АРИДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ, 2024, том 30, № 2 (99), с. 73-80

СИСТЕМНОЕ ИЗУЧЕНИЕ АРИДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

УДК 591.53.036.531.1

РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ ПАСТБИЩНОГО КОРМОВОГО РЕСУРСА И ЕГО РАЗДЕЛЕНИЕ КОМПЛЕКСОМ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПРИ СОВМЕСТНОЙ ПАСТЬБЕ

© 2024 г. Б.Д. Абатуров

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский пр., д. 33. E-mail: abaturovbd@mail.ru

Поступила в редакцию 14.11.2023. После доработки 30.11.2023. Принята к публикации 12.12.2023.

Показана отрицательная зависимость переваримости пастбищной растительности от количества злаков в потребляемом корме, которая в свою очередь связана с повышенным содержанием в злаках соединений кремния. На примере четырех видов травоядных (лошадь Пржевальского, американский бизон, двугорбый верблюд, сайгак), различающихся спецификой пищеварения, исследована избирательность их питания по отношению к двум группам растений, различающимся переваримостью, – злакам и разнотравью. Сайгаки, как очевидно, и другие высокоизбирательные потребители легкопереваримых кормов, строго выбирают разнотравье с пониженным содержанием кремния и повышенной переваримостью. При доминировании низкопереваримых злаков на пастбище и их вынужденном потреблении популяция сайгаков нежизнеспособна. Лошади и бизоны, как и другие представители лошадиных и крупных жвачных, в силу особенностей пищеварительной системы способны успешно осваивать низкопереваримые злаковые корма и узко специализированы на питании злаками. Исключение из питания разнотравья у лошадей и бизонов связано с повышенной токсичностью этой группы растений. Верблюды не делают различия в выборе разных по питательности злаков и разнотравья и в настоящее время активно используют залежные территории (на бывшей пашне) с господствующими на них бурьянистыми (сорными) растениями, избегаемые другими травоядными. Различная специализация в выборе кормовых растений при совместной пастьбе разных видов животных вызывает их разобщение в использовании пастбищного кормового ресурса, исключает конкуренцию между ними, выступает необходимым фактором сохранения видового разнообразия пастбищной растительности.

Ключевые слова: растительноядные млекопитающие, пастбищные растения, злаки и разнотравье, переваримость кормов, избирательность питания, совместная пастьба.
DOI: 10.24412/1993-3916-2024-2-73-80
EDN: EOWMRD

Отличительная особенность питания растительноядных млекопитающих – большая неоднородность качества кормовой растительности, что в итоге отражается на непостоянстве пищевой обеспеченности животных и неустойчивости их популяций. Важнейший показатель качества пастбищного корма – переваримость потребляемых растений. Не столь важно количество съеденного корма, как его усвоенная часть, зависящая от переваримости. Среди многих факторов, влияющих на переваримость (содержание клетчатки, лигнина, протеина), важнейшую роль играет содержание в растениях кремнезема (SiO_2). Давно было показано, что при увеличении содержания кремния в сухой массе растений переваримость снижается в соотношении три единицы на единицу кремния (Van Soest, Jones, 1968). Эта особенность подтверждена исследованиями питания разных видов млекопитающих. Показано, что переваримость потребляемого корма у растительноядных млекопитающих, различающихся типами пищеварения, отрицательно связана с содержанием в корме кремния и изменяется на 1/3 или на 1/4 при изменении доли кремния на единицу (Абатуров, Колесников, 2023).

Содержание кремния широко варьирует в растениях. Пастбищная травяная растительность по кормовым свойствам разделяется на две группы, различающиеся питательной ценностью, а именно, разнотравье (англ. «forbs»), включающее в основном двудольные растения, и злаковые (злаковоподобные) травы (англ. «grasses»), входящие в состав однодольных (Holechek, 1984; Hofmann, 1989; Gordon. Prins, 2008). Обе группы различаются прежде всего по основному показателю питательной ценности – коэффициенту переваримости. Для большинства злаков характерно повышенное содержание кремнезема, что служит причиной их пониженной переваримости. В листьях большинства видов пастбищного разнотравья концентрация кремнезема ниже, а переваримость, соответственно, выше (Van Soest, Jones, 1968; Holechek, 1984; McNaughton et al., 1985; Hofmann, 1989; Clauss et al., 2008). Было показано, что переваримость злаков на степных пастбищах в 1.2-1.4 раза ниже переваримости разнотравья (Абатуров, 2021). Соответственно, в зависимости от соотношения злаков и разнотравья в потребленном корме формируется переваримость рациона.

Представляет интерес оценить, как кормовое разнообразие, прежде всего различная переваримость пастбищных растений, отражается на особенностях питания, на выборе кормовых растений и на разделении кормового ресурса между животными при их совместной пастьбе.

Материалы и методы

Сбор материалов по пастьбе нескольких видов растительноядных млекопитающих (сайгак *Saiga tatarica* L.innaeus, двугорбый верблюд *Camelus bactrianus* L., лошадь Пржевальского *Equus przewalskii* Poliakov, 1881, американский бизон *Bison bison* L.) был проведен на естественных пастбищах сухих степей и полупустынь Северного и Северо-Западного Прикаспия в Волгоградской области, в Республике Калмыкия, на Приманычских огороженных пастбищах Ассоциации «Живая природа степи» (охранная зона Ростовского биосферного заповедника) в течение 1996-2020 гг. (Абатуров и др., 1997, 1998, 2008, 2015, 2019; Ларионов и др., 2008; Казьмин и др., 2016; Джапова и др., 2020).

Состав потребляемых видов растений и их соотношение в кормовой массе установлены на основе микрогистологического кутикулярного анализа фекалий пасущихся животных (Storr, 1961; Scotcher, 1979; Абатуров и др., 2003; Джапова и др., 2019).

Определение переваримости выполнено непрямым методом определения содержания органогенного кремния (естественного инертного маркера) в потребленном корме (рационе) и фекалиях животных (Колесников, Абатуров, 1997; Абатуров и др., 2003; Гинс и др., 2012; Абатуров, 2021).

Результаты и обсуждение

Переваримость корма у разных видов копытных линейно и практически одинаково связана с долей злаков в рационе пасущихся животных (рис. 1). При увеличении доли злаков в корме на 1% переваримость у животных с разными типами пищеварения (жвачные, моногастричные) одинаково снижается в среднем на 0.16%, а при питании только злаками (100%) переваримость снижается у тех же видов до минимальных величин – 45-55% (Абатуров, Колесников, 2023).

Как видим, для разных видов млекопитающих характерно сходное по величине снижение переваримости корма при увеличении в нем доли злаков. Однако выбор злаков разными видами неодинаков, а участие злаков в их питании различно. Хорошо известно, что у представителей лошадиных (*Equinae*), как и у лошади Пржевальского в нашем случае, абсолютно преобладают в питании злаковые растения, доля которых в рационе превышает 80%, при этом, согласно оценкам коэффициента избирательности (соотношение доли вида в рационе к доле в травостое пастбища), характерно явное предпочтение злаков в выборе растений (Duncan, 1992; Menard et al., 2002; Позднякова и др., 2011; Абатуров и др., 2019). Заднекишечный тип ферментации корма позволяет лошадям успешно поедать повышенное количество волокнистого злакового корма, компенсирующее его низкую переваримость.

Для бизонов, как и для крупных диких и домашних жвачных в целом (бычьи *Bovinae*) с объемным вместительным преджелудком (рубцом), характерно преимущественное (80-90%) избирательное потребление грубого злакового корма. Крупный вместительный рубец позволяет накапливать большую массу этого корма, который вкупе с симбиотическими микроорганизмами и жвачкой подвергается длительной и более интенсивной переработке, что обеспечивает его достаточно глубокое переваривание (Duncan et al., 1990; Coppedge, et al., 1998; Абатуров и др., 2019).

Таким образом, и лошади, и бизоны выбирают одинаковую по кормовому составу и массе растительность, а именно, злаковые травы. Разнотравье, несмотря на более высокую переваримость, исключается из их питания. Эту группу животных отличает узкая специализация на питании злаками (англ. «grasses») и пренебрежение разнотравьем (англ. «forbs»).

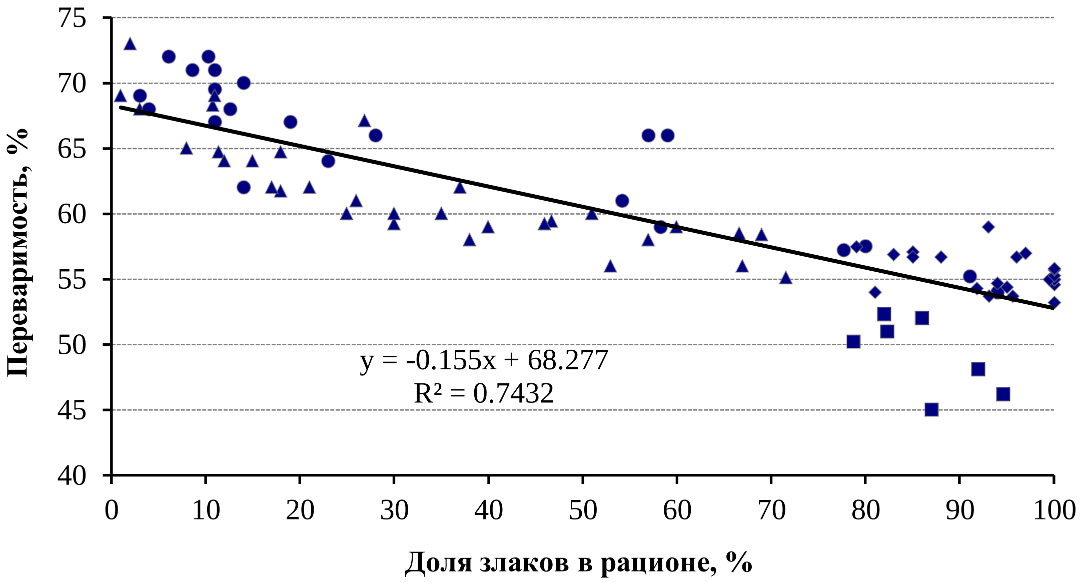

Рис. 1. Зависимость переваримости корма от доли злаков в рационе животных. *Условные обозначения:* ▲ – сайгаки, ● – верблюды, ♦ – лошади Пржевальского, ■ – бизоны (Абатуров и др., 2018, 2019).

Другая группа пастбищных млекопитающих – более мелкие по размерам жвачные, представители диких и домашних козлов *Caprrinae* (сайгаки, козлы, бараны), приспособленные к более переваримому растительному корму. Рассмотрим их адаптацию к пастбищной растительности на примере сайгаков. Сайгак – яркий представитель высокоизбирательных потребителей легкопереваримых кормов. Как и у других млекопитающих, переваримость пастбищных кормов у сайгаков (рис. 1) тесно и отрицательно связана с долей злаков в потребленном корме в соответствии с уравнением (Абатуров, Джапова, 2020):

$$y = -0.1723\,x + 67.185,\ R^2 = 0.724,\ p < 0.01,\ n = 30.$$

Увеличение доли злаков в рационе в данном случае от 0 до 73% ведет к снижению средней переваримости с 67 до 55%. Однако эти значения еще не отражают обеспеченности сайгаков кормом. Исследования показали, что материально-энергетические потребности их организма удовлетворяются при строго определенной (пороговой) переваримости потребляемого корма, меняющейся в соответствии с физиологическим состоянием животных. У сайгаков расходы на поддержание жизни (в состоянии покоя без учета трат на рост, размножение) удовлетворяются при переваримости корма не ниже 56%. С учетом потребностей на рост переваримость должна быть выше 60%, а с учетом расходов на размножение и на лактацию она должна превышать 68% (табл.). Соответственно, меняются и требования к доле злаков в потребляемом корме.

В свою очередь доля злаков в потребляемом корме тесно и линейно зависит от обилия злаков в травостое пастбища. При росте обилия злаков на пастбище доля злаков в рационе прямолинейно нарастает, а более переваримого разнотравья – снижается (рис. 2). В соответствии с этим снижается переваримость рациона и обеспеченность животных полноценным кормом, а отсюда снижается и пригодность самого пастбища. Было показано, что для репродуктивных трат в период размножения и лактации самок сайгаков, требующих пороговой переваримости (c) 68.2% (табл.), обилие злаков в растительности пастбища (a), согласно уравнению $a = (73.58 - c) / 0.18$, должно быть не выше 30%, а для расходов на уровне поддержания ($c = 56.3$), соответственно, не выше 96% (Абатуров, 2021).

Таким образом, сайгаки, как и близкие к ним по специфике пищеварения виды млекопитающих, узко специализированы на питании более переваримым растительным кормом. Их выбор кормов в данном случае строго ориентирован на разнотравье. При нарастании доли злаков в пастбищной растительности выше 30% нарушается репродуктивная способность животных, пастбища становятся непригодными для устойчивого обитания их популяции. Именно такое состояние пастбищ, выразившееся в нарастании и господстве злаков в степной растительности, привело к депрессии популяции сайгаков в пределах практически всего ареала вида в конце прошлого и начале текущего века и продолжается в Калмыцкой части популяции до настоящего времени.

Таблица. Пороговые показатели качества корма, необходимые для удовлетворения различных физиологических потребностей сайгака в энергии и протеине (Абатуров, 2021).

Формы энергетических и материальных трат организма	**Потребности**		**Пороговые показатели качества корма**	
	Обменная энергия, МДж/кгМ$^{0.75}$	**Переваримый протеин, г/кгМ$^{0.75}$**	**Содержание протеина, %**	**Коэффициент переваримости, %**
Энергия поддержания	0.719	5.19	9.2	56.3
Траты на рост	0.782	6.50	9.8	60.4
Траты на лактацию	1.050	14.0	14.3	68.2

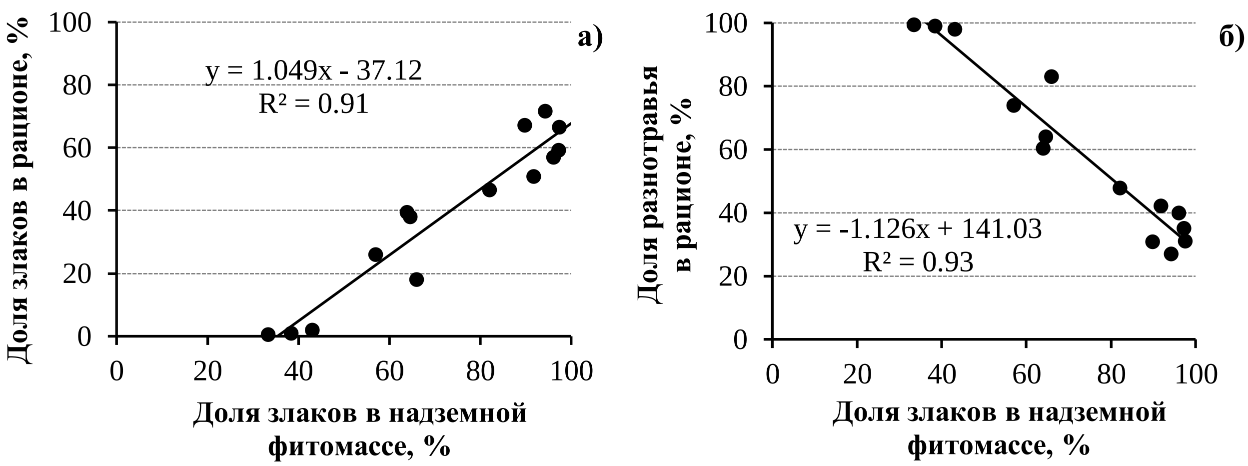

Рис. 2. Зависимость доли злаков (а) и разнотравья (б) в рационе сайгаков от обилия злаков в надземной фитомассе пастбища (Абатуров, Джапова, 2020).

Другие виды среди жвачных, в данном случае верблюды, при той же отрицательной зависимости переваримости от обилия злаков на пастбище не связаны столь жестко с переваримостью пастбищной растительности. В весеннее время основу питания верблюдов составляют злаки, доля которых в рационе достигает 80%. Однако в летнее и осеннее время в выборе кормов они переключаются на разнотравье, доля которого в питании в эти сезоны превышает 80%, тогда как участие злаков в составе рациона было не выше 11-19%, при этом, по оценкам индекса избирательности, верблюды их явно избегали (Абатуров и др., 2018). Таким образом, злаки и разнотравье по интенсивности потребления верблюдами в среднем за год практически не различаются. Особое значение в обеспечении верблюдов кормом имеют залежные участки (на бывшей пашне) с бурьянистой сорной растительностью. Лебеда татарская и другие рудеральные однолетники, доминирующие на залежах, составляют основу питания в летнее и осеннее время. Доля лебеды в рационе верблюдов достигает 29-33%, т.е. на нее приходится треть общего потребления кормов верблюдами на этом степном пастбище.

Из всего вышесказанного следует, что всем четырем исследованным видам копытных (верблюды, сайгаки, бизоны и лошади Пржевальского), различающихся типами пищеварения, в одинаковой степени свойственна отрицательная зависимость переваримости корма от доли злаков в потребляемой растительной массе. Однако пасущиеся животные кардинально различаются выбором для питания разных по переваримости злаков и разнотравья. Питание свободно пасущихся лошадей и бизонов практически полностью ориентировано на потребление более грубых по качеству злаков и исключение из питания более питательного разнотравья. Характерно, что рацион и бизонов, и лошадей, несмотря на глубокие различия в функционировании их пищеварительного аппарата, практически одинаков.

Сайгаки, как, очевидно, и другие представители высокоизбирательных потребителей легкопереваримых кормов, потребляют преимущественно более питательное и легкопереваримое разнотравье. При превышении пороговых величин обилия злаков в пастбищной растительности популяция сайгаков становится нежизнеспособной, а пастбище – непригодным для их обитания.

Верблюды – такие же жвачные, но отличающиеся строением многокамерного желудка, не делают заметного различия в выборе разных по питательности злаков и разнотравья. Их выбор кормовых растений более широк, они отдают предпочтение пастбищам, избегаемым другими травоядными. В данном случае верблюды используют для пастьбы широко распространенные в настоящее время залежные территории (бывшие пашни) с господствующими на них бурьянистыми (сорными) растениями.

Возникает, однако, вопрос, чем объясняется неодинаковый, противоположный по сути выбор для питания злаков и разнотравья разными животными. Казалось бы, они должны в равной мере избегать потребление кормов с доминированием низкопереваримых, малопитательных злаков. Действительно, такие представители жвачных, как сайгаки и частично верблюды, исключают выбор злаков и явное предпочтение в питании отдают более переваримому и питательному разнотравью. Однако бизоны и лошади Пржевальского целенаправленно и, казалось бы, нерационально выбирают для питания более грубые и менее переваримые злаки. Очевидно, различия в предпочтении теми или иными животными злаков или разнотравья связаны не только с обычными показателями питательности или доступности растений. В частности, в настоящее время признается, что ограниченное использование многими копытными более питательного разнотравья вызвано повышенной токсичностью такой группы растений и отсутствием у этих животных механизмов нейтрализации токсичных метаболитов (Van Soest, 1968; Duncan, 1992; Menard et al., 2002). Именно поэтому многие копытные, в нашем случае бизоны и лошади Пржевальского, выбирают для питания преимущественно менее питательные слабопереваримые, но зато лишенные токсичности безопасные злаковые растения и почти полностью отказываются от потребления обогащенного токсичными метаболитами разнотравья. Вместе с тем многие дикие и домашние травоядные, в нашем случае сайгаки, предпочитают более питательное, но токсичное разнотравье и, наоборот, избегают лишенных токсинов злаков из-за их пониженной питательности (переваримости). Однако в этом случае для исключения токсического действия метаболитов необходимо наличие у животных развитых форм адаптации организма к токсинам или их нейтрализации, в т.ч. широко распространенной среди растительноядных млекопитающих литофагии (Паничев, 2011).

Так или иначе, различная кормовая избирательность животных в условиях совместной пастьбы обеспечивает их разделение в использовании пастбищного кормового ресурса, исключает конкуренцию между видами. Специализация на питании разными видами растений при совместной пастьбе приобретает большое значение не только для самих животных, но и выступает необходимым фактором сохранения видового разнообразия пастбищной растительности. Одновидовое стадо пасущихся животных вызывает угнетение наиболее поедаемых видов растений и приводит к господству менее привлекательных и даже токсичных растений. При совместной пастьбе животных, различающихся спецификой питания и выбора растений, воздействие на состав растений выравнивается, сохраняется их видовое разнообразие. В нашем случае лошади и бизоны не только не оказывают конкурентное давление на кормовую обеспеченность сайгаков, но и поддерживают необходимый для сайгаков состав кормовой растительности. Хорошо известно, что широкое распространение сайгаков по всей европейской части степной зоны в относительно недавние исторические времена было обязано кочевым народам (печенеги, половцы) с их миллионными стадами крупного рогатого скота и табунами лошадей. Именно это обеспечивало сайгакам сохранение необходимого кормового разнотравья и успешное освоение занятых кочевниками степных пространств. И наоборот, исключение пастьбы животных, сопровождающееся восстановлением злаковой растительности, делает эти степные территории непригодными для сайгаков.

Следует обратить особое внимание в данном случае на полное сходство питания двух совместно пасущихся видов – лошади Пржевальского и бизона. Безусловно, 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 на разных, изолированных друг от друга материках (Северная Америка, Евразия). Можно предполагать, что полное сходство их кормовой специализации не позволило степным бизонам в процессе постплейстоценовых глобальных перестроек освоить степные пространства Евразии, занятые лошадьми, а в Северной Америке, наоборот, вызвало конкурентное исключение многочисленных в то время аборигенных лошадей (Абатуров и др., 2015).

Выводы

Пастбищная кормовая растительность лугов и степей разделяется на две группы, различающиеся питательной ценностью, а именно, злаковые (злаковоподобные) травы (англ. «grasses»), объединяющие преимущественно однодольные растения, и разнотравье (англ. «forbs»), включающее в основном двудольные растения. Злаки, содержащие в своих тканях повышенное количество кремнезема, характеризуются пониженной переваримостью в отличие от разнотравья с меньшим содержанием кремния и повышенной переваримостью. Поэтому переваримость потребленного животными корма отрицательно связана с долей злаков в их рационе. При увеличении доли злаков в корме на 1% переваримость корма у животных с разными типами пищеварения (жвачные, моногастричные) одинаково снижается в среднем на 0.16%, а при питании только злаками (100%) переваримость снижена до минимальных величин – 50-55%. Разнокачественность пастбищного кормового ресурса проявляется прежде всего в различной переваримости растений. Однако выбор кормовых растений разными животными не связан прямо с этим показателем качества и у многих видов различен. Лошади Пржевальского (очевидно, и все представители лошадиных *Equinae*), а также бизоны (вместе с другими крупными жвачными) избегают потребление более питательного разнотравья. Их рацион на 80-90% состоит из слабопереваримых злаковых трав, а питание строго ориентировано на выбор злаков, несмотря на их низкую переваримость. Специфика функционирования их пищеварительного аппарата (заднекишечная ферментация у лошадей и крупный вместительный рубец у жвачных) компенсируют низкую переваримость увеличенной массой потребленного корма.

Сайгаки вместе с другими высокоизбирательными потребителями легкопереваримых кормов, наоборот, избегают потребление злаков и строго ориентированы на питание высокопитательным разнотравьем. Их жизнеспособность на уровне поддержания жизни ограничена переваримостью не ниже 56%, а в условиях размножения (лактации) – не ниже 68%. Для этого в период размножения обилие злаков в травостое пастбищ должно быть не выше 30%.

Верблюды на пастбище не связаны столь жестко с переваримостью пастбищной растительности, злаки и разнотравье по интенсивности потребления в среднем за год практически не различаются. Особое значение в обеспечении верблюдов кормом имеют залежные участки (на бывшей пашне) с бурьянистой сорной растительностью, на долю которой приходится треть общего потребления кормов верблюдами на этом степном пастбище.

Различная специализация на питании разными видами растений при совместной пастьбе обеспечивает разобщение разных видов животных в использовании пастбищного кормового ресурса, исключает конкуренцию между ними, выступает необходимым фактором сохранения видового разнообразия пастбищной растительности.

Благодарности. Автор искренне признателен Р.Р. Джаповой, Е.Ч. Аюшевой, В.В. Джаповой (Калмыцкий государственный университет), О.Г. Бембеевой (Институт комплексных исследований аридных территорий, г. Элиста), В.Д. Казьмину (Государственный Ростовский биосферный заповедник) за участие в совместных полевых работах и публикациях, материалы которых использованы в настоящей статье

Финансирование. Работа выполнена в рамках грантов Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) № 03-04-48024 «Связь популяций животных с условиями среды обитания: роль кормовых параметров пастбищной растительности в динамике и устойчивости популяций растительноядных млекопитающих» и РФФИ № 15-04-03542 «Кормовое качество растительности в природных пастбищных экосистемах как фактор обеспеченности пищей и жизнеспособности популяций растительноядных млекопитающих».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Абатуров Б.Д., Джапова Р.Р. 2020. Оценка пригодности пастбищ для сайгаков *Saiga tatarica* при сменах состава и кормового качества растительности // Успехи современной биологии. Т. 140. № 4. С. 395-403.

Абатуров Б.Д., Колесников М.П. 2023. Органический кремний в растениях как лимитирующий фактор переваримости кормов растительноядных млекопитающих // Успехи современной биологии. Т. 143. № 5. С. 466-475.

Абатуров Б.Д., Колесников М.П., Лихнова О.П., Петрищев Б.И., Никонова О.А. 1997. Использование лигнина и кремния кормовой растительности в качестве индикаторов переваримости для количественной оценки потребления пищи свободнопасущимися сайгаками // Зоологический журнал. Т. 76. № 1. С. 104-113.

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 современной биологии. Т. 11. Вып. 5. С. 564-584.

Абатуров Б.Д., Колесников М.П., Никонова О.А, Позднякова М.К. 2003. Опыт количественной оценки питания свободнопасущихся млекопитающих в естественной среде обитания // Зоологический журнал. Т. 82. № 1. С. 104-114

Абатуров Б.Д., Ларионов К.О., Джапова Р.Р., Колесников М.П. 2008. Качество кормов и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) пищей в условиях восстановительной смены растительности на Черных землях Калмыкии // Зоологический журнал. Т. 87. № 12. С. 1524-1530.

Абатуров Б.Д., Казьмин В.Д., Колесников М.П. 2015. Питание бизонов (*Bison bison*), верблюдов (*Camelus bactrianus*) и лошадей (*Equus caballus*) при совместной пастьбе на изолированном степном пастбище // Зоологический журнал. Т. 94. № 12. С. 1470-1478.

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. 2018. Кормовые ресурсы, питание и обеспеченность пищей свободно пасущихся верблюдов (*Camelus bactrianus*) на пастбищах степной природной зоны // Зоологический журнал. Т. 97. № 3. С. 348-361.

Абатуров Б.Д., Джапова Р.Р., Казьмин В.Д., Аюшева Е.Ч., Джапова В.В. 2019. Сравнительные особенности питания лошади Пржевальского *Equus przewalskii*, двугорбого верблюда *Camelus bactrianus* и сайгака *Saiga tatarica* на степном изолированном пастбище // Известия РАН. Серия биологическая. № 6. С. 625-639.

Гинс М.С., Колесников М.П., Гинс В.К., Кононков П.Ф. 2012. Методика анализа органической и минеральных (растворимой и полимерной) форм кремния в овощных культурах. М.: Российский университет дружбы народов. 38 с.

Джапова Р.Р., Аюшева Е.Ч., Бембеева О.Г., Джапова В.В., Далтаева Ю.Н., Нохаева Д.В., Нониева З.А., Бамбушева Д.Б. 2019. Атлас эталонных образцов кутикулярной структуры эпидермиса различных видов растений степной и пустынной зон. Элиста: Изд-во Калмыцкого университета. 94 с.

Джапова В.В., Бембеева О.Г., Аюшева Е.Ч., Казьмин В.Д., Джапова Р.Р., Абатуров Б.Д. 2020. Кормовая избирательность полувольных бизонов (*Bison bison*) в дерновиннозлаковой степи долины западного Маныча // Аридные экосистемы. Т. 26. № 4 (85). С. 59-65. [*Dzhapova V.V., Bembeeva O.G., Ayusheva E.Ch., Kazmin V.D., Dzhapova R.R., Abaturov B.D.* 2020. Forage Selectivity of Semi-Free-Roaming Bison (*Bison bison*) in Sod-Forming Cereal Steppes in the Western Manych River Valley // Arid Ecosystems. Vol. 10. No. 4. P. 305-311.]

Казьмин В.Д., Абатуров Б.Д., Демина О.Н., Колесников М.П. 2016. Кормовые ресурсы и питание полувольных бизонов (*Bison bison*) на степном пастбище долины западного Маныча // Зоологический журнал. Т. 95. № 2. С. 234-244.

Колесников М.П. Абатуров Б.Д. 1997. Формы кремния в растительном материале и их количественное определение // Успехи современной биологии. Т. 117. Вып. 5. С. 534-548.

Ларионов К.О., Джапова Р.Р., Розенфельд С.Л., Абатуров Б.Д. 2008. Питание сайгаков (*Saiga tatarica*) на пастбищах Черных земель Калмыкии в условиях восстановительной смены растительности и остепнения // Зоологический журнал. Т. 87. № 10. С. 1259-1269.

Паничев А.М. 2011. Литофагия: геологические, экологические и биомедицинские аспекты. М.: Наука. 149 с.

Позднякова М.К., Жарких Т.Л., Ясинецкая Н.И., Колесников М.П. 2011. Количественная оценка питания полувольной группировки лошади Пржевальского (*Equus przewalskii*) в степном местообитании (заповедник «Аскания-Нова») // Зоологический журнал. Т. 90. № 3. С. 368-376.

Clauss M., Kaiser T., Hummel J. 2008. The Morphophysiological Adaptations of Browsing and Grazing Mammals // The Ecology of Browsing and Grazing / Eds. I.J. Gordon, H.H.T. Prins. Berlin Heidelberg: Springer. P. 47-88.

Coppedge B.R., Leslie D.M., Shaw J.H. 1998. Botanical Composition of Bison Diets on Tallgrass Prairie in Oklahoma // Journal of Range Management. Vol. 51. No. 4. P. 379-382.

Duncan P. 1992. Horses and Grasses // The Nutritional Ecology of Equids and Their Impact on the Camargue. N.Y.: Springer-Verlag. 287 p.

Duncan P., Foose T.J., Gordon I.J., Gakahu C.G., Lloyd M. 1990. Comparative Nutrient Extraction from Forages by Grazing Bovids and Equids: A Test of the Nutritional Model of Equid-Bovid Competition and Coexistence // Oecologia. Vol. 84. P. 411-418.

Gordon I.J., Prins H.H.T. 2008. The Ecology of Browsing and Grazing. Berlin, Heidelberg: Springer. 330 p.

Hofmann R.R. 1989. Evolutionary Steps of Ecophysiological Adaptation and Diversification of Ruminants: A Comparative View of Their Digestive System // Oecologia. Vol. 78. P. 443-457.

Holechek J.L. 1984. Comparative Contribution of Grasses, Forbs, and Shrubs to the Nutrition of Range Ungulates // Rangelands. Vol. 6. P. 261-263.

Menard C., Duncan P., Fleurance G., Georges J.-Y., Lila M. 2002. Comparative Foraging and Nutrition of Horses and Cattle in European Wetlands // Journal of Applied Ecology. Vol. 39. P. 120-133.

Scotcher J.S.B. 1979. A Review of Fecal Analysis Techniques for Determining the Diet of Wild Grazing Herbivores // Proceedings of the Grassland Society of Southern Africa. Vol. 14. P. 131-136.

Storr G.M. 1961. Microscopic Analysis of Feces, a Technique for Ascertaining the Diet of Herbivorous Mammals // Australian Journal of Biological Science. Vol. 14. P. 157-164.

Van Soest P.J., Jones L.H.P. 1968. Effect of Silica in Forages upon Digestibility // Journal of Dairy Science. Vol. 51. P. 1644-1648.