1997; Колесников, 2001) или же вносить поправку на поступление кремния с почвой (Абатуров Б.Д., Абатуров М.Ю., 1993). То же касается и лигнина. Поскольку лигнин частично разлагается в процессе пищеварения и, кроме того, представляет собой сложное многокомпонентное органическое соединение, состав и структура которого в образцах растительности разного происхождения неодинаковы (в том числе и в образцах потребленного корма и соответствующих ему непереваренных остатках - фекалиях), его использование в качестве индикатора переваримости оказывается не всегда успешным (Streeter, 1969; Абатуров и др., 2003).

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 ветви), меньше - в их листьях, молодых побегах и верхушках (см. табл. 1). Содержание кремния и лигнина меняется по сезонам: по мере созревания растения происходит их накопление в растительных тканях. Среди трав наибольшее содержание кремния свойственно злакам (до 2% и более), наименьшее бобовым (0.40-0.50%) (см. табл. 1). Очевидно, чем больше кремния в растительных тканях, тем "грубее" кормовой растительный материал. Все это определяет сезонную изменчивость переваримости растений, вызывает различия в 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, достигает 50% и снижается зимой (де-

кабрь-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 объясняется высоким содержанием в них кремния. Сайгаки, как и следовало ожидать, с наименьшей эффективностью (40%) усваивают злаки даже в начальные стадии вегетации, содержание кремния в которых превышает 1.60%, и с наибольшей эффективностью (более 70%) - бобовые (люцерну) и лилейные (тюльпаны), характеризующиеся самой низкой концентрацией кремния (0.40-0.50%) (табл. 3). Сравнение переваримости разных структурных частей растения показало, что сайгаки лучше всего усваивают 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%) (табл. 3). Последнее объясняет, почему в прямых балансовых опытах по определению переваримости при кормлении животных скошенными травами коэффициент переваримости, например, прутняка, который скашивался 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).

Что касается переваримости отдельных питательных веществ, то быстрее и полнее утилизируются в пищеварительном тракте растворимые углеводы, составляющие основу фракции БЭВ. По оценкам переваримости корма у нескольких видов африканских жвачных (*Alcelaphus buselaphus*, *Damaliscus korrigum*, *Ourebia ourebi*, *Redunca redunca*, *Tragelaphus scriptum*) более половины растворимых углеводов утилизировалось уже в рубце, а в целом их переваримость равнялась 80% (с колебаниями у разных видов от 70 до 88%) (Абатуров, 1993). У сайгаков переваримость углеводов (БЭВ) при питании разными растениями изменялась от 60 до 80% (Абатуров, 1998). У грызунов (общественная полевка; гребенщикова песчанка, *Meriones tamariscinus*; хомяк Радде, *Mesocricetus raddei*) усвоение растворимых угле-

Таблица 3. Содержание органогенного кремния в разных структурных частях и видах растений и их переваримость у сайгаков (% на сух. массу)

Растение	Части растения	Si	Переваримость
Люцерна степная	Все растение	-	72**
	Все растение	0.52	74*
Прутьяк простерты	Все растение	-	52**
	Все растение	1.30	54*
	Верхушки	0.61	72*
Грудница волосистая	Все растение	0.97	62*
	Верхняя часть со стеблем	0.79	67*
	Верхушки	0.52	74*
Кермек Гмелина	Все растение	1.16	58*
	Верхушки (соцветия)	0.82	66*
	Листья	0.47	75*
	Молодые побеги	0.69	69*
Типчак	Зеленые листья	1.74	43*
Житняк пустынный	Зеленые листья	1.78	42*
Острец ветвистый	Зеленые листья	1.84	40*
Мятлик луковичный	Зеленые листья	1.58	47*

* Коэффициент переваримости (y) рассчитан по уравнению регрессии: $y = 86.95 - 25.3x$ ($r = -0.87$), где x - содержание кремния в растительном образце (Абатуров и др., 1998; Абатуров, 1999);

** Коэффициент переваримости определен прямым балансовым методом в опытах по кормлению сайгаков в клетках (Абатуров и др., 1982).

водов изменялось почти в тех же пределах (52-86%) (табл. 4).

Протеин растительного корма отличается высокой переваримостью и во многих случаях усваивается полностью. Нужно заметить, что видимый коэффициент переваримости протеина, получаемый при определении переваримости, всегда существенно ниже реальной величины, так как при расчетах искажается наличием в фекалиях (в непереваренной кормовой массе) обменного азота (непищевого происхождения), поступающего в фекалии из внутренней среды организма. Процентное содержание обменного азота в фекалиях характеризуется постоянством относительно количества потребленного азота (Мак Дональд и др., 1970), что дает возможность вычленить количество обменного протеина в фекалиях и оценить истинную переваримость (Robbins et al., 1974; Robbins, 1983). У сайгаков количество обменного протеина в фекалиях в среднем равняется 3.5 г на 100 г потребленного корма (Абатуров и др., 1998). У большинства копытных эта величина колеблется в пределах 2-5 г на 100 г потребленного корма (Esfeld, 1974; Robbins et al., 1974; Smith et al., 1975; Mould, Robbins, 1981; Schwartz et al., 1987). В целом, истинная переваримость протеина у 5 видов жвачных Северной Америки (северный олень, лось, благородный олень, белохвостый олень, американский толсторогий баран) изменялась 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 перевари-

Таблица 4. Переваримость трав, потребление корма и переваримой энергии грызунами на разных стадиях вегетации растений (по: Абатуров, Хашаева, 1995)

Стадия вегетации	Съедено корма, г/особь (сухая масса)	Видимая переваримость, %					Переваримая энергия, кДж/особь в сутки	Привес, г/особь в сутки
		сухое вещество	сырой протеин	сырой жир	сырая клетчатка	БЭВ		
Общественная полевка								
Выметывание соцветий	9.0 ± 0.9	74 ± 1.6	85	75	59	86	110.2	+0.4 ± 0.22
Начало цветения	6.6 ± 0.6	51 ± 1.5	57	61	39	58	52.2	-0.8 ± 0.14
Зрелость	7.8 ± 0.6	48 ± 1.0	53	- 42	59	52	64.3	-0.6 ± 0.14
Гребенщикова песчанка								
Кущение	12.8 ± 2.3	56 ± 2.1	76	60	6	70	114.6	-1.2 ± 0.34
Выход в трубку	10.3 ± 1.0	56 ± 2.1	67	75	13	62	90.0	-2.0 ± 0.84
Выметывание соцветий	7.0 ± 1.0	60 ± 2.8	59	76	36	66	66.5	-2.8 ± 0.21
Цветение	6.0 ± 0.6	61 ± 3.4	63	20	46	65	52.0	-3.2 ± 0.10
Зрелость	6.4 ± 1.8	65 ± 5.4	74	50	64	75	70.0	-2.6 ± 0.40
Хомяк Радде								
Ранняя зелень	17.6 ± 1.2	74 ± 0.6	64	50	79	84	204	+0.4 ± 0.32
Начало цветения	17.3 ± 0.9	73 ± 1.9	45	43	66	81	179	0
Молочная спелость	20.0 ± 0.7	66 ± 1.5	23	33	68	76	189	+0.1 ± 0.13

мость протеина этих же рационов была существенно ниже (от 50 до 81%) (Абатуров и др., 1998).

Клетчатка, как известно, перерабатывается в пищеварительном тракте при обязательном участии симбиотической микрофлоры. Жизнедеятельность симбиотических микроорганизмов сопровождается потерями энергии потребленного корма, выделяемой в виде метана. 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 (Мак Дональд, 1970). У 5 видов диких жвачных африканской саванны, отмеченных выше, средний коэффициент переваримости клетчатки составил 54% (с колебаниями у разных видов от 14 до 67%) (Абатуров, 1993). Нежвачные копытные, у которых микробиальная переработка осуществляется преимущественно в слепой и толстой кишках, переваривают клетчатку обычно с меньшей эффективностью (Рагга, 1978), хотя зебры на лугах Эфиопии даже при питании грубой ветошью злаков переваривали ее на 57%, слоны в саванне Африки - на 44% (Абатуров, 1993; Абатуров и др., 1999). 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, Van Soest, 1970). У трех видов исследованных нами грызунов (общественная полевка, гребенщикова песчанка, хомяк Радде) высокая эффективность переваривания клетчатки (66-79%) была свойственна хомяку, более низкая наблюдалась у общественной полевки и гребенщиковой песчанки (13-59%) (табл. 4).

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).

Как видно из сказанного, растительные корма по своему качеству отличаются большим разнообразием, при этом с наибольшей эффективностью и наименьшими затратами животными усва-

иваются более питательные виды и части растений. Именно с этим связано известное явление избирательности питания. Принято считать, что животные в первую очередь выбирают растения, богатые протеином. Однако, как верно заметил Скопин (2003), при наличии выбора они всегда предпочитают корма, богатые прежде всего легкорастворимыми углеводами, а также обедненные клетчаткой (семена, молодые растения или их побеги, листья деревьев), т.е. легкоусвояемые (легкопереваримые). Наши детальные наблюдения за пастбой ручных сайгаков показали, что при наличии большого выбора кормовых растений (более 100 видов) сайгаки исключительно поедали только несколько видов, при этом скусывали лишь их наиболее питательные части. В некоторые периоды года в этих условиях их рацион почти на 80% состоял из верхушек прутняка стелящегося и грудницы волосистой (Абатуров и др., 1998). Такая особенность пастбы 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).

Как было отмечено выше, животные разной пищевой специализации различаются по морфологическим и физиологическим особенностям пищеварительного аппарата, что служит причиной их неодинаковой способности перерабатывать различные по кормовому качеству корма. Как известно, среди жвачных выделяется группа видов, способных, в отличие от остальных, полнее и глубже переваривать грубые корма (Hofmann, 1991). Сюда, в частности, относятся домашние овцы и, очевидно, в целом представители рода баранов (*Ovis*), которые способны переваривать грубые корма, отличающиеся высоким содержанием кремния. Если рационы с повышенным содержанием кремния (1.14-1.31%) сайгаки переваривали с эффективностью лишь 51-57%, то переваримость таких же по качеству (по кремнию) кормов у домашних овец и диких баранов была значительно выше (более 60%). Более того, бараны успешно усваивали и более грубые корма (с содержанием кремния до 1.51%) (см. табл. 2). В еще большей степени способность усваивать грубые корма проявляется у нежвачных копытных: лошадь Пржевальского достаточно эффективно использует грубую кормовую растительность с содержанием кремния выше 1.50%, (см. табл. 2), зебры (*Equus burchelli*) на лугах Эфиопии в сухой сезон были полностью обеспечены кормом при питании исключительно низкопитательной ветошью злаков (Abaturov et al., 1995).

Совершенно очевидно, что все многообразие кормовых растений, неоднородное по своему качеству, накладывает отпечаток на кормовую пригодность разных видов и даже типов растительности для животных с разной пищевой специализацией, а отсюда и на выбор потребляемых растений и в итоге на выбор местообитаний.

Питательная ценность корма и баланс энергии

Переваримость - основной кормовой параметр растительности, от которого зависит энергетический и материальный баланс организма. Очевидно, существует порог переваримости, ниже которого материальные и энергетические потребности организма не удовлетворяются даже при максимальном потреблении. Действительно, оценка связи между переваримостью рационов сайгаков и их суточными привесами тела, отражающими баланс энергии животных, показала, что таким порогом для них является качество растительного корма с переваримостью 56% (рис. 4). Такая переваримость в условиях достаточного количества корма в окружающей среде (т.е. при уровне насыщения) обеспечивает поддерживающий уровень энергетического баланса (нулевой баланс веса тела), при более низком качестве потребности животного в пище не удовлетворяются, что в данном случае выражается в потерях веса тела.

По оценкам энергетических трат расходы на поддержание жизнедеятельности в состоянии покоя (отдых лежа) в летний период у диких копытных (*Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, *Alces dices*, *Rangifer tarandus*, *Antilocarpa americana*) изменяются в пределах от 0.51 до 0.90 МДж/кг $W^{0.75}$ (Hudson, Christopherson, 1985) и в среднем равняются 0.64 МДж/кг $W^{0.75}$. С учетом расходов на пастьбу суточные траты на поддержание жизнедеятельности возрастают: у пасущихся сайгаков в теплое время года затраты энергии при нулевом балансе составили 0.74 ± 0.041 МДж/кг $W^{0.75}$ (Абатуров, 1999). Как показано выше, этот уровень баланса обеспечивается при переваримости 56%. Энергетические траты организма на другие физиологические нужды (рост, линька, беременность, лактация) значительно увеличивают общий расход энергии, и требования к качеству корма возрастают. На образование 1 г продукции (рост, накопление жира) сайгаки затрачивают 11.86 ± 2.27 кДж/кг $W^{0.75}$, при этом для нормального роста (65 г/сутки в теплое время года) потребная энергия (с учетом поддерживающих трат) составляет 806 кДж/кг $W^{0.75}$ в сутки (Абатуров, 1999). Для удовлетворения этих потребностей требуется растительность более высокого качества с переваримостью не ниже 61%. Еще более возрастают расходы энергии и требования к качеству корма у размножающихся животных.

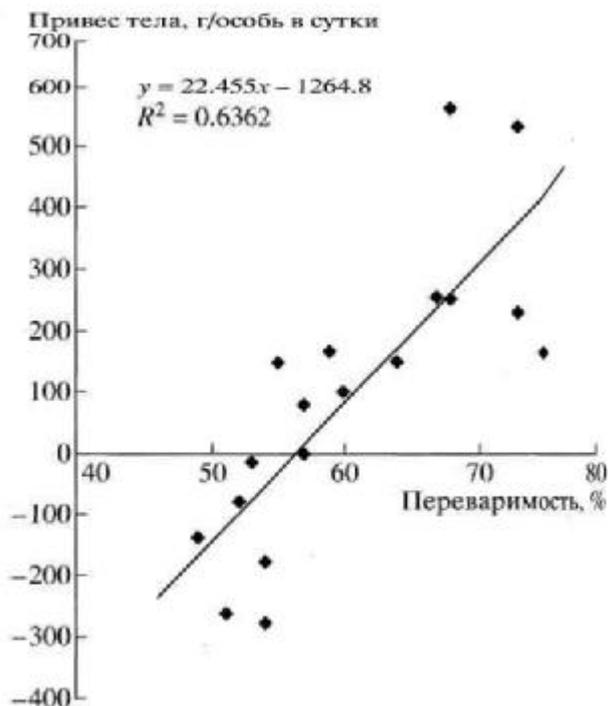


Рис. 4. Зависимость состояния животных (суточный привес тела сайгаков) от переваримости растительного корма. (По: Абатуров, 1999.)

В период лактации расходы энергии у сайгаков возрастают до 1000—1020 кДж/кг $W^{0.75}$. В этом случае положительный баланс энергии достигается только при высоком качестве корма с переваримостью не менее 68-69%. Близкие величины были получены для других жвачных. У косули (*Capreolus capreolus*) взрослым неразмножающимся животным для обеспечения положительного энергетического баланса требовался корм с переваримостью не ниже 60%, для молодых растущих животных переваримость должна быть не ниже 75%, а для лактирующих самок еще выше (Eisfeld, 1985). У другого высокоизбирательного вида - газели Гранта (*Gazella grand*) на лугах Эфиопии потребление энергии взрослыми неразмножающимися особями полностью покрывало траты энергии (соответственно 14.0 и 12.8 МДж/особь в сутки) при переваримости пастбищного корма 61%, однако лактирующие самки при таком уровне переваримости не удовлетворяли потребностей, и баланс энергии был отрицательным (14.0 против 19.1 МДж/особь) (Абатуров и др., 1996). Характерно, что у нежвачных копытных положительный энергетический баланс обеспечивается при низком качестве кормов. Траты энергии у зебр при питании низкопитательной ветошью злаков, переваримость которой не превышала 40%, полностью покрывались энергией потребленного корма (48.1 и 50.6 МДж/особь в сутки) (Абатуров и др., 1996). Очевидно, отличный от

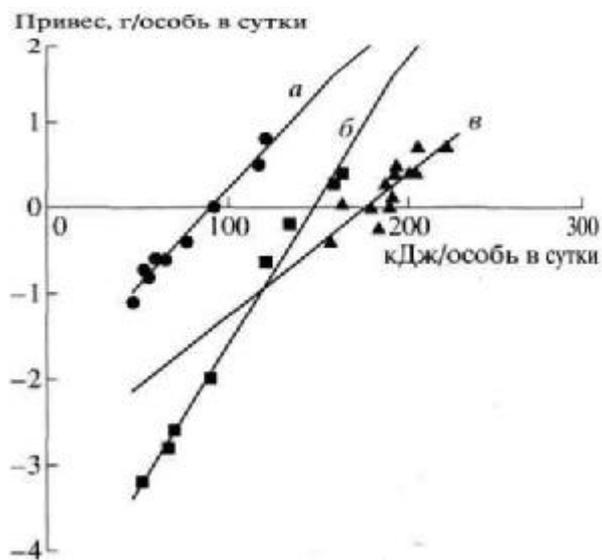


Рис. 5. Связь привеса тела грызунов (y) с количеством поглощенной переваримой энергии (x): a - общественная полевка ($y = -2.05 + 0.023x$; $r = 0.99$, $P < 0.001$); b - гребенщикова песчанка ($y = 5.007 + 0.035x$; $r = 0.99$, $P < 0.001$); v - хомяк Радде ($y = 2.91 + 0.01x$; $r = 0.85$, $P < 0.001$). (По: Абатуров, Хашаева, 1995.)

жвачных заднекишечный тип ферментации позволяет этим животным потреблять и пропускать через пищеварительный тракт большие объемы грубого корма, что с успехом компенсирует низкую эффективность его переваривания. По-видимому, этим объясняется известная способность лошадей использовать в пищу малопитательные злаки, обычно избегаемые жвачными копытными. В специальном эксперименте со сравнительным выпасом лошадей и овец на ковыльно-полынном пастбище с доминированием ковыля-волосатика (*Stipa capillata*) - самого низкокачественного по питательности ковыля - пастба овец в летний и осенний периоды (июнь, сентябрь) сопровождалась отрицательным балансом энергии (Мадиев, 1973). Овцы плохо поедали ковыль и, после того как была съедена полынь, быстро снижали вес тела (107-126 г/особь в сутки). В этих же условиях лошади активно потребляли ковыль и давали высокий привес (510-1630 г/особь в сутки). Характерно, что при пастбе в ранневесенний период (май) на ранних стадиях вегетации ковыль успешно поедался не только лошадьми, но и овцами. Пастба животных в это время сопровождалась положительным балансом энергии и нарастанием веса тела (у овец - 93 г/особь в сутки, у лошадей 890 г/особь). Этот эксперимент показывает, что типично степные местообитания с доминированием ковылей пригодны для обитания даже таких хорошо адаптированных к грубым кормам жвачных, как овцы, только короткий период в начальные стадии вегетации, тогда как для нежвачных

(лошади) они доступны в качестве кормовых обитаний круглогодично.

Зависимость баланса энергии от переваримости корма весьма отчетливо прослеживается и у грызунов. В эксперименте с грызунами разной пищевой специализации ухудшение качества кормовой растительности на разных стадиях зрелости сопровождается снижением переваримости и соответственно ведет к уменьшению количества усвоенной (переваримой) энергии (табл. 4). Типичный зеленоядный вид - общественная полевка - при кормлении набором из нескольких видов злаков поддерживала положительный баланс энергии только при питании растениями на ранних стадиях роста, когда переваримость кормовой массы составляла 74%. Уже на стадии цветения, когда переваримость снижалась до 51% и позднее до 48%, а количество поглощенной переваримой энергии уменьшилось с 110 до 64 кДж/особь в сутки, зверьки теряли вес, т.е. наблюдался отрицательный баланс энергии. У хомяка Радде при кормлении разнотравьем более высокая переваримость (73-74%) также наблюдалась на ранних стадиях вегетации и лишь позднее снизилась до 66%, количество поглощенной обменной энергии уменьшилось с 204 до 189 кДж/особь. Привес тела и баланс энергии у хомяка оставался положительным или несущественно снижался, тем не менее наибольшим он был именно на ранних стадиях с максимальной переваримостью. У другого вида - гребенщикова песчанки - при кормлении злаками даже на самых ранних стадиях переваримость составляла всего 56% и не достигала уровня, необходимого для поддержания положительного баланса энергии. Эти данные показывают, что полевки жизнеспособны при питании растениями только на самых ранних стадиях их вегетации, гребенщикова песчанка при питании одной зеленью вообще не способна удовлетворить свои потребности даже в поддерживающей энергии, и лишь хомяк Радде способен обеспечить себя необходимым количеством энергии на любых стадиях вегетации кормовых растений (Абатуров, Хашаева, 1995). В данном случае существует пороговый уровень качества кормовой растительности, обеспечивающий поступление в организм достаточного количества переваримой энергии. Для полевок поддерживающий уровень энергетического баланса обеспечивается при поступлении не менее 90 кДж/особь в сутки переваримой энергии, для гребенщикова песчанки - 144, для хомяка Радде - 175 кДж/особь (рис. 5).

Содержание протеина в корме и азотный баланс

Помимо энергетической обеспеченности самостоятельное значение имеет азотный (белковый) метаболизм животного, который зависит от содержания в корме протеина. Как отмечено вы-

ше, содержание протеина в растительных кормах разных типов меняется в больших пределах, в частности подвержено большим сезонным колебаниям. Количество поглощенного переваримого протеина зависит от трех показателей: уровня потребления корма, его переваримости и концентрации протеина в корме. Как показано выше, протеину растительного корма в отличие от других фракций корма (клетчатка, жир) свойственна высокая переваримость, и он усваивается почти полностью. Поэтому переваримость протеина не может быть причиной его дефицита в организме. Очевидно, при потреблении корма, достигающем уровня насыщения, азотный баланс в организме лимитируется преимущественно концентрацией протеина в корме. Исследования азотного метаболизма растительноядных млекопитающих показали, что минимальная концентрация протеина в кормовой массе, обеспечивающая поддерживающий уровень азотного баланса, для взрослых косуль (*Capreolus capreolus*) должна быть не менее 5.5%, лосей - 5.9%, сайгаков - 7.7% (Eisfeld, 1974; Schwartz et al., 1987; Абатуров, 1999). У грызунов (скалистый даман *Procavia habessinica*) положительный баланс азота обеспечивался при содержании протеина в кормовом рационе на уровне 14.6%, а при уровне 8.2% баланс был уже отрицательным (Hume, Rubsamen, 1980). Учитывая расход азота на другие физиологические нужды (рост, линька, беременность, лактация), требования к обеспеченности протеином значительно возрастают. Так, у сайгаков в период активного увеличения веса тела (роста) (560 г/сутки) содержание протеина в корме должно достигать 15.9%, а при средней величине роста (65 г/сутки) должно быть не ниже 8.7%, в период лактации содержание протеина в корме должно достигать 14.4% (Абатуров, 1999). Естественные корма по содержанию протеина в большинстве случаев соответствуют этим требованиям. И лишь при прекращении вегетации, когда содержание протеина в веточных кормах (зимой) или ветоши трав (в сухой период и зимой) опускается ниже 5%, даже взрослые нелактирующие животные испытывают азотный дефицит (Eisfeld, 1974; Sinclair, 1974; Arman, Norcraft, 1975; Stanley Price, 1978; Mould, 1981; Berry, Louw, 1982; Schwartz et al., 1987). Хорошо известно, что северные олени зимой, когда основной кормовой ресурс представлен лишайниками, содержание протеина в которых обычно не превышает 4%, испытывают острый азотный дефицит, покрываемый лишь в летнее время при питании сосудистыми растениями (Иванова, Вебер, 1977; Кочанов и др., 1981). В сухой сезон на лугах Эфиопии при содержании протеина в корме (ветоши злаков) около 5% взрослые особи зебр, как самцы, так и особенно лактирующие самки,

испытывали дефицит азота: потребление переваримого протеина было существенно ниже потребностей. Расход протеина самцами и нелактирующими самками равнялся 392 г/особь в сутки, лактирующими - 704 г/особь, тогда как потребление - только 134 г/особь (Абатуров и др., 1999).

Характерно, что в процессе пищеварения животные получают белок (протеин) не только из корма, но и из продуктов метаболизма в результате его ресинтеза из мочевины, что свойственно прежде всего жвачным (Мак Дональд и др., 1970; Robbins, 1983). По этой причине уже в рубце количество азота оказывается в несколько раз выше (на 180%), чем поступает с кормом (Абатуров 1993). Количество азота, получаемого организмом в результате его ресинтеза из мочевины у белохвостого оленя (*Odocoileus virginianus*), достигало 31% при низком содержании в рационе (12%) и уменьшалось до 18% при его увеличении в корме до 26% (Robbins et al., 1974).

Реакция растительноядных млекопитающих на динамику кормовой растительности

Как было замечено выше, разнообразие поедаемых видов растений и большие общие запасы фитомассы в окружающей среде создают впечатление о неограниченной обеспеченности растительноядных млекопитающих пищей. Действительно, по имеющимся спискам используемых в пищу растений каждое животное способно поесть практически весь набор видов, имеющихся в местах обитания, за исключением лишь особо ядовитых. Характерно, что вся доступная фитомасса, пригодная для потребления, по разным причинам используется далеко не полностью. Для зеленоядных грызунов валовой запас травяной растительности обычно настолько велик, что практически всегда мог бы обеспечить потребление до уровня насыщения. Лишь в редких случаях в годы массового размножения некоторых видов возможно истощение всей надземной фитомассы, приводящее к дефициту потребления. Обилие доступной фитомассы характерно и для местообитаний степных копытных. Однако большая надземная фитомасса в типичных степных разнотравно-злаковых типах растительности (2-3 т/га) используется всем комплексом диких, а часто и домашних копытных обычно не более чем на 20-30%. Лесные копытные - потребители веточных кормов - в результате высокой кормовой избирательности используют лишь небольшой набор видов древесно-кустарниковых пород и, соответственно, осваивают незначительную часть доступного запаса веточной фитомассы. Характерно, что лоси при истощении запаса предпочитаемых кормов вынуждены использовать низкопитательные

корма, например, ветки (хвою) ели, запасы которых в хвойно-широколиственных лесах в качестве корма неограничены (Смирнов, 1986). Таким образом, если судить об общих запасах доступной фитомассы, то, действительно, в большинстве случаев ее количество для растительноядных млекопитающих достаточно, чтобы обеспечивать потребление корма до насыщения¹.

Однако уровень насыщения не может служить показателем обеспеченности животного пищей. Значение имеет не столько общее количество потребленной фитомассы, сколько ее усвоенная (переваренная) доля, зависящая от качества потребляемого корма. Даже при обилии корма и его максимальном потреблении потребности животных в питательных веществах и энергии не удовлетворяются, если качество корма (переваримость, содержание протеина и т.д.) ниже критического уровня. Среди растительноядных млекопитающих, очевидно, более требовательны к качеству корма грызуны, многим видам из которых необходим семенной корм или сочная зеленая фито-масса. Ее переваримость для обеспечения всех жизненных запросов и физиологических потребностей грызунов должна быть, как правило, не ниже 70%. У жвачных для поддержания положительного баланса взрослых неразмножающихся особей требуется кормовая растительность с переваримостью не ниже 55-60% и содержанием протеина не менее 6-7%, а с учетом расходов на рост и размножение, т.е. для устойчивого функционирования популяций, переваримость должна достигать, как и для грызунов, 68-70%, содержание протеина - 14-15%. Менее требовательны к качеству кормовой растительности нежвачные копытные. Лошади (зебра, лошадь Пржевальского) способны поддерживать положительный баланс энергии при питании грубой ветошью злаков с переваримостью около 40%. Однако низкую переваримость в этом случае они компенсируют большим уровнем потребления, что обеспечивается иным типом функционирования пищеварительного аппарата, который способен, в отличие от пищеварительного тракта жвачных, пропускать слабопереработанную грубую растительную массу. Нужно заметить, что по этой причине они нуждаются в больших объемах доступной растительной массы в окружающей среде.

По оценкам состояния природных популяций у пустынных и полупустынных грызунов естественная сезонная динамика питательности растительного корма определяет поступление переваримой энергии, что сразу отражается на энергетическом балансе и состоянии животных (Абатуров, Магомедов, 1988). У тушканчиков (*Allactagulus pygmaeus*, *Allactaga jaculus*, *A. elater*) 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 и преобладания ветоши потребление энергии было существенно ниже потребностей (Магомедов, 1989). Это отчетливо отражалось на упитанности особей популяции: при отрицательном энергетическом балансе средний вес особей популяции заметно падал, при положительном - нарастал. Точно так же у гребеншиковой песчанки поступление переваримой энергии в периоды с мая по июль и в сентябре-ноябре превышало потребности в энергии, что сопровождалось увеличением упитанности особей популяции, в остальные сезоны года количество потребляемой энергии было ниже потребностей, что вызывало снижение веса особей (Магомедов, Ахтаев, 1990; 1993).

Качество растительности в той же степени отражается на обеспеченности кормом и состоянии особей популяций копытных, в том числе жвачных. У антилопы *Alcelaphus buselaphus* в саваннах Африки в сухой период года с низкой переваримостью пастбищных кормов потребление энергии по этой причине составляло всего 63% от потребностей (Stanley Price, 1978). Наблюдения за пастьбой ручных сайгаков на естественных пастбищах в полупустыне с богатым набором степных (разнотравно-злаковых) и пустынных (полукустарнички, солянки) видов растений показало, что эти животные отличаются высокой избирательностью: они полностью исключали из рациона виды злаков, особенно дерновинные, прежде всего ковыли, и предпочитали двудольные растения, при этом у последних объедали исключительно молодые побеги, листья и верхушки. Выше мы показали, что именно злаки, и особенно многие виды ковылей, характеризуются для сайгаков наименьшей переваримостью. При этом дерновинные злаки (ковыли) мало пригодны в качестве корма даже для таких жвачных, адаптированных к потреблению грубых кормов, как овцы. Сравнение обеспеченности пищей сайгаков на нескольких пастбищных участках, различающихся типами кормовой растительности, показало, что пастьба на степных участках с доминированием дерновинных злаков, особенно ковылей, сопровождалась отрицательным энергетическим балансом (Абатуров и др., 2005). Очевидно, сайгаки

¹Мы не касаемся здесь случаев, когда обеспеченность кормом ограничивается его низкой доступностью в зимний (снежный) период. Обычны ситуации, когда истощение и без того низкого запаса доступного корма зимой в результате высокой численности животных приводит к резкому дефициту питания и падению их численности, как это, например, наблюдалось в популяции северного оленя в лапландском заповеднике (Семенов-Тянь-Шанский, 1977; Лопатин, Абатуров, 2000).

относятся к высокоизбирательным потребителям наиболее питательных растений, именно этим определяется современное распространение сайгаков преимущественно в пределах полупустынной зоны с доминированием двудольных растений, особенно маревых. Как известно, в степной зоне с господством дерновинных злаков (ко-вылей) они появляются лишь на короткое время весной и начале лета на ранних стадиях вегетации растений (Банников и др., 1961; Жирнов, 1998). Характерно, что в степной зоне сайгаки успешно осваивают нарушенные местообитания (залежи, территории, нарушенные выпасом скота), естественная степная дерновинно-злаковая растительность которых в этих условиях сменяется на фи-тоценозы из рудеральных растений, преимущественно семейства Маревых. Возможно, этим объясняется широкое распространение сайгаков в европейской части степной зоны в историческом прошлом, когда эта территория была густо заселена племенами кочевников-скотоводов (Ди-несман, Савинецкий, 2000). Вероятно, с этим же связано современное устойчивое обитание сайгаков на огороженной территории степного заповедника Аскания-Нова (Треус и др., 2002), где постоянная пастба стад крупных копытных (бизон, Лошадь Пржевальского и др.) создает условия для формирования пригодных для сайгаков кормовых условий.

В связи со сказанным обращает на себя внимание также и специфика питания и обеспеченности кормом такого высокоизбирательного вида, как газель Гранта, на злаковых лугах Эфиопии (национальный парк Нечиссар) в сухой сезон. Этот сезон неблагоприятен в кормовом отношении, характеризуется весьма большой кормовой массой, образованной в основном веточью злаков, количество которой превышает 3.5 т/га (сух. масса). Однако на больших площадях сухая растительность ежегодно сгорает, и на месте гарей формируется растительный покров хотя и с низкой фитомассой (150 кг/га), но образованной высокопитательными молодыми растениями (Абатуров и др., 1996). Веточья злаков мало питательна (содержание протеина не превышает 5%, растворимых углеводов - 25%, содержание клетчатки выше 30%, лигнина - 25%), тогда как на гарях молодая растительность высокопитательна (протеин - до 29%, растворимые углеводы - до 48%, клетчатка - менее 9%). Газель Гранта, которая отличается высокой требовательностью к качеству кормовой растительности (Hansen et al., 1985), использует в качестве пастбищ исключительно гари, и ее рацион состоит только из питательных всходов акаций и луков с высокой переваримостью (61%). Несмотря на низкий кормовой запас растительности, потребление достигало нормального для этого животного уровня, что вместе с высокой переваримостью корма обеспечивало

положительный баланс энергии. Совершенно очевидно, что наличие в сухой сезон гарей, зарастающих хорошо переваримыми растениями, - необходимое условие обитания газелей в этих условиях (Abaturov et al., 1995).

В связи со сказанным особый интерес представляет проблема кормовой емкости местообитаний животных. Критический уровень переваримости, варьирующий у разных видов в интервале 40-70%, свидетельствует, что при оценке кормовой емкости следует исходить не из всей доступной фитомассы в местах обитания, а только из той ее части, которая превышает критический уровень качества. Очевидно, в летний сезон - период размножения и активного роста молодняка - расчет должны приниматься показатели максимального качества кормовой растительности с переваримостью около 70%, в остальное время критические параметры качества, используемые для расчета количества необходимой кормовой массы, снижаются до поддерживающих значений, т.е. до 50-55%.

Таким образом, лишь небольшая часть имеющейся на пастбище растительности обладает необходимым качеством. Очевидно, при высокой численности животных быстрое выедание этой части отрицательно отразится в первую очередь на воспроизводстве популяции, а при дальнейшем ухудшении - на выживании всех особей популяции. Все сказанное позволяет заключить, что при всем обилии кормовой фитомассы для большинства видов травоядных млекопитающих пригодной для полноценного питания и поддержания положительного энергетического баланса может быть только ее определенная часть, качество (переваримость) которой превышает критический для данного животного уровень. От наличия такой кормовой массы зависит обеспеченность животных пищей и пригодность территории для их обитания.

Совершенно очевидно, что границы ареалов распространения тех или иных видов определяются качеством кормовой растительности. Изменения растительного покрова в результате антропогенных воздействий или климатических смен, сопровождающиеся изменениями кормового качества растительности, всегда сопровождаются колебаниями (пульсацией) границ ареала или численности обитающих в этих местах растительноядных млекопитающих.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (03-04-48024), Программы фундаментальных исследований Президиума РАН "Научные основы сохранения биоразнообразия России" и Программы Отделения биологических наук РАН "Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д.*, 1979. Биопродукционный процесс в наземных экосистемах. М.: Наука. 129 с. - 1984. Млекопитающие как компонент экосистем. М. Наука. 285 с. - 1993. Качество кормов и их усвоение некоторыми свободноживущими растительноядными млекопитающими в африканской саванне (Эфиопия) в сухой сезон // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 1. С. 120-130. - 1999. Критические параметры качества растительных кормов для сайгаков (*Saiga ta-tarica*) на естественном пастбище в полупустыне // Зоол. журн. Т. 78. Вып. 8. С. 999-1010.
- Абатуров Б.Д., Абатуров М.Ю.*, 1993. Оценка примеси почвы в съеденном корме и определение переваримости у вольноживущих травоядных млекопитающих по инертным элементам с поправкой на загрязнение почвой // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 2. С. 122-128.
- Абатуров Б.Д., Колесников М.П., Никонова О.А., Позднякова М.К.*, 2003. Опыт количественной оценки питания свободнопасущихся млекопитающих в естественной среде обитания // Зоол. журн. Т. 82. № 1. С. 104-114.
- Абатуров Б.Д., Кузнецов Г.В.*, 1976. Изучение интенсивности потребления пищи грызунами // Зоол. журн. Т. 55. Вып. 1. С. 122-127.
- Абатуров Б.Д., Ларионов К.О., Колесников М.П., Никонова О.А.*, 2005. Состояние и обеспеченность сайгаков кормом на пастбищах с разными типами растительности // Зоол. журн. Т. 84. № 3. С. 377-390.
- Абатуров Б.Д., Лопатин В.Н.*, 1987. Связь уровня потребления пищи с размерами тела у растительноядных млекопитающих // Журн. общ. биол. Т. 48. Вып. 6. С. 763-770.
- Абатуров Б.Д., Магомедов М.-Р.Д.*, 1988. Питательная ценность и динамика кормовых ресурсов как фактор состояния популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 2. С. 223-234.
- Абатуров Б.Д., Петрищев Б.И., Колесников М.П., Субботин А.Е.*, 1998. Сезонная динамика кормовых ресурсов и питание сайгака на естественном пастбище в полупустыне // Успехи совр. биол. Т. 118. Вып. 5. С. 564-584.
- Абатуров Б.Д., Хашиева М.Г.*, 1995. Усвоение зеленых растительных кормов грызунами разной пищевой специализации в зависимости от фазы вегетации кормовых растений // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 4. С. 132-142.
- Абатуров Б.Д., Холодова М.В.*, 1989. Изменчивость и оптимизация уровня потребления питательных веществ и энергии у растительноядных млекопитающих // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 1. С. 111-123.
- Абатуров Б.Д., Холодова М.В., Субботин А.Е.*, 1982. Интенсивность питания и переваримость кормов у сайгаков // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 12. С. 1870-1881.
- Банников А.Г., Жирное Л.В., Лебедева Л.С., Фандеев А.А.*, 1961. Биология сайгака. М.: Изд-во сельскохозяйственной литературы, журналов и плакатов. 336 с.
- Величко М.А., Мокеева Т.М.*, 1949. О некоторых характерных особенностях строения и функции кишечника грызунов // Труды. Всес. ин-та защ. раст. Т. 2. С. 157-160.
- Воронов А.Г.*, 1954. Особенности кормового рациона некоторых грызунов // Зоол. журн. Т. 33. Вып. 1. С. 184-196.
- Воронцов Н.Н.*, 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышьеобразных) // Новосибирск: Наука. С. 142-154.
- Гаврилов В.М.*, 1995. Максимальный, потенциальный продуктивный и нормальный уровни метаболизма существования у воробьиных неворобьиных птиц // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 3. С. 102-115. Вып. 4. С. 108-119.
- Динесман Л.Г., Савинецкий А.Б.*, 2000. Влияние пастбищной дигрессии степей на млекопитающих Русской равнины // Зоол. журн. Т. 79. № 4. С. 388-396.
- Дольник В.Р.*, 1968. Энергетический обмен и эволюция животных // Успехи общ. биол. Т. 66. Вып. 2. С. 276-293. - 1981. Биоэнергетика современных животных и происхождение гомойотермности // Журн. общ. биол. Т. 42. Вып. 1. С. 60-72. - 1982. Аллометрия морфологии, функции и энергетики гомойотермных животных и ее физический контроль // Журн. общ. биол. Т. 43. Вып. 4. С. 435-454. - 2002. Стандартный метаболизм у позвоночных животных: в чем причины различий между пойкилотермными и гомойотермными классами // Зоол. журн. Т. 81. № 6. С. 643-654.
- Ефимов Ф.Ф.*, 1935. Определение переваримости кормов с помощью кремнекислоты // Проблемы животноводства. Вып. 9. С. 116-118.
- Жирное Л.В.*, 1998. Особенности размещения сайгаков по природным зонам и типы кочевков / Ред. В.Е. Соколов, Л.В. Жирнов. Сайгак. Филогения, систематика, экология, охрана и использование. Москва. С. 115-121.
- Иванова Г.М., Вебер А.Э.*, 1977. Северный олень и лось в биогеоценозе тайги Европейского севера // Зоол. журн. Т. 56. Вып. 9. С. 1389-1396.
- Ивлев В.С.*, 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромизд. 252 с.
- Калабухов Н.И.*, 1946. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации // Журн. общ. биол. Т. 7. № 6. С. 417-434.
- Киреев В.Н., Щеглов В.В., Игловиков В.Г., Конюш-ков Н.С., Мовсисянц А.П.*, 1977. Корма. Справочная книга. М.: Колос. 367 с.
- Козловский А.А.*, 1971. Лесные охотничьи угодья. М.: Лесная промышленность. 160 с.
- Колесников М.П.*, 2001. Формы кремния в растениях // Успехи биол. хим. Т. 41. С. 301-332.
- Колесников М.П., Абатуров Б.Д.*, 1997. Формы кремния в растительном материале и их количественное определение // Успехи соврем. биол. Т. 117. Вып. 5. С. 534-548.

- Кочанов Н.Е., Иванова Г.М., Вебер А.Е., Симаков А.Ф., 1981. Обмен веществ у диких жвачных животных (северные олени и лоси). Л.: Наука. 192 с.
- Кузнецов Г.В., Михайлин А.П., 1985. Особенности питания и динамики численности рыжей полевки в условиях широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука. С. 126-165.
- Ларин И.В., Агагабян Ш.М., Работное Т.А., Люб-скал А.Ф., Ларина В.К. и др., 1950. Кормовые растения сенокосов и пастбищ. Т. 1. М.-Л.: Государственное изд-во сельскохозяйственной литературы. 588 с.
- Ларин И.В., Ларина В.К., 1956. Общие выводы и заключения // Кормовые растения сенокосов и пастбищ. Т. 3. М.-Л.: Государственное изд-во сельскохозяйственной литературы. 888 с.
- Лопатин В.Н., Абатуров Б.Д., 2000. Математическое моделирование трофически обусловленной цикличности популяции северного оленя (*Rangifer tarandus*) // Зоол. журн. Т. 79. № 4. С. 452-460.
- Магомедов М.-Р.Д., 1989. Зависимость питания и состояния популяций тушканчиков от динамики кормовых ресурсов // Журн. общ. биол. Т. 50. Вып. 6. С. 824-834.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахмедов Э.Г., Яровенко Ю.Я., 2001. Дагестанский тур. М.: Наука. 138 с.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахтаев М.-Х.Р., 1993. Зависимость питания и состояния популяции гребенщиковой песчанки (*Meriones tamariscinus*) от динамики кормовых ресурсов // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 2. С. 101-111.
- Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З., 1995. Особенности питания и состояния природной популяции хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus*) в агроландшафтах горного Дагестана // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 3. С. 123-133.
- Мадиев М., 1973. Сравнительное использование полупустынных пастбищ лошадьми и овцами / Ред. Ермаков М.А. Развитие овцеводства и коневодства в полупустынной зоне Центрального Казахстана. Алма-Ата: Кайнар. С. 128-131.
- Мак-Дональд П., Эдварде Р., Гринхалдж Дж., 1970. Питание животных. М.: Колос. 504 с.
- Наумов Н.П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.: Изд. АН СССР. 204 с.
- Наумова Е.И., 1981. Функциональная морфология пищеварительной системы грызунов и зайцеобразных. М.: Наука. 261 с.
- Наумова Е.И., 1999. Эволюционные пути освоения грызунами растительной кормовой базы / Ред. И.А. Шилов. Экология в России на рубеже XXI века (наземные экосистемы). М.: Научный мир. С. 181-212.
- Ронкин В.И., Савченко Г.А., 2000. Зависимость пригодности местообитаний для степного сурка *Marmota bobak* (Rodentia, Sciuridae) от структуры растительного покрова // Зоол. журн. Т. 79. № 10. С. 1229-1234.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И., 1977. Северный олень. М.: Наука. 94 с.
- Скопин А.Е., 2003. Значение компонентов качественного состава кормовых растений диких животных. Киров. 203 с.
- Смирнов К.А., 1986. Использование лосем (*Alces alces*) кормовых ресурсов в южной тайге при высокой плотности популяции // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 3. С. 436-443.
- Соколов А.Я., Кушнир А.В., 1986. Биоэнергетика северного оленя. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. 97 с.
- Суцня Л.М., 1975. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника. 206 с.
- Треус М.Ю., Звезинцова Н.С., Смаголь В.А., 2002. Сайга на юге Украины // Особо охраняемые территории в XXI веке: цели и задачи. Материалы конференции. Смоленск. С. 163-166.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Т., 1980. Экология. М.: Изд-во Московского университета. 464 с.
- Формозов А.Н., 1976. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука. 311 с.
- Шмидт-Нильсен К., 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир. 159 с.
- Юргенсон П.Б., 1973. Биологические основы охотничьего хозяйства в лесах. М.: Лесная промышленность. 176 с.
- Abaturov B.D., Fekadu Kassaye, Kuznetsov G.V., Magomedov M.-R.D., Petelin D.A., 1995. Nutritional estimate of populations of some wild free-ranging African ungulates in grassland (Nechisar national park, Ethiopia) in dry season // *Ecography*. V. 18. № 2. P. 164-172.
- 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., 1970. The determinants of herbage intake by sheep: the interrelationship of factor influencing herbage intake and availability // *Austral. J. Agr. Res.* V. 21. P. 755-766.
- Arnold G.W., 1960. The effect of the quantity and quality of pasture available to sheep on their grazing behaviour // *Austral. J. Agr. Res.* V. 11. P. 1034-1043. - 1964. Responses of lambs to differing pasture conditions // *Proc. Austral. Soc. Anim. Prod.* V. 5. P. 275-279. - 1985. Regulation of forage intake / Eds. Hudson R.Y., White R.G. *Bioenergetics of wild herbivores*. Florida: CRC Press, Inc. Boca Raton. P. 81-101.
- Arnold G.W., Campbell N.A., 1972. A model of a ley farming system with particular reference to a sub-model for animal production // *Proc. Austral. Soc. Anim. Prod.* V. 9. P. 23-30.
- Arnold G.W., Dudzinski M.L., 1978. The ethology of free-ranging domestic animals. Amsterdam: Elsevier. 198 p.
- Arman P., Hopcraft D., 1975. Nutritional studies on East African herbivores. 1. Digestibilities of dry matter, crude fibre and crude protein in antelope, cattle and sheep // *Brit. J. Nutr.* V. 33. P. 255-264.
- Batzli G.O., Cole F.R., 1979. Nutritional ecology of microtine rodents: digestibility of forage // *J. Mammal.* V. 60. P. 740-750.

- Batzli G.O., Jung H.-J.G., Guntenspergen G.*, 1981. Nutritional ecology of microtine rodents: Linear foraging-rate curves for brown lemmings // *Oikos*. V. 37. № 1. P. 112-116.
- Berry H.H., Louw G.N.*, 1982. Nutritional measurements in a population of free-ranging wildebeest in Etosha National Park // *Madoqua*. V. 13. P. 101-125.
- Eisfeld D.*, 1974. Protein requirements of roe deer (*Capreolus capreolus* L.) for maintenance // Intern. Congr. Game Biol. № 11. P. 133-138. - 1985. Ansprüche von Rehen an die Qualität ihrer Nahrung // XXII Congr. Intern. Union of Game Biol. (Brussels). P. 1027-1034.
- Gallup W.D., Hobbs C.S., Briggs H.M.*, 1945. The use of silica as a reference substance in digestion trials with ruminants // *J. Anim. Sci.* V. 4. № 1. P. 68.
- Heller V.G., Breedlow C.H., Lickely W.*, 1928. A comparison of the Bergeim and standard methods of determining coefficients of utilization with suggested modifications // *J. Biol. Chemistry*. V. 79. P. 275-282.
- Heusner A.A.*, 1991. Size and power in mammals // *J. Exp. Biol.* V. 160. P. 25-54.
- Hofmann R.R.*, 1991. Die Wiederkauer // *Biol. Unserer Zeit*. V. 21. №2. S. 73-80.
- Hudson R.J., Christopherson R.J.*, 1985. Maintenance metabolism / Eds. Hudson R.Y., White R.G. Bioenergetics of wild herbivores. Florida: CRC Press, Inc. Boca Raton. P. 121-142.
- Hudson R.J., Watkins W.G.*, 1986. Foraging rates of wapiti on green and cured pastures // *Can. J. Zool.* V. 64. P.1705-1708.
- Hume ID., Rubsamen K., Engelhardt W.V.*, 1980. Nitrogen metabolism and urea kinetics in the rock hyrax (*Procapra habessinica*) // *J. Corp. Physiol.* № 4. P. 307-314.
- Johnstone-Wallace D.B., Kennedy K.*, 1944. Grazing management practices and their relationship to the behaviour and grazing habits of cattle // *J. Agr. Sci.* V. 34. P. 190-197.
- Kleiber M.*, 1961. The fire of life. An introduction to animal energetic. N.Y.: Wiley. 454 p.
- Lundberg P., Dannel K.*, 1990. Functional response of browsers: tree exploitation by moose // *Oikos*. V. 48. P. 378-384.
- Mould E.D., Robbins Ch.T.*, 1981. Nitrogen metabolism in elk // *J. Wildl. Manage.* V. 45. № 2. P. 323-334.
- Newton I.E., Young N.E.*, 1974. The performance and intake of weaned lambs grazing perennial ryegrass with and without supplementation // *Anim. Prod.* V. 18. № 2. P. 191-199.
- Owen-Smith N., Cooper S.M.*, 1989. Nutritional ecology of a browsing ruminant, the kudu (*Tragelaphus strepsiceros*), through the seasonal cycle // *J. Zool. L.* V. 219. P. 29[^]13.
- Parra ?.*, 1978. Comparison of foregut and hindgut fermentation in herbivores / Ed. Montgomery G.G. Ecology of arboreal folivores. Washington D.C.: Smithsonian Inst. Press. P. 205-229.
- Regelin W.L., Schwartz Ch.C, Franzmann A.W.*, 1987. Effects of forest succession on nutritional dynamics of moose forage // *Swedish Wildlife Research Suppl.* № 1. P. 247-263.
- Renecker LA., Hudson R.J.*, 1986. Seasonal foraging rates of freeranging moose // *J. Wildl. Manage.* V. 50. P. 143-147.
- Renecker L.A., Schwartz Ch.C*, 1997. 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. P. 403-440.
- Robbins Ch.T.*, 1983. Wildlife feeding and nutrition. N.Y.: Academic press. 343 p.
- Robbins Ch.T., Prior R.L., MoenA.N., Visek W.J.*, 1974. Nitrogen metabolism of white-tailed deer // *J. Anim. Sc.* V. 38.№1 .P. 186-191.
- Schwartz Ch.C, Hobbs N.T.*, 1985. Forage and range evaluation / Eds. Hudson R.Y., White R.G. Bioenergetics of wild herbivores. Florida: CRC Press, Inc. Boca Raton. P. 25-52.
- Schwartz Ch.C, Regelin W.L., Franzmann A.W.*, 1987. Protein digestion in moose // *J. Wildl. Manage.* V. 51. № 2. P. 352-357.
- Schwartz Ch.C, Regelin W.L., Franzmann A.W., Hubert M.*, 1987. Nutritional energetics of moose // *Swedish Wildlife Research Suppl.* № 1. P. 265-280.
- Schwartz Ch.C, Renecker L.A.*, 1997. Nutrition and Energetics / Eds. Franzmann A.W., Ch.C. Schwartz. Ecology and Management of the North American Moose. Washington, L.: Smithsonian Institution Press. P. 441-478.
- Shiple L.A., Gross J.E., Spalinger D.E., Hobbs N.T., Wunder B.A.*, 1994. The scaling of intake rate in mammalian herbivores // *American naturalist*. V. 143. № 6. P. 1055-1082.
- Sinclair A.R.E.*, 1974. 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. P. 291-311.
- Smith S.H., Holter J.B., Hayes H.H., Silver H.*, 1975. Protein requirements of white-tailed deer fawns // *J. Wildl. Manage.* V. 39. № 3. P. 582-589.
- Stanley Price M.R.*, 1978. The nutritional ecology of coce's hartebeest (*Alcelaphus buselaphus cocei*) in Kenya // *J. Appl. Ecol.* V. 15. P. 33-49.
- Streeter Ch.L.*, 1969. A review of techniques used to estimate the in vivo digestibility of grazed forage // *J. Anim. Sci.* V. 29. № 5. P. 757-768.
- Trudell J., White R.G.*, 1981. The effect of forage structure and availability on food intake, biting rate, bite size and daily eating time of reindeer // *J. Appl. Ecol.* V. 18. P. 63-81.
- Van Soest P.J.*, 1982. Nutritional ecology of the ruminant. Corvallis-Oregon: O & B Books. 374 p.
- Van Soest P.J., Jones L.H.P.*, 1968. Effect of silica in forages upon digestibility // *J. Dairy Science.* V. 51. № 10. P. 1644-1648.
- Wickstrom M.L., Robbins Ch.T., Hanley T.A., Spalinger D.E., Parish S.M.*, 1984. Food intake and foraging energetics of elk and mule deer // *J. Wildl. Manage.* V. 48. № 4. P. 1285-1301.

FORAGE RESOURCES, SUPPLY WITH FOOD, AND VIABILITY OF HERBIVOROUS MAMMALS

B. D. Abaturov

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia
e-mail: abaturov@imb.ru*

Specific features in nutrition of herbivorous mammals as the basis of energy and material balance in animals are considered. Relationships between nutrition parameters and the state of animals and peculiarities of fodder plants are discussed. The role of food quantity and quality in the provision of animals with valuable fodder is assessed. The maximal food consumption is characterized by allometric dependence on the body size (mass). In small mammals (20 g-8 kg), the consumption of food changes is according to $M^{0.698}$; in large (4 kg-41) ones, $M^{0.861}$. The different digestibility in small and large animals explains the differences mentioned above. Nutritive value of different fodder plants, which is related to their nutrient (carbohydrates, proteins, fats, and etc.) composition, and their digestibility by animals are characterized. Digestibility is linearly related to the lignin and silica contents in fodder plants. Equations of regression for these relations are presented. Nonruminant ungulates (horses) with hindgut fermentation are capable to consume food of low nutritive value and compensate its low digestibility by use of great mass of forage. Ruminants provide the necessary level of feeding with deeper processing of forage and high selectivity of them with respect to fodder plants. The energy and nitrogen balance in different herbivores is evaluated depending on specific features of pasture vegetation. Responses of populations, their number and distribution to changes in the food quality are described. Requirements in nutrients are shown to remain unsatisfied (even food is abundant and its consumption is high), if the food quality is below the critical level. Peculiarities of food plants restrict the distribution and number of herbivorous mammals.