

ФИЗИОЛОГИЯ
ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

УДК 599.325:591.32

ТРАНСФОРМАЦИЯ ЛИГНОЦЕЛЛЮЛОЗНЫХ КОМПОНЕНТОВ
КОРМА В ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОМ ТРАКТЕ САЙГАКА *Saiga tatarica*:
ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ И СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АСПЕКТЫ

© 2020 г. Е. И. Наумова^{*,@}, Г. К. Жарова^{*}, Т. Ю. Чистова^{*}, А. А. Луцкекина^{*}

^{*}Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

[@]E-mail: einaumova@gmail.com

Поступила в редакцию 10.10.2019 г.

После доработки 05.12.2019 г.

Принята к публикации 05.12.2019 г.

Проведено сравнительное исследование трансформации содержимого пищеварительного тракта у сайгаков *Saiga tatarica*, содержащихся в питомнике Центра диких животных в Республике Калмыкия, и у четырех видов диких полорогих (сибирский козел *Capra sibirica*, восточно-кавказский козел *C. cylindricornis*, серна *Rupicapra rupicapra* и снежный баран *Ovis canadensis*). У 12 животных рассмотрен размерный состав клетчатковых волокон и содержание питательных веществ в разных отделах пищеварительного тракта и экскрементах. Выяснено, что относительное содержание клетчатки в рубце сайгака выше, чем у других полорогих, а в экскрементах — ниже. Самая результативная редукция волокон по мере их продвижения по пищеварительному тракту отмечена у восточно-кавказского козла, самая незначительная — у снежного барана. Показано, что у сайгака важную роль в редукции клетчатковых волокон играют не только зубной аппарат, но и ферментные системы.

DOI: 10.31857/S0002332920030066

За последние два десятилетия возрос интерес к исследованию характера использования фитофагами волокнистых фрагментов корма и особенностей их преобразования в ходе пищеварения. Опубликовано множество данных о размерах и распределении пищевых волокон в пищеварительном тракте диких млекопитающих в зависимости от пищевой специализации, размеров тела и структуры пищеварительного тракта (Nigren, Hofmann, 1990; Соколов и др., 1995; Clauss *et al.*, 2001, 2002; Hummel *et al.*, 2008; Fritz *et al.*, 2009, 2010; Жарова и др., 2011; Наумова и др., 2012). По мнению ряда исследователей, основную роль в редукции размеров пищевых частиц играет не столько микробная ферментация, сколько результативность работы зубного аппарата в процессе первичного и повторного (жвачки) жевания. Вклад пищеварительного процесса в редукцию волокон у крупного рогатого скота составил 17% (McLeod, Minson, 1988). Выяснено, что размеры выводимых с экскрементами растительных волокон зависят от массы тела и от особенностей питания животных.

В связи с функциональной значимостью преобразований размеров волокон и химического состава содержимого в пищеварительном тракте фитофагов мы использовали аналогичный подход к исследованию особенностей пищеварения у

сайгака по сравнению с другими жвачными. Сайгак — единственный обитающий в Европе представитель антилоп и единственный потенциально массовый вид копытных животных, населяющих засушливые (степные, пустынные и полупустынные) ландшафты огромного Евразийского континента. Согласно Красному списку МСПО/IUCN (2018) сайгак признан “критически угрожаемым видом”.

Цель исследования — по характеру трансформации содержимого пищеварительного тракта оценить результативность работы зубного аппарата и вклад пищеварения в редукцию клетчатковых волокон у сайгака по сравнению со свободноживущими представителями полорогих.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Образцы корма, содержимого рубца и экскрементов сайгаков *Saiga tatarica* были получены от животных, содержащихся в питомнике Центра диких животных Республики Калмыкия и погибших в результате случайно полученных механических травм. Были исследованы образцы от четырех особей: двух самцов и одной самки в возрасте 7.5 мес. и одной двухлетней самки (№ 1–4). Материал по другим видам полорогих был получен в результате лицензионной охоты на территории РФ зимой:

по три особи сибирского козла *Capra sibirica* и восточно-кавказского козла *C. cylindricornis* и по одной особи серны *Rupicapra rupicapra* и снежного барана *Ovis canadensis*. Исследованные виды полорогих заметно различаются по средней массе тела взрослых особей (Соколов, 1979; Данилкин, 2005). Сайгак близок по массе тела к серне и восточно-кавказскому козлу (до 50 кг), взрослые особи сибирского козла и снежного барана вдвое крупнее.

Во избежание влияния возможной стратификации на размерный состав волокон в образце содержимое рубца перед отбором пробы перемешивали. У диких жвачных удалось собрать образцы содержимого также из других отделов желудка и кишечника. Не весь материал представлен в одинаковом объеме по разным видам, но полученные данные представляют большой интерес в связи с принадлежностью исследованных животных к редким и охраняемым видам и их обитанием в труднодоступных районах.

Содержимое пищеварительного тракта и экскременты разделяли на шесть размерных фракций под проточной водой на почвенных ситах с размерами ячеек 3, 2, 1, 0.5 и 0.25 мм. Частицы, проходящие через последнее сито, собирали на фильтровальной бумаге. Полученные фракции высушивали до постоянной массы, взвешивали с точностью до второго знака, после чего определяли соотношение их масс (Наумова и др., 1994). Для оценки степени редукции размеров пищевых волокон рассчитывали средневзвешенное значение по формуле

$$\bar{x} = \frac{\sum_{i=1}^n w_i x_i}{\sum_{i=1}^n w_i},$$

где x_i — размер ячейки сита, а w_i — масса соответствующей фракции.

Аналогичные расчеты были выполнены также для представителей оленевых на основании имевшихся (обработанных ранее) данных по размерному составу волокон в рубце, сетке, книжке, слепой и ободочной кишках и экскрементах лося *Alces alces* и благородного оленя *Cervus elaphus* (обработано по шесть особей). Химический анализ образцов корма, содержимого рубца и экскрементов выполнен в Московской ветеринарной академии им. К.И. Скрябина по общепринятой методике (Инструкция..., 1968).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Размерный состав волокон. Соотношение волокон разных размерных фракций в рубце подвержено заметной изменчивости в силу периодического пополнения первично съеденного корма, повторно измельченного в процессе жвачки. У сайгаков в рубце преобладают волокна крупно- и среднераз-

мерных фракций, а содержание мелких волокон может быть незначительным (<4%) (табл. 1). У других полорогих доля мелких волокон оказалась больше (до 25%), а фракция крупных волокон не достигала половины всей волокнистой массы (табл. 2). Для удобства сравнения размерного состава волокон в содержимом частицы, оседающие на ситах с диаметром ячеек 3 и 2 мм, обозначили как крупные, 1 и 0.5 мм — как средние, а 0.25 мм и остающиеся на фильтровальной бумаге — как мелкие. Результаты показали, что у восточно-кавказского козла в рубце преобладает крупноразмерная фракция волокон, составляющая ~50% всей массы волокон, а у снежного барана, сибирского козла и серны — в среднем <40% всех волокон. Масса же мелких волокон длиной 0.25 мм и менее, напротив, у этих трех представителей полорогих составляет заметно большую долю, чем у восточно-кавказского козла. В сетке у представителя полорогих (восточно-европейского козла), как и у оленевых (Наумова и др., 2012), соотношение волокон несколько смещается в пользу среднеразмерных, однако, как и в рубце, остается изменчивым. В книжке доля крупных волокон резко уменьшается, а доля волокон средних и мелких размеров увеличивается. При этом в процессе жвачки и ферментации в рубце и сетке крупные волокна подвергаются значительной редукции: в книжку благодаря сепараторному механизму ретикулоомазального соединения поступает 5–10% крупных волокон. У исследованных представителей полорогих, за исключением восточно-кавказского козла, в книжке содержится заметно больше мелких волокон, а по содержанию крупных волокон восточно-кавказский козел превосходит других жвачных.

В слепой кишке соотношение размерных фракций волокон стабилизируется, поскольку механическое измельчение корма уже не вмешивается в процесс редукции волокон, а уменьшение их размеров осуществляется только за счет микробной ферментации. У исследованных представителей полорогих здесь наблюдается весьма существенная редукция размеров волокон, а масса мелкоразмерной фракции возрастает до 80% всех волокон.

В экскрементах сайгаков соотношение масс размерных фракций частиц существенно изменяется в пользу мелких. Ранее на примере многих видов жвачных было выяснено, что соотношение размерных фракций волокон в экскрементах у разных видов млекопитающих-фитофагов может существенно различаться (Соколов и др., 1995; Clauss *et al.*, 2002; Жарова и др., 2011; Наумова и др., 2012). При сравнении размерного состава волокон в слепой кишке и экскрементах почти во всех случаях в экскрементах относительная масса крупных волокон увеличивается, а мелких уменьшается. У всех рассмотренных видов в экскре-

Таблица 1. Размерный состав пищевых волокон в рубце и экскрементах у сайгаков (%)

№ животного	Образец	Размер ячеек сит, мм				
		2	1	0.5	0.25	<0.25
1	Рубец	38.47	7.42	35.11	14.94	4.05
	Экскременты	0.58	3.47	45.09	38.15	12.72
2	Рубец	59.35	12.63	24.35	3.20	0.46
	Экскременты	1.96	3.92	47.06	33.33	13.72
3	«	0.86	12.00	61.71	9.71	15.71
4	«	0.66	3.62	45.72	39.47	10.53

Таблица 2. Размерный состав волокон в разных отделах пищеварительного тракта и экскрементах полорогих (%)

Отдел ЖКТ	Размерные фракции волокон	Сайгак	Серна	Сибирский козел	Восточно-кавказский козел	Снежный баран
Рубец	1	58.94	36.18	39.00	50.27	36.38
	2	29.73	38.53	33.42	36.56	37.81
	3	11.28	25.29	22.54	13.18	25.8
Сетка	1	—	—	—	41.43	—
	2	—	—	—	33.86	—
	3	—	—	—	24.7	—
Книжка	1	—	3.8	3.78	7.58	5.18
	2	—	44.3	50.69	60.53	46.2
	3	—	51.9	45.54	31.89	48.64
Слепая кишка	1	—	0.68	0.31	—	0.82
	2	—	22.45	21.21	—	39.77
	3	—	76.07	78.49	—	59.4
Экскременты	1	6.77	2.05	0.38	1.63	2.08
	2	49.90	33.56	23.46	50.76	49.47
	3	41.1	64.38	76.16	47.62	48.44

Примечание. ЖКТ – желудочно-кишечный тракт; 1 – крупные волокна (1–2 мм), 2 – средние (0.5 мм), 3 – мелкие (0.25 и <0.25 мм); “—” – отсутствие данных (для табл. 2 и 3).

ментах по сравнению с рубцом существенно возрастает доля мелких волокон. Тот факт, что часть волокон, хотя и незначительная, может миновать слепую кишку, подтверждается и соотношением размерных фракций волокон в экскрементах. В экскрементах у большей части животных >50% всей волокнистой массы составляют мелкие волокна. У сайгака доля мелких волокон не достигает половины массы всех волокон.

Химический анализ химуса и экскрементов. По мере продвижения корма по пищеварительному тракту происходит последовательное уменьшение содержания сырой клетчатки и изменение баланса других питательных компонентов в ходе пищеварения. Сено, предлагаемое сайгакам в питомнике, характеризуется высоким содержанием

сырой клетчатки (26.68%) и низким содержанием сырого протеина (3.75%), значительно уступая по качеству зеленым кормам. Зеленые корма пасущихся в разных угодьях сайгаков содержат от 12 до 14.5% сырого протеина и от 9.5 до 32.9% сырой клетчатки (Абатуров и др., 2005). Экспериментальные корма восточно-кавказского козла содержали от 9 до 12% клетчатки, а разнотравье в местах пастбы – 15.2% (Магомедов, Яровенко, 1997).

Химический состав содержимого рубца у жвачных вполне закономерно отличается от состава исходного корма в связи с функционированием микробного звена, но все же отражает качество потребляемых кормов. В рубце, как правило, повышается относительное содержание сырой

Таблица 3. Химический состав содержимого пищеварительного тракта и экскрементов полорогих (%)

Отдел ЖКТ	Питательные вещества	Сайгак	Серна	Восточно-кавказский козел	Сибирский козел	Снежный баран
Рубец	Общий азот	1.84	3.21	2.91	1.96	1.94
	Сырой протеин	11.5	20.06	18.22	12.25	12.12
	Сырой жир	9.12	13.82	9.76	11.66	9.08
	Сырая зола	6.67	11.12	13.32	12.1	13.11
	Сырая клетчатка	32.49	18.05	11.61	18.33	15.49
	ВГ	5.1	5.3	5.1	5.35	5.15
	БЭВ	35.12	31.65	41.9	40.31	45.05
Слепая кишка	Общий азот	—	2.24	—	—	1.29
	Сырой протеин	—	14.0	—	—	8.06
	Сырой жир	—	14.77	—	—	10.47
	Сырая зола	—	14.75	—	—	22.57
	Сырая клетчатка	—	21.64	—	—	17.06
	ВГ	—	5.4	—	—	5.18
	БЭВ	—	29.44	—	—	36.66
Экскременты	Общий азот	4.11	2.11	2.78	1.43	1.34
	Сырой протеин	16.29	13.2	17.37	8.95	8.37
	Сырой жир	10.87	10.58	15.44	7.8	5.8
	Сырая зола	12.59	13.34	14.55	19.68	20.46
	Сырая клетчатка	18.1	28.8	17.91	13.11	17.58
	ВГ	5.38	5.15	5.29	5.27	5.25
	БЭВ	36.78	31.93	29.44	41.195	42.54

Примечание. БЭВ – безазотистые экстрактивные вещества, ВГ – вода гигроскопическая.

клетчатки, сырого протеина и общего азота. Это происходит за счет быстрой ассимиляции безазотистых экстрактивных веществ, которыми богат исходный корм сайгаков, и микробной ферментации. Рубец исследованных видов близок по составу к исходным кормам (табл. 3). У представителей полорогих, добытых в природе, содержание сырой клетчатки в рубце существенно ниже, чем у сайгаков, и, соответственно, выше содержание сырого протеина и общего азота.

Более существенным преобразованием химического состава характеризуются экскременты, прошедшие циклы микробной ферментации и эндогенного переваривания корма. У сайгаков в экскрементах по сравнению с рубцом почти вдвое уменьшается относительное содержание клетчатки за счет незначительного повышения содержания остальных компонентов. Среди исследованных видов содержание клетчатки в экскрементах заметно выше только у серны. Остальные виды полорогих близки по этому показателю к серне, хотя в содержимом начального звена пищеварения – рубце – у рассмотренных видов значитель-

но меньше лигноцеллюлозных компонентов, чем у сайгаков.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Питание. В соответствии с предложенной Гофманом классификацией жвачных млекопитающих по типу питания, все исследованные виды полорогих, пасущиеся на горных лугах и в степях, относятся к группе потребителей смешанных кормов (Hoffman, Stewart, 1972; Hoffman, 1989). Веточные корма – неотъемлемая часть зимнего кормового рациона евразийских жвачных и дополнительный корм для полорогих, у которых большую роль в зимнем питании играет сохранившаяся под снегом зеленая трава и ветошь (Данилкин, 2005). Однако деление травоядных жвачных по типу питания на три группы весьма условно и в большой степени зависит от состояния кормовой базы, подверженной значительным годовым и сезонным колебаниям. Из исследованных видов питание лучше всего изучено у сайгака и восточно-кавказского козла (Абатуров и др., 1982, 1988, 2005; Магомедов и др., 1997; Ларионов и др.,

2008). В экспериментальных условиях кормления этих животных широким набором кормов выбор падал на наиболее питательные виды трав. Но в условиях питомника сайгаки успешно существовали на менее питательных кормах с высоким содержанием клетчатки (26.68%). В соответствии с качеством кормов находится и эффективность пищеварения: чем выше качество кормов, тем лучше они перевариваются.

Размерный состав волокон. Масштабные исследования размерного состава выводимых с экскрементами лигноцеллюлозных частиц показали связь этих показателей с пищевой специализацией, размерами тела и таксономической принадлежностью животных. Выяснено, что различия между жвачными трех базовых типов питания проявляются наиболее заметно у крупных млекопитающих с массой тела >70 кг; у потребителей грубых кормов средний размер выводимых волокон меньше, чем у представителей двух других групп, а у более мелких жвачных эти различия стерты (Clauss *et al.*, 2002). Кроме того, на размерном составе пищевых частиц отражается также содержание в неволе: у свободноживущих жвачных средний размер частиц меньше, чем у невольных сородичей (Hummel *et al.*, 2008). К сожалению, не всегда опубликованные данные можно использовать в качестве сравнительных из-за различий в деталях методики. Хотя различия в размерном составе выводимых волокон многие специалисты объясняют скорее спецификой работы зубного аппарата, чем результатом симбиотного пищеварения, имеется множество неоспоримых фактов высокой переваримости лигноцеллюлозных компонентов корма жвачными. Известно также, что мелкие волокна легче поддаются микробной ферментации, чем крупные. Зависимость скорости ферментации от размера пищевых частиц у крупного рогатого скота была показана экспериментально с использованием *in vitro* и *in sacco* методов (Bjorndal *et al.*, 1990). Благодаря уникальному материалу, хотя и не всегда полному, мы получили возможность проследить динамику изменений размеров растительных волокон в пищеварительном тракте нескольких видов диких полорогих и оценить вклад микробиоты в редукцию волокон.

Размерный состав волокон в рубце отражает суммарную результативность первичного и вторичного измельчения корма зубами. Понятно, что в зависимости от того, на какой стадии цикла первичное жевание—жвачка добыто животное, соотношение крупных и мелких частиц будет различаться, но средний размер волокон в целом отражает эффективность работы зубного аппарата. Сложность оценки влияния механического измельчения корма и результативности ферментации заключается в том, что у жвачных эти процессы совмещены топографически. В книжку попадают волокна, уже подвергшиеся механическому и микробному

воздействию, а их размер зависит, кроме того, и от функционирования сепараторного механизма, избирательно задерживающего в рубце крупные волокна.

По размеру тела (среднему для вида) исследованные жвачные располагаются в следующем порядке (по уменьшению средней массы тела, характерной для вида): сибирский козел (100 кг), снежный баран (60–90 кг), восточно-кавказский козел (50 кг), серна (50 кг) и сайгак (40 кг). Однако очевидной связи между размерами волокон и массой тела не просматривается. В рубце самые крупные волокна были обнаружены у восточно-кавказского козла, самые мелкие – у сайгака, серны и снежного барана (рис. 1). Эти виды близки по массе тела. В книжке, куда в результате сепарации (избирательной задержки крупных волокон в рубце) попадают волокна, уже прошедшие этап пищеварения в рубце, эта особенность сохраняется. При этом волокон длиной <0.5 мм у серны было значительно больше, чем у восточно-кавказского козла. Связи между относительным содержанием волокон разных размерных фракций в книжке и диаметром отверстия между сеткой и книжкой (ретикулоомазальное отверстие) не обнаружено. Диаметр этого отверстия составляет у серны 12, у сибирского козла 10 и у снежного барана 8 мм (Жарова и др., 2011).

При сравнении средних размеров частиц в рубце и экскрементах у всех исследованных видов заметна очень большая редукция, достигающая у сибирского и восточно-европейского козлов 1 мм и более (~77% первоначального размера), а у остальных видов полорогих <1 мм (до 70% первоначального размера) (рис. 2). Редукция волокон в преджелудках происходит за счет трех слагаемых действий – механического измельчения, микробной ферментации и сепарации. Уже в книжке размер волокон уменьшается почти вдвое. После поступления содержимого в сычуг и кишечник можно исключить роль зубного аппарата и сепарации в измельчении содержимого. Тем не менее наблюдается дальнейшая редукция размеров частиц в слепой и ободочной кишках, происходящая в результате аллоэнзиматического пищеварения и остаточной микробной ферментации. Самые низкие средневзвешенные значения размеров частиц в слепой кишке были обнаружены у сибирского козла и серны. Расчеты средних размеров волокон в разных органах желудочно-кишечного тракта у оленевых дали сходные результаты и продемонстрировали динамику изменения размеров волокон в ходе пищеварения (рис. 3).

Единичный материал не позволяет провести анализ факторов, влияющих на преобразование размеров волокон. Качество потребляемых жвачными кормов может существенно колебаться, что отражается и на размерном составе выделяемых с

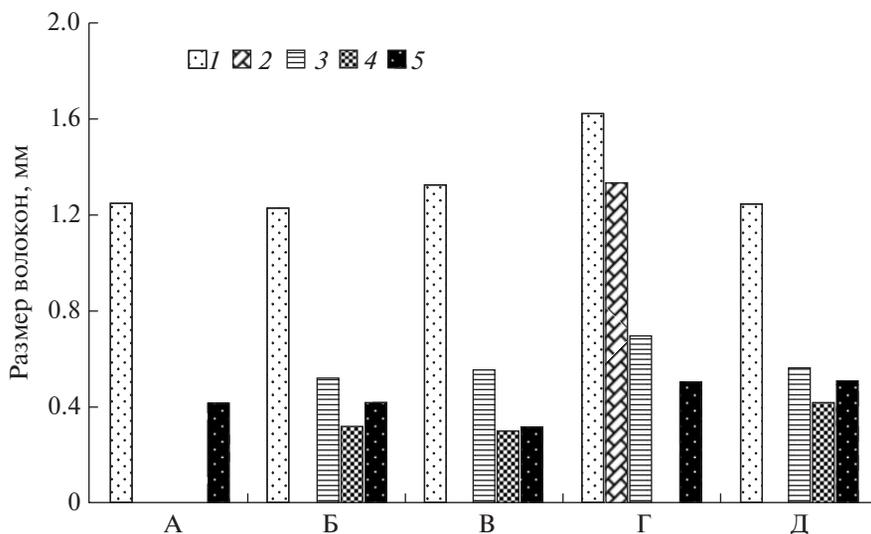


Рис. 1. Средневзвешенные значения размеров волокон. 1 – рубец, 2 – книжка, 3 – слепая кишка, 4 – ободочная кишка, 5 – экскременты. А – сайгак, Б – серна, В – сибирский козел, Г – восточно-кавказский козел, Д – снежный баран; для рис. 1 и 2.

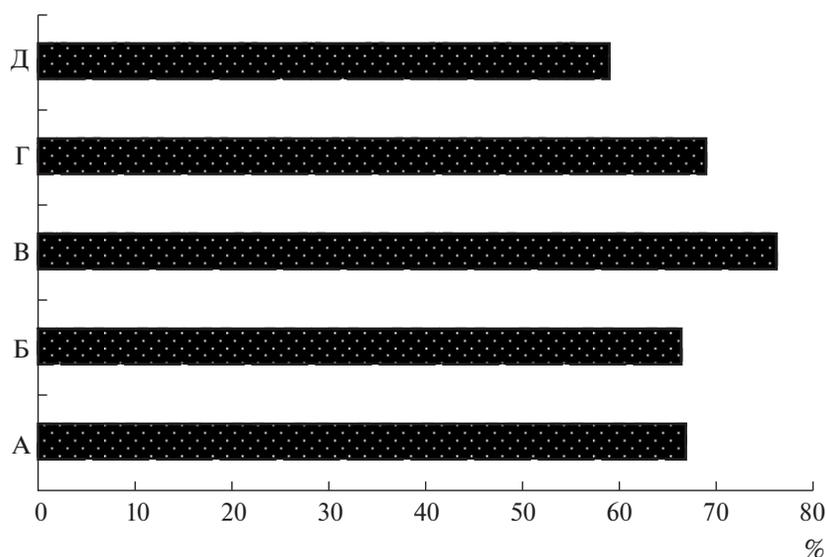


Рис. 2. Степень редукции волокон за полный цикл пищеварения, %. Рассчитано по средневзвешенным значениям.

экскрементами волокон. В частности, средний размер волокон в раннеосенних (при потреблении более питательного корма) и зимних экскрементах благородного оленя (по 8 образцов) различается существенно, составляя 0.54 и 0.75 мм соответственно (Наумова и др., 2012). У свободноживущих жирафов *Giraffa camelopardalis*, потребителей высокопитательных кормов, средний размер волокон в экскрементах оказался крупнее, чем у содержащихся в неволе, а у потребителей грубых кормов быков *Bos primigenius taurus*, напротив, мельче (Hummel *et al.*, 2008). Априори

можно утверждать, что результаты по размерному составу волокон в экскрементах отражают качество потребляемого корма в конкретное время сезона или года. Среди исследованных нами полорогих снежный баран и восточно-кавказский козел выделяются более крупным средним размером волокон в экскрементах, а сибирский козел, серна и сайгак, несмотря на различия средних размеров тела, характеризуются содержанием в экскрементах более мелких волокон.

Содержание питательных веществ. Если в желудке грызунов съеденные корма очень близки по

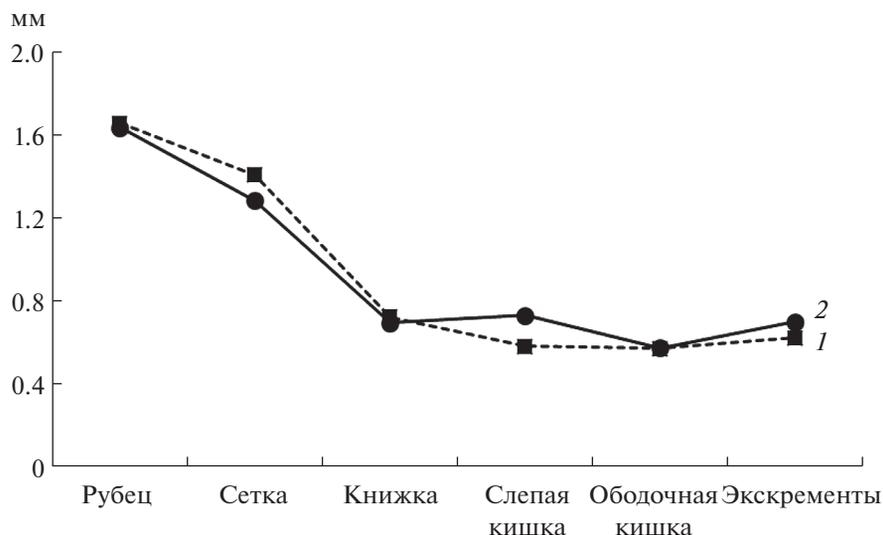


Рис. 3. Редукция волокон в пищеварительном тракте марала (1) и лося (2), мм (средневзвешенные значения).

питательности к потребляемой растительной массе (Магомедов, Хашаева, 1993), то в желудке жвачных с развитым микробиомом соотношение питательных веществ в той или иной степени изменяется по сравнению с кормом. По содержанию клетчатки исследованные животные располагаются в следующем порядке: сайгак, сибирский козел, серна, снежный баран, восточно-кавказский козел. Среди перечисленных жвачных сайгак выделяется наиболее высоким содержанием клетчатки в рубце (32.5%), а естественные корма сайгака могут содержать до 33% клетчатки (Абатуров и др., 2005). Между кормами восточно-европейского козла (Магомедов, Яровенко, 1997) и содержимым рубца также наблюдается сходство химического состава. Основываясь на этих фактах и соотношении питательных веществ у исследованных животных, можно допустить, что остальные виды полорогих характеризуются большей избирательностью в питании, предпочитая корма с более высокой питательной ценностью.

В экскрементах сайгаков, обитающих в условиях питомника, по сравнению с рубцом содержание сырой клетчатки уменьшается почти вдвое (до 18%), тогда как у свободнопасущихся животных, как и у других представителей полорогих, оно находится на уровне или выше содержания в кормах и рубце. Возможно, это сопряжено с допустимыми колебаниями уровня переваримости клетчатки у сайгака – от 46 до 66% (Абатуров и др., 2005; Убушаев и др., 2012). В условиях свободного выбора растений переваримость сухого вещества сайгаком в природе может существенно колебаться (от 52 до 75%) в зависимости от питательной ценности поедаемых кормов. Содержа-

ние клетчатки в экскрементах в определенной степени коррелирует с ее переваримостью – при более низком содержании этого компонента у сайгаков, обитающих в питомнике (18%), его переваримость выше (71%) (Убушаев и др., 2012).

Различия между видами. Различия в размерном составе пищевых частиц в экскрементах млекопитающих-фитофагов на уровне крупных таксонов рассматриваются как функция размеров тела, результативности жевания и пищевой специализации (Clauss *et al.*, 2002; Hummel *et al.*, 2008; Fritz *et al.*, 2009, 2010). Кроме того, выявлено, что добавление в рацион содержащихся в неволе животных гранулированного корма изменяет соотношение размерных фракций волокон. Хотя исследованные нами представители полорогих относятся к группе потребителей смешанных кормов, самые заметные различия средних размеров частиц в экскрементах были обнаружены между близкими по массе тела сибирским козлом и снежным бараном (0.319 и 0.508 мм соответственно). Сибирский козел отличается также самым низким содержанием клетчатки в слепой кишке и экскрементах и самой значимой редукцией размеров клетчатковых волокон. Мелких волокон в книжке и слепой кишке также больше у сибирского козла, чем у снежного барана. Неодинаковая у разных видов степень редукции клетчатковых волокон обусловлена тремя основными факторами: качеством поедаемых кормов, степенью измельчения зубами и длительностью ферментации. Высокое содержание мелких волокон в преджелудках ускоряет ферментацию (Bjorndal *et al.*, 1990).

Сайгаки, содержащиеся в питомнике, отличаются от свободноживущих по показателям пищева-

рения, в частности по химическому составу корма и экскрементов. Несмотря на введение сена разнотравья и люцерны в их кормовой рацион, имеющих более низкую питательную ценность, чем подножный корм, сайгаки успешно развиваются в условиях полувольного содержания. Существенное уменьшение средневзвешенных размеров волокон в экскрементах по мере их продвижения от рубца (от 1.25 до 0.416 мм) характеризует уровень использования клетчатки, соответствующий переваримости сухого вещества (71%) и клетчатки (43.3%) (Убушаев и др., 2012).

Авторы выражают искреннюю благодарность Ю.Н. Арылову и О.И. Подтяжину за помощь в сборе полевого материала, использованного в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д., Холодова М.В., Субботин А.Е. Интенсивность питания и переваримость кормов у сайгаков (*Saiga tatarica*) // Зоол. журн. 1982. Т. 61. Вып. 12. С. 870–881.
- Абатуров Б.Д., Ларионов К.О., Колесников М.П., Никонова О.А. Состояние и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) кормом на пастбищах с растительностью разных типов // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 3. С. 377–390.
- Абатуров Б.Д., Петрищев Б.И., Колесников М.П., Субботин А.Е. Сезонная динамика кормовых ресурсов и питание сайгака (*Saiga tatarica*) на естественном пастбище в полупустыне // Успехи соврем. биологии. 1988. Т. 118. Вып. 5. С. 564–584.
- Данилкин А.А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Полорогие (Bovidae). М.: ГЕОС, 2005. 550 с.
- Жарова Г.К., Наумова Е.И., Чистова Т.Ю., Данилкин А.А. Особенности редукции клетчатковых волокон в пищеварительном тракте диких жвачных // Докл. РАН. 2011. Т. 441. Т. 1. С. 129–131.
- Ларионов К.О., Джапова Р.Р., Розенфельд С.Л., Абатуров Б.Д. Питание сайгаков (*Saiga tatarica*) на пастбищах Черных земель Калмыкии в условиях восстановительной смены растительности и остепнения // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 10. С. 1259–1269.
- Магомедов М.-Р.Д., Хашаева М.Г. Связь качественного состава кормовых ресурсов, содержимого желудков и фекалий у грызунов // Экология. 1993. № 5. С. 335–360.
- Магомедов М.-Р.Д., Яровенко Ю.А. Интенсивность питания и переваримость кормов у дагестанского тура (*Capra cylindricornis*) в неволе // Зоол. журн. 1997. Т. 76. № 2. С. 243–250.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Холодова М.В. Изучение стратегии использования клетчатковых кормов грызунами // Докл. РАН. 1994. Т. 336. № 3. С. 425–427.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Данилкин А.А. Редукция растительных волокон в пищеварительном тракте лося и благородного оленя // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 5. С. 521–528.
- Неронов В.М., Арылова Н.Ю., Дубинин М.Ю., Каримова Т.Ю., Луцкекина А.А. Современное состояние и перспективы сохранения сайгака в Северо-Западном Прикаспии // Аридные экосистемы. 2013. Т. 19. № 2(55). С. 5–14.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. Отряды китообразных, хищных, ластоногих, трубкозубых, хоботных, даманов, сирен, парнокопытных. М.: Высш. шк., 1979. 528 с.
- Соколов В.Е., Наумова Е.И., Жарова Г.К., Холодова М.В. Стратегия утилизации волокнистых кормов копытными Эфиопии // Териологические исследования в Эфиопии. М.: Наука, 1995. С. 107–116.
- Убушаев Б.С., Манджиев Х.Б., Мороз Н.Н., Арылов Ю.Н. Исследования по выращиванию и кормлению сайгака в неволе // Изв. СамарНЦ РАН. 2012. Т. 14. №1(8). С. 1934–1936.
- Bjorndal K.A., Bolten A.B., Moore J.E. Digestive fermentation in herbivores: effect of food particles size // Physiol. Zool. 1990. V. 63. № 4. P. 710–721.
- Clauss M., Lechner-Doll M., Streich W.J. Faecal particle size distribution in captive wild ruminants: an approach to the browser/graser dichotomy from the other end // Oecologia. 2002. V. 131. P. 343–349.
- Clauss M., Lechner-Doll M., Behrend A., Lason K., Lang D., Streich W.J. Particle retention in the forestomach of a browsing ruminant, the roe deer *Capreolus capreolus* // Acta Theriol. 2001. V. 46. № 1. P. 103–107.
- Fritz J., Hummel J., Kienzle E., Streich W.J., Clauss M. To chew or not to chew: fecal particle size in herbivorous reptiles and mammals // J. Exp. Zool. 2010. V. 313A. P. 579–586.
- Fritz J., Hummel J., Kienzle E., Arnold C., Nunn C., Clauss M. Comparative chewing efficiency in mammalian herbivores // Oikos. 2009. V. 118. P. 1623–1632.
- Hofmann R.R. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: comparative view of their digestive system // Oecologia. 1989. V. 78. P. 443–457.
- Hofmann R.R., Stewart D.R.M. Grazer or browser: a classification based on the stomach structure and feeding habits of East African ruminants // Mamm. Paris. 1972. V. 36. P. 226–240.
- Hummel J., Fritz J., Kienzle E.P., Lang S., Zimmermann W., Streich W.J., Clauss M. Differences in fecal particle size between free-ranging and captive individuals of two browsers species // ZooBiol. 2008. V. 27. P. 70–77.
- McLeod M.N., Minson D.J. Large particle breakdown by cattle eating ryegrass and Alfalfa // J. Anim. Sci. 1988. V. 66. P. 992–999.
- Nigren K., Hofmann R.R. Seasonal variations of food particle size in moose // Alces. 1990. V. 26. P. 44–50.

Transformation of Lignocellulose-Containing Food in the Digestive Tract of *Saiga tatarica*: Functional and Comparative Aspects

E. I. Naumova^{1, #}, G. K. Zharova¹, T. Yu. Chistova¹, and A. A. Luschekina¹

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Science, Leninsky prosp. 33, Moscow, 119071 Russia*

[#]*e-mail: einaumova@gmail.com*

In this paper, a comparative study of chymus transformation is carried out for *Saiga tatarica* that are kept in the Center for Wild Animals of Kalmykia, as well as for four wild *Bovidae* species: Siberian ibex *Capra sibirica*, East Caucasian tur *C. cylindricornis*, chamois *Rupicapra rupicapra* and bighorn sheep *Ovis canadensis*. We studied the length frequency of cellulose fiber and the nutrient level in different digestive tract parts and feces of 12 animals. It was found that among *Bovidae*, in saiga the relative cellulose value in rumen is higher, whereas in feces it was lower. The most effective cellulose fiber reduction in the course of digestive movement was observed in East Caucasian tur, while in Siberian ibex it was the least effective. It was shown that in *S. tatarica* successful fiber reduction depends not only on dental apparatus, but on enzyme system as well.