

УДК 591.53.036.531.1

ОРГАНИЧЕСКИЙ КРЕМНИЙ В РАСТЕНИЯХ КАК ЛИМИТИРУЮЩИЙ ФАКТОР ПЕРЕВАРИМОСТИ КОРМОВ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2023 г. Б. Д. Абатуров¹, *, М. П. Колесников², **

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

²Институт биохимии им. А.Н. Баха РАН, Москва, Россия

*e-mail: abaturovbd@mail.ru

**e-mail: mpk200549@mail.ru

Поступила в редакцию 04.04.2023 г.

После доработки 25.04.2023 г.

Принята к публикации 08.05.2023 г.

Исследовано влияние органических форм кремния, содержащихся в тканях растений, на переваримость корма растительноядных млекопитающих. В процессе пищеварения усваивается крайне малая часть потребленного кремния, что позволяет использовать его в качестве индикатора переваримости растительного корма. Естественный содержащийся в растениях органический кремний снижает переваримость корма, ставит предел ферментации потребленного растительного субстрата и его структурных компонентов (клетчатки, лигнина). При увеличении доли кремния в потребленной растительности на единицу переваримость линейно снижается на одну треть или четверть. Предел ферментации устанавливается при содержании кремния в корме на уровне 3–4% сухой массы. Среди основных групп кормовых растений (злаки и разнотравье) количество кремния значительно выше в злаках (соответственно 1.70% и 0.91%). По этой причине переваримость злаков у всех сравниваемых животных (верблюды, лошади Пржевальского, бизоны, сайгаки) в 1.2–1.4 раза ниже, чем переваримость разнотравья. 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%. Разная переваримость злаков и разнотравья вызывает разделение травоядных по пищевой специализации. Потребители разнотравья (сайгаки) избегают потребления злаков и нежизнеспособны при их господстве в пастбищной растительности. Специфические особенности пищеварения злакоядных (Лошадиные, Бычьи) обеспечивают повышенный объем потребления, компенсирующий пониженную переваримость злаков.

Ключевые слова: кремний, кремнийорганические соединения, растительные корма, растительноядные млекопитающие, переваримость растений, индикаторы переваримости

DOI: 10.31857/S0042132423050034, EDN: QWFUPU

ВВЕДЕНИЕ

Переваримость корма — важнейший показатель качества пищи. Не так важно количество потребленного корма, как его усвоенная часть, зависящая от переваримости. Клетчатка — составная часть клеточной структуры растительных тканей — издавна используется как главный показатель качества корма растительноядных млекопитающих. Однако в настоящее время признано, что “сырая клетчатка дает лишь приблизительное представление о различиях в степени переваримости кормов” (Нормы и рационы..., 2003, с. 283). Известно, что помимо клетчатки (целлюлозы) важнейшими ограничителями переваримости растительного материала, в том числе самой клетчатки, выступают инертные, слабо переваримые лигнин и кремне-

зем. Кремний в разных физических и химических формах содержится в структурных субстанциях растительных клеток, прежде всего в клеточных стенках и, соответственно, во всех частях растений (листья, стебли, корни, кора, генеративные части) (Колесников, 2001; Handreck, Jones, 1968; Shewmaker et al., 1989). Количество кремния неодинаково в разных частях и видах растений, меняется в зависимости от их фенологического состояния (возраста), что ощутимо отражается на переваримости кормов. Показано, что при увеличении содержания кремния в сухой массе растений переваримость снижается в соотношении три единицы на единицу кремния (Van Soest, Jones, 1968).

Кремний, содержащийся в тканях растений, слабо переварим, при прохождении через пищеварительный тракт почти в том же количестве вы-

деляется с неперевавленными остатками, что позволило использовать его в качестве индикатора переваримости (Gallup et al., 1929, 1945; Jones, Handreck, 1965). Однако применение кремния с этой целью требовало специального химического анализа, отделяющего его естественные органические формы от минеральных, поступающих в корм с почвой и пылью. Отсутствие пригодного химического анализа заставило отказаться от использования кремния как индикатора переваримости (Ефимов, 1935; Пшеничный и др., 1935; Van Soest, Jones, 1968; Streeter, 1969). Появление в настоящее время пригодного метода анализа, разработанного М.П. Колесниковым (Колесников, Абатуров, 1997; Колесников, 2001; Гинс и др., 2012) дало возможность использовать кремний в качестве индикатора переваримости кормовых растений (Абатуров и др., 1997, 2003).

Степень переваримости растительных кормов зависит от количества кремния в кормовой растительности, которое в свою очередь меняется в широких пределах в разных растениях. Возникает необходимость понять, как и в какой степени переваримость растительного корма зависит от содержания в нем органических форм кремния и от состава различающихся содержанием кремния потребляемых растений. Оценим с этой целью зависимость переваримости растений от содержания в них кремния и переваримость корма (рациона) — от состава разных по содержанию кремния растений в питании нескольких видов млекопитающих, различающихся спецификой пищеварения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Определение в течение ряда лет (1996–2018 гг.) содержания кремния в пастбищных растительных кормах (в качестве индикатора переваримости) позволило накопить массовый материал по усвоению (коэффициенту переваримости) кормовой растительности несколькими видами млекопитающих (сайгак *Saiga tatarica*, двугорбый верблюд *Camelus bactrianus*, лошадь Пржевальского *Equus przewalskii*, американский бизон *Bison bison*), а также оценить содержание органических форм кремния в разных видах и группах пастбищных растений. В процессе выполнения этих работ в каждой географической точке (месте) исследований одновременно попарно отбирали образцы поедаемых растений свободно пасущимися подопытными животными и выделяемых ими неперевавленных остатков (кала) с последующим определением содержания в них органических форм кремния. За весь период работ были проведены определения для 28 парных образцов потребления и выделения кремния сайгаками, 20 — верблюдами, 17 — лошадьми Пржевальского и 7 — полуволовыми бизонами. Сбор образцов от пасущихся сайгаков проведен на естественных пастбищах сухих степей и полу-

пустынь Северного и Северо-Западного Прикаспия в Волгоградской обл., Республике Калмыкия, Приманьчских огороженных пастбищах Ассоциации “Живая природа степи” (охранная зона Ростовского биосферного заповедника) в течение 1996–2018 гг.; а также от верблюдов, лошадей Пржевальского и бизонов на пастбищах Ассоциации “Живая природа степи” в 2012–2018 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 определены на основе микрогистологического кутикулярного анализа фекалий животных (Абатуров и др. 2003), широко применяемого в настоящее время при изучении питания растительноядных млекопитающих (Storr, 1961; Scotcher, 1979; Holechek et al., 1982; Chapuis et al., 2001; и др.). Для идентификации кутикулярных фрагментов в клеточной структуре анализируемых образцов растений и фекалий использованы атласы фотографий микрогистологической клеточной структуры растений, распространенных на исследуемых пастбищах (Розенфельд, 2011; Джапова и др., 2019).

Определение переваримости выполнено прямым методом по соотношению естественных инертных (непереваримых) маркеров в потребленном корме (рационе) и фекалиях (Абатуров и др., 2003). В качестве маркера использован органический кремний поедаемых растений (Streeter, 1969). Анализ количественного содержания кремния проведен на основе кислотного (HNO_3) гидролиза образцов растений и фекалий с использованием колориметрического метода кремнемолибденовой сини (Колесников, Абатуров, 1997; Колесников 2001; Гинс и др., 2012; Абатуров, 2021). Анализ исключает посторонний кремний, поступающий в корм из окружающей среды (с почвой и пылью). Для оценки содержания кремния в съеденном корме использовали его средневзвешенное содержание в рационе путем учета доли потребленных видов растений и концентрации кремния в каждом из них. Коэффициент переваримости сухого вещества корма (D , %) и отдельных питательных веществ (D' , %) рассчитан по формулам:

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

где v и f — содержание кремния соответственно в корме и в фекалиях, a и b — содержание исследуемого питательного вещества соответственно в фекалиях и в корме.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Кремний и переваримость растений

Анализ материалов по питанию исследованных видов млекопитающих (сайгак, двугорбый

верблюд, лошадь Пржевальского), различающихся спецификой пищеварения, показал отрицательную, одинаковую по величинам связь переваримости с количеством кремния в съеденном растительном корме (рис. 1). Эта зависимость описывается близкими по значениям уравнениями регрессии соответственно для сайгака (1), верблюда (2), лошади Пржевальского (3), а также для их объединенной группировки с включением бизона (4):

$$y = -24.502x + 92.399, \quad (1)$$

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

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

$$y = -25.03x + 94.179, \quad (4)$$

где y — коэффициент переваримости корма (%), x — содержание кремния в корме (%).

При условном исключении кремния из уравнений ($x = 0$), расчетная (условная) переваримость достигает предела у всех видов (89–100%). Для объединенной группы животных в среднем она равна 94%. Характерно, что изменение переваримости в расчете на единицу кремния у разных животных колеблется от 21.0 до 29.4%, а в среднем, для объединенной группы, составляет 25.0%. Доля этой величины по отношению к отмеченной выше условной переваримости у всех видов постоянна и колеблется от 3.43 до 4.23, а для объединенной группы составляет 3.76 единицы. То есть при увеличении содержания кремния в корме на единицу переваримость сухого вещества корма снижается почти на четыре единицы (точнее, 3.76). Очевидно, переваримость под влиянием кремния у данной группы млекопитающих изменяется на одну треть или на четверть при смене кремния на единицу. Заметим, что по оценкам Ван Соеста и Джонса (Van Soest, Jones, 1968) переваримость разных растений изменялась в соотношении 3 единицы на единицу кремния, то есть почти так же.

Добавим к сказанному, что при широкой изменчивости содержания кремния в потребляемых растениях (от 0.6 до 2.0%) его количество в фекалиях (непереваренных остатках) во всех случаях, в том числе у всех видов животных, относительно постоянно и колеблется в пределах всего 3.10–3.80% (табл. 1). Очевидно, эти значения в органической субстанции корма отражают пороговую (предельную) величину содержания кремния, ограничивающую дальнейшую ферментацию корма и отражающую его переход в формат непереваренных остатков (фекалий).

Помимо кремния известным ограничителем переваримости растений выступает лигнин. При определении переваримости с одновременным использованием в качестве маркеров лигнина и кремния ее оценки в том и другом случаях были близкими и практически не отличались от измеренной стандартным балансовым методом (табл. 2). Оче-

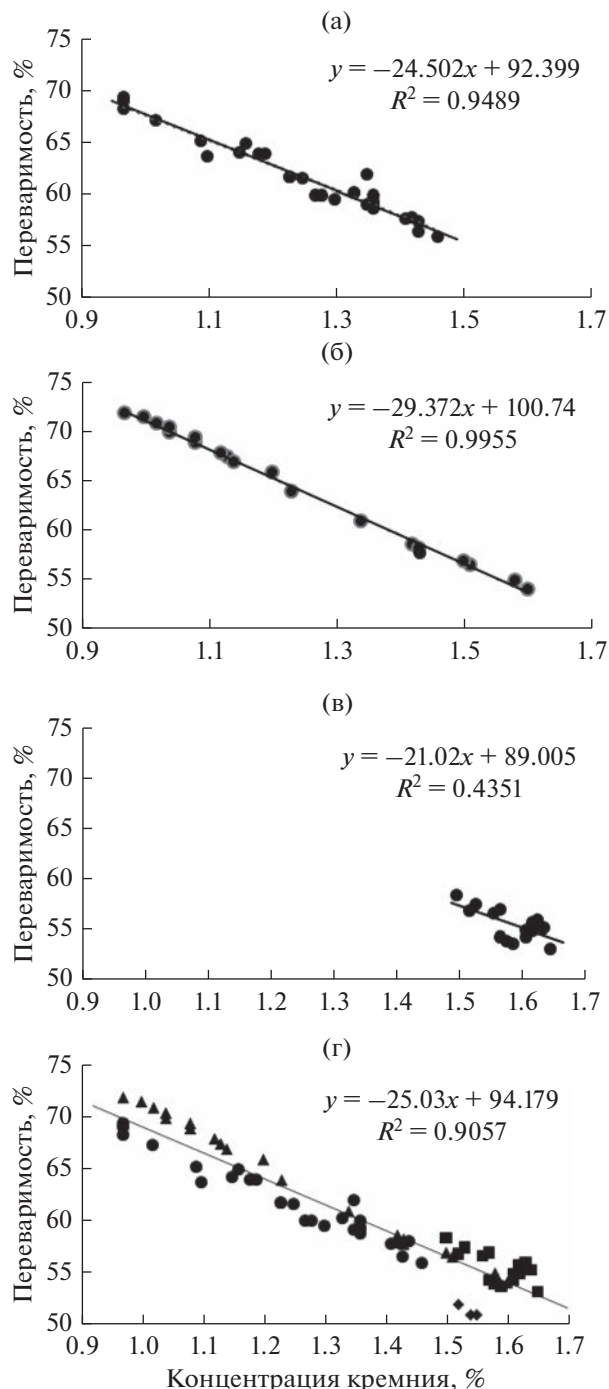


Рис. 1. Зависимость переваримости корма от содержания органогенного кремния в рационе свободно-пасущихся сайгаков (а); верблюдов (б), лошади Пржевальского (в); объединенной группировки животных (г) на степном пастбище. Метки объединенной группировки: ▲ — верблюды, ● — сайгаки, ■ — лошади Пржевальского, ◆ — бизоны (по: Абатуров, 2021).

видно, их совместная оценка переваримости имеет, как было отмечено Ван Соестом и Джонсом (Van Soest, Jones, 1968), аддитивный характер.

Таблица 1. Содержание органических форм кремния в корме и в фекалиях. Среднее ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$) за 2015–2016 гг. (по: Абатуров и др., 2019)

Животные	Сезон года	Содержание органогенного кремния, %		Переваримость съеденного корма, %
		в рационе ($n = 7$)	в фекалиях ($n = 6$)	
Верблюды	Весна (апрель)	1.50 ± 0.20	3.43 ± 0.02	56.2 ± 5.8
	Лето (июнь, июль)	1.15 ± 0.18	3.49 ± 0.01	67.0 ± 5.1
	Осень (сентябрь, октябрь)	1.09 ± 0.19	3.53 ± 0.02	69.1 ± 5.34
Лошади Пржевальского	Весна (апрель)	1.64 ± 0.10	3.61 ± 0.03	54.6 ± 2.8
	Лето (июнь, июль)	1.55 ± 0.21	3.61 ± 0.03	57.1 ± 5.7
	Осень (сентябрь, октябрь)	1.59 ± 0.23	3.67 ± 0.01	56.7 ± 6.21
Сайгаки	Весна (апрель)	1.39 ± 0.18	3.31 ± 0.02	58.0 ± 5.4
	Лето (июнь, июль)	1.19 ± 0.1	3.37 ± 0.01	64.7 ± 2.9
	Осень (сентябрь, октябрь)	1.27 ± 0.12	3.22 ± 0.02	60.5 ± 3.7

Таблица 2. Переваримость корма (%), определенная разными методами (по: Абатуров и др., 2003)

Животные	Пол	Кормовое растение	Балансовый метод	Метод инертных индикаторов	
				кремний	лигнин
Сайгаки	Самец	Латук татарский (листья, побеги)	55.4	55.2	54.7
		Вяз мелколистный (листья)	57.2	56.1	55.9
Овцы	Самка	Вяз мелколистный (листья)	59.8	56.7	58.5
	Самка	Вяз мелколистный (листья, побеги)	57.1	56.4	—
	Самка	Вяз мелколистный (листья, побеги)	59.1	56.0	—
Лошади Пржевальского	Самец	Зеленые злаки (пырей) и осоки	48.7	51.9	52.3
	Самка	Зеленые злаки (пырей) и осоки	48.6	51.8	51.6

Таким образом, именно кремний, содержащийся в структурных компонентах кормовой растительности, в рассматриваемых случаях определяет степень переваримости потребленного животными растительного корма и устанавливает (ограничивает) ее предел. Следует признать, что кремний выполняет функцию ограничителя переваримости не только в целом для всего растительного субстрата, но и для его отдельных органических компонентов, в том числе для клетчатки (целлюлозы) и для лигнина, с каждым из которых находится в форме органических соединений (Колесников, 2001). Возможно, функции клетчатки и лигнина, широко используемые в качестве показателей качества (переваримости), обязаны именно лимитирующему действию содержащегося в них кремния.

Кремний и переваримость кормовых злаков и разнотравья

Содержание кремния в разных видах растений изменяется в больших пределах, что отражается

на неоднородности показателей переваримости разных видов и групп кормовых растений. В настоящее время пастбищные растительные корма разделяют на различающиеся по кормовым свойствам группы: злаковые (grasses), веточные древесно-кустарниковые (browse) и разнотравье (forbs) (Калашников и др., 1985; Holechek, 1984; Hofmann, 1989, 1991; The ecology of ..., 2008). Злаковая пастбищная группа представлена однодольными растениями и включает преимущественно представителей сем. Злаков и Осок; веточные включают в основном кустарниковые и древесные жизненные формы растений; разнотравье состоит из двудольных травянистых растений. Злаковые растения и разнотравье составляют основу рассматриваемых нами пастбищных кормовых растений.

Для злаков характерна система механических тканей с продольными волокнистыми структурами. Их клеточная структура отличается повышенной прочностью клеточных оболочек, инкрустированных и пропитанных солями кремния, кальция. Все это придает злаковым растениям повышенную

прочность и устойчивость к внешнему механическому воздействию. Двудольные травянистые растения (разнотравье) отличаются от злаков полигональной структурой тканей, более низкой инкрустацией клеточных стенок кремнеземом и лигнином, и все это вместе приводит к пониженной прочности растительной ткани, меньшему сопротивлению на механическое воздействие (жвачку травоядных) и обеспечивает более высокую переваримость (Калашников и др., 1985; Clauss et al., 2008).

Вместе с тем наиболее значимое различие между злаками и разнотравьем связано с неодинаковым количеством кремнезема в их тканях, что отражается на их переваримости. Злаки отличаются повышенным содержанием кремния (Колесников, 2001; Van Soest, Jones, 1968; Clauss et al., 2008). Действительно, в выборке из 33 видов степных злаков и разнотравья, включающей 107 кормовых образцов, среднее содержание кремния в кормовом наборе злаков было ощутимо выше, чем в разнотравье (соответственно 1.71 и 0.91%) (табл. 3). Заметим, что содержание другого инертного соединения — лигнина, также используемого в качестве индикатора переваримости, в злаках лишь незначительно выше, чем в разнотравье (19.5 и 18.2%) (Абатуров, 2021). Хотя считается, что злаки вообще уступают разнотравью по содержанию лигнина (Clauss et al., 2008). Понятно, что относительно высокое содержание кремния в злаках служит причиной их пониженной переваримости и, наоборот, более низкое содержание кремния в разнотравье определяет повышенную переваримость этих кормов.

Разница в переваримости злаков и разнотравья в итоге отражается на переваримости потребляемого растительного корма. Регрессионный анализ показал тесную отрицательную связь между переваримостью корма и обилием в нем злаков (рис. 2). У сайгаков (1), верблюдов (2), лошадей Пржевальского (3), а также в их объединенной группировке (с включением бизона) (4) она описывается следующими уравнениями регрессии:

$$\begin{aligned} y &= -0.1723x + 67.185 \\ R^2 &= 0.724; \quad p < 0.01; \quad n = 30, \\ y &= -0.1678x + 71.12 \\ R^2 &= 0.851; \quad p < 0.01; \quad n = 23, \\ y &= -0.1143x + 66.141 \\ R^2 &= 0.500; \quad p < 0.05; \quad n = 23, \\ y &= -0.155x + 68.277 \\ R^2 &= 0.743; \quad p < 0.01; \quad n = 83, \end{aligned} \quad (1) \quad (2) \quad (3) \quad (4)$$

где y — коэффициент переваримости потребленного корма (%), x — доля злаков в потребленном корме (%), R^2 — коэффициент детерминации, p — уровень статистической значимости, n — число наблюдений.

Из уравнений следует, что при изменении доли злаков в составе рациона у сравниваемых животных, отрицательно и почти в равной мере линейно меняется переваримость съеденного корма. При увеличении доли злаков в корме на 1% (единицу) доля переваренного корма снижается у разных видов на 0.114–0.172% (единиц), в объединенной группе в среднем на 0.155% (единиц). Легко рассчитать, что при условном исключении (из уравнения) злаков ($x = 0$, то есть корм состоит только из разнотравья) переваримость у всех животных максимальна и сходна (66.1–71.1%). И, наоборот, если корм состоит только из злаков ($x = 100$), переваримость ощутимо снижена (49.9–54.7%). При этом условная переваримость разнотравья в этом случае у разных животных будет в 1.21–1.38 раза выше, чем злаков.

Примечательно, что при другой форме расчета переваримости злаков и разнотравья, а именно по уравнениям связи переваримости с количеством кремния в растениях (рис. 1) и по содержанию кремния отдельно в злаках и в разнотравье (табл. 3), показатели переваримости злаков и разнотравья остаются практически теми же: разнотравье 69.9–74.0%, злаки 50.7–53.3%. Соответственно переваримость разнотравья превышает злаки в 1.31–1.45 раза. Так или иначе, переваримость злаков во всех случаях (у всех сравниваемых животных) в 1.2–1.4 раза ниже, чем переваримость разнотравья. Вероятно, злаки за счет более высокого содержания в них кремния, заметно менее переваримы по сравнению с разнотравьем. Безусловно, от обилия злаков в рационе ощутимо меняется и переваримость потребляемого корма.

ОБСУЖДЕНИЕ

Инертные, слабо переваримые, химические соединения, как естественно содержащиеся в растительных тканях (лигнин, кремнезем), так и искусственно вносимые в корм (окись хрома, сульфат бария и др.), применяемые в качестве индикаторов переваримости корма, обычно воспринимаются как посторонние, структурно и функционально не связанные с органической субстанцией растительного корма. В этом случае функциональная роль этих соединений в биологических процессах, в том числе в пищеварительной ферментации корма, обычно не принимается во внимание. Что касается кремния, то на самом деле он выступает постоянным и необходимым компонентом клеток и органов растений, химически связан с органическими субстанциями растительных тканей, участвует в их функционировании. Более того, кремний усваивается организмом животных, является обязательным и необходимым элементом в их метаболизме и функционировании (Воронков, Лукевич, 1969; Воронков, Кузнецов, 1984; Колесников, 2001; Van Soest, Jones, 1968). В рассматриваемом нами

Таблица 3. Содержание органогенного кремния в кормовой массе злаков и разнотравья на степных пастбищах (% от абсолютно сухой массы)

Растения	Содержание Si, %	
	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	<i>n</i>
Злаки (Grasses)		
Житняки (<i>Agropyron cristata</i> , <i>A. desertorum</i>)	1.85 ± 0.038	11
Пырей (<i>Elytrigia repens</i>)	1.71 ± 0.699	2
Типчак (<i>Festuca valesiaca</i>)	1.71 ± 0.073	7
Мятлик луковичный (<i>Poa bulbosa</i>)	1.58 ± 0.025	6
Ковыли (<i>Sipa sareptana</i> , <i>S. capillata</i>)	1.55 ± 0.069	3
Тонконог (<i>Koeleria cristata</i>)	1.59 ± 0.049	2
Острец (<i>Leymus ramosus</i>)	1.84 —	1
Осока (<i>Carex stenophylla</i>)	1.50 ± 0.06	2
Среднее для злаков	1.70 ± 0.03	34
Разнотравье (Forbs)		
Прутняк простертый (<i>Kochia prostrata</i>)	1.13 ± 0.106	9
Лебеда (<i>Atriplex tatarica</i> , <i>A. prostrata</i> , <i>A. aucheu</i>)	0.91 ± 0.120	5
Бассия (<i>Bassia sedodes</i>)	0.85 ± 0.219	2
Петросимония трехтычинковая (<i>Petrosimonia triandra</i>)	0.91 ± 0.13	3
Солянка листовничная (<i>Salsola laricina</i>)	0.75 ± 0.125	4
Биоргун (<i>Anabasis salsa</i>)	1.11 ± 0.360	2
Ромашник тысячелистниковый (<i>Tanacetum achilleifolium</i>)	0.91 ± 0.066	3
Тюльпан Биберштейна (<i>Tulipa biebersteiniana</i>)	0.45 ± 0.018	4
Ферула каспийская (<i>Ferula caspica</i>)	1.03 ± 0.284	2
Кермек сарептский (<i>Limonium sareptanum</i>)	0.81 ± 0.086	7
Полыни (<i>Artemisia pauciflora</i> , <i>A. austriaca</i> , <i>A. lerchiana</i>)	1.00 ± 0.055	10
Грудница волосистая (<i>Galatella villosa</i>)	0.80 ± 0.041	10
Резак обыкновенный (<i>Falcaria vulgaris</i>)	0.45 ± 0.018	4
Лапчатка двулистная (<i>Potentilla bifurca</i>)	0.63 ± 0.11	2
Рогач песчаный (<i>Ceratocarpus arenarius</i>)	1.12 —	1
Сем. Крестоцветные (<i>Descurainia sophii</i> , <i>Lepidium perfoliatum</i> , <i>Sisymbrium loeselii</i> , <i>Erysimum canescens</i>)	1.39 ± 0.520	7
Среднее для разнотравья	0.91 ± 0.035	74

случае кремний является важным фактором, влияющим на переваримость кормовых растений. Он тем или иным путем ограничивает и ставит предел ферментации потребленного растительного материала. Механизмы этих форм влияния, очевидно, пока не ясны. Возможно, с одной стороны, кремний служит “сшивающим” агентом молекулярных структур, вызывает инкрустацию клеточной стенки, обеспечивая этим ее механическую прочность и устойчивость к пищеварительным ферментам, с другой — обладает возможным целлюлолитическим эффектом (Van Soest, Jones, 1968; Колесников, 2001).

Все это, прежде всего усвоение и метаболизация животными органических форм кремния, казалось бы, противоречит возможности его ис-

пользования в качестве индикатора переваримости. Однако, как было показано, животные усваивают (ассимилируют) лишь крайне малую долю потребленных кремнийорганических соединений, поступающих с кормом. Подавляющая их часть (92–99%) не усваивается животными и остается в неперевааренном кормовом остатке, сохраняя тем самым функции индикатора переваримости. По имеющимся оценкам у сайгаков возврат кремния с неперевааренными остатками изменялся в пределах 97.7–99.5%, у овец — 92.9–98.3% от потребленного его количества, у лошадей Пржевальского — около 100% (Абатуров и др., 1997, 2003). При этом у сайгаков из 10.4 г потребленного в сутки кремнезема усваивалось всего 100 мг, у овец со-

ответственно из 11.0–12.9 г потребленного кремния — лишь 190–900 мг. Известно, что человеку в сутки требуется всего 20–50 мг биофильного SiO_2 . Очевидно, существуют механизмы, блокирующие более высокое усвоение животными токсичного по свойствам органогенного кремния (аналогичные апоферритину слизистой оболочки кишечника, блокирующему избыточное всасывание железа). Именно такое столь ограниченное усвоение потребленного кремния позволяет с полным правом использовать кремний в качестве индикатора переваримости кормовой растительности, с одной стороны, и, с другой, — объясняет его функциональную роль как ограничителя переваримости растительных компонентов корма, в том числе самой клетчатки и других химических компонентов, с которыми кремний находится в органической связи.

Важнейшее функциональное свойство кремния в растительных кормах проявляется в его отрицательном влиянии на переваримость растительного субстрата. Степень усвоения (переваримости) растительного корма по отношению к единице кремния, содержащегося в растительной субстанции, одинакова у разных видов трав и животных. Вместе с тем содержание кремния в разных растениях и связанная с ним переваримость изменяется в широких пределах. Пастбищные травянистые растения по этому показателю отчетливо разделяются на две группы: злаки (однодольные растения) и разнотравье (двудольные). Первые богаче кремнием, вторые заметно им обеднены. Соответственно, злаки менее переваримы, чем разнотравье. Как выше показано, при увеличении доли злаков в корме на 1% (единицу) доля переваренного корма снижается у разных животных в среднем на 0.15% (единиц). Именно по этой причине для переваримости травоядных млекопитающих характерна практически в равной мере отрицательная зависимость от доли злаков в потребляемом корме.

В свою очередь разная переваримость злаков и разнотравья вызывает разделение травоядных по типам питания и пищевой специализации на несколько групп. Выделяются потребители преимущественно разнотравья, в том числе кустарниковых и древесных растений (browsers), и потребители в основном злаков (grazers) (Holechek, 1984; Hofmann, 1991). Потребители разнотравья, к которым относятся, в частности, сайгаки, избегают потребления злаков и нежизнеспособны при их господстве в пастбищной растительности (Абатуров, Джапова, 2015). Злаководные, в основном крупные по размерам животные, предпочитают злаки, несмотря на их низкую переваримость. Большой по размерам рубец у жвачных (Бычьи), заднекишечный тип ферментации у лошадей обеспечивает им повышенный объем потребления, компенсирующий пониженную переваримость при

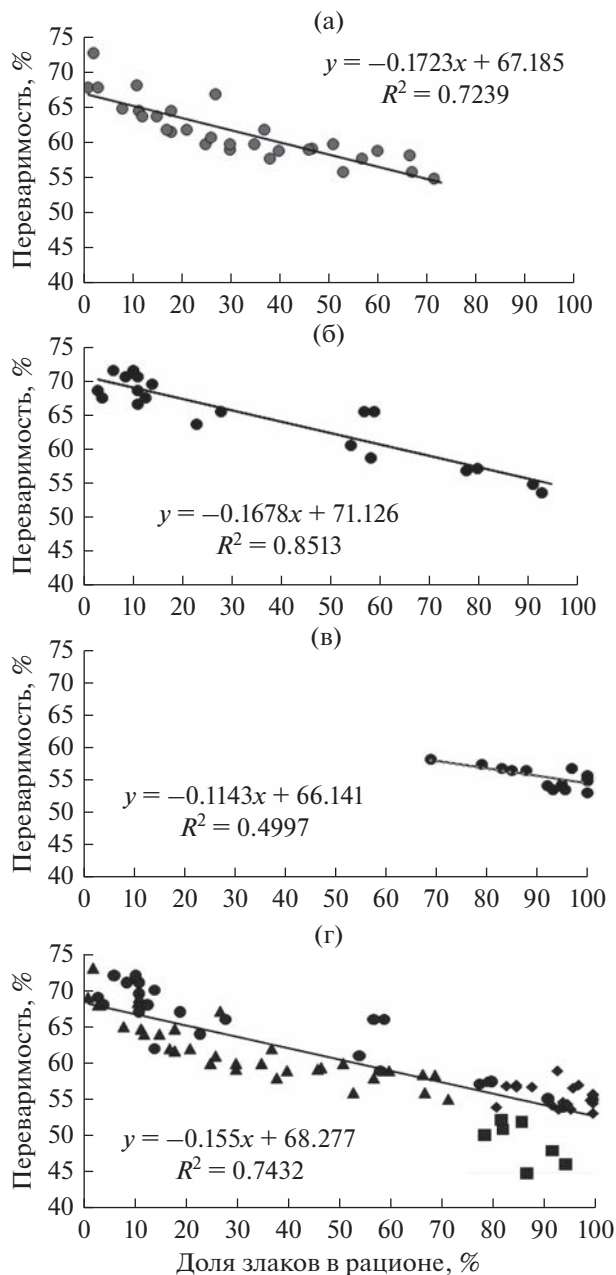


Рис. 2. Зависимость переваримости корма от доли злаков в рационе сайгаков (а), верблюдов (б), лошадей Пржевальского (в) и объединенной группировки (г) на степных пастбищах Северного и Северо-Западного Прикаспия и Кумо-Манычской впадины в 1996–2016 гг. Метки объединенной группировки: ▲ — сайгаки, ● — верблюды, ◆ — лошади Пржевальского, ■ — бизоны (по: Абатуров и др., 2019).

доминировании злаков в пастбищных кормах. Кроме того, предпочтение в выборе злаков вызвано высокой токсичностью многих представителей разнотравья, которая отсутствует среди злаков (Абатуров, Скопин, 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кремний химически связан с органическими компонентами растительной ткани, в разных физических и химических формах содержится в структурных субстанциях растительных клеток, прежде всего в клеточных стенках. Органические формы кремния оказывают лимитирующее воздействие на пищеварительную ферментацию растительного корма. Переваримость корма у растительноядных млекопитающих тесно и отрицательно связана с количеством кремния в растительном материале. Увеличение содержания кремния на единицу сопровождается снижением переваримости у травоядных млекопитающих в среднем на 3–4 единицы. Предел усвоения корма у разных видов млекопитающих устанавливается при содержании кремния, равном 3.10–3.80%, то есть до значений, близких к его содержанию в переваренных остатках.

Содержание кремния в субстрате большинства видов кормовых растений меняется в больших пределах (0.5–2.0%). Повышенным содержанием кремния (в среднем 1.70%) отличаются однодольные растения (злаки). В двудольных растениях (разнотравье) содержание кремния существенно ниже (0.91%). В соответствии с этим, злаки менее переваримы, разнотравье превышает переваримость злаков в 1.3–1.4 раза.

Переваримость корма тесно и отрицательно связана с долей злаков в потребленном животными растительном корме. Увеличение доли злаков в потребленной растительности на 1% сопровождается линейным снижением переваримости в среднем на 0.16%. Изменение переваримости одинаково у животных с разными типами пищеварения (жвачные, моногастричные).

Кремний в форме органических соединений присутствует во всех структурных субстанциях растительности, является необходимым элементом для функционирования живых организмов, усваивается в процессе пищеварения животными — потребителями растительности. Однако доля усвоенного кремния крайне мала, не превышает немногих единиц или долей процентов от потребленного с кормом. Остальная неусвоенная часть потребленного кремния сохраняется в корме и практически в прежнем количестве возвращается с переваренной частью корма. Эта особенность потребленного животными кремния позволяет, с одной стороны, использовать его в качестве естественного индикатора (меры) переваримости кормовой растительности, с другой, — объясняет его функциональную роль как ограничителя переваримости растительных компонентов корма, в том числе самой клетчатки и других химических компонентов, с которыми находится в органической связи.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны Р.Р. Джаповой, Е.Ч. Аюшевой, В.В. Джаповой (Калмыцкий государственный университет), О.Г. Бембеевой (Институт комплексных исследований аридных территорий, г. Элиста), В.Д. Казмину (Ростовский государственный заповедник) за постоянное участие в совместных работах по грантам РФФИ, материалы которых легли в основу настоящей статьи, а также директору Ростовского государственного заповедника Л.В. Клец и научному руководителю заповедника А.Д. Липковичу, руководителям Ассоциации “Живая природа степи” (Ростовская обл.) В.И. Данькову и Н.И. Медяникову, руководителям Джангыбекского стационара Института лесоведения РАН М.Л. Сиземской и М.К. Сапанову за создание благоприятных условий для полевых исследований.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д. Питание и кормовые ресурсы диких растительноядных млекопитающих в степных экосистемах. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2021. 208 с.
- Абатуров Б.Д., Джапова Р.Р. Кормовая обеспеченность и состояние сайгаков (*Saiga tatarica*) на степных пастбищах с разным соотношением злаков и разнотравья // Изв. РАН. Сер. биол. 2015. № 2. С. 207–214.
- Абатуров Б.Д., Скопин А.Е. Злаки и разнотравье на степных пастбищах, их токсические свойства и сравнительная роль в питании растительноядных млекопитающих // Журн. общей биол. 2019. Т. 80 (3). С. 226–237.
- Абатуров Б.Д., Колесников М.П., Лихнова О.П. и др. Использование лигнина и кремния кормовой растительности в качестве индикаторов переваримости для количественной оценки потребления пищи свободнопасущимися сайгаками // Зоол. журн. 1997. Т. 76 (1). С. 104–113.
- Абатуров Б.Д., Петрищев Б.И., Колесников М.П., Субботин А.Е. Сезонная динамика кормовых ресурсов и питание сайгака на естественном пастбище в полупустыне // Успехи соврем. биол. 1998. Т. 11 (5). С. 564–584.
- Абатуров Б.Д., Колесников М.П., Никонова О.А., Позднякова М.К. Опыт количественной оценки питания свободнопасущихся млекопитающих в естественной среде обитания // Зоол. журн. 2003. Т. 82 (1). С. 104–114.
- Абатуров Б.Д., Ларионов К.О., Джапова Р.Р., Колесников М.П. Качество кормов и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) пищей в условиях восстановитель-

- ной смены растительности на Черных землях Калмыкии // Зоол. журн. 2008. Т. 87 (12). С. 1524–1530.
- Абатуров Б.Д., Казьмин В.Д., Колесников М.П. Питание бизонов (*Bison bison*), верблюдов (*Camelus bactrianus*) и лошадей (*Equus caballus*) при совместной пастбе на изолированном степном пастбище // Зоол. журн. 2015. Т. 94 (12). С. 1470–1478.
- Абатуров Б.Д., Джапова Р.Р., Казьмин В.Д. и др. Сравнительные особенности питания лошади Пржевальского *Equus przewalskii*, двугорбого верблюда *Camelus bactrianus* и сайгака *Saiga tatarica* на степном изолированном пастбище // Изв. РАН. Серия биол. 2019. № 6. С. 625–639.
- Воронков М.Г., Лукевиц Э.Я. Биологически активные соединения кремния // Успехи химии. 1969. Т. XXXVIII. Вып. 12. С. 2173–2177.
- Воронков М.Г., Кузнецов И.Г. Кремний в живой природе // Изв. СО АН СССР. Серия: История, филол. и философия. 1984. 157 с.
- Гинс М.С., Колесников М.П., Гинс В.К., Кононков П.Ф. Методика анализа органической и минеральных (растворимой и полимерной) форм кремния в овощных культурах. М.: РУДН, 2012. 38 с.
- Джапова Р.Р., Аюшева Е.Ч., Бембеева О.Г. и др. Атлас эталонных образцов кутикулярной структуры эпидермиса различных видов растений степной и пустынной зон. Элиста: Изд-во Калм. ун-та, 2019. 94 с.
- Джапова В.В., Бембеева О.Г., Аюшева Е.Ч. и др. Кормовая избирательность полувольных бизонов (*Bison bison*) в дерновиннозлаковой степи долины западного Маныча // Аридн. экосистемы. 2020. Т. 26. № 4 (85). С. 59–65.
- Ефимов Ф.Ф. Определение переваримости кормов с помощью кремнекислоты // Пробл. животноводства. 1935. Вып. 9. С. 116–118.
- Казьмин В.Д., Абатуров Б.Д., Демина О.Н., Колесников М.П. Кормовые ресурсы и питание полувольных бизонов (*Bison bison*) на степном пастбище долины западного Маныча // Зоол. журн. 2016. Т. 95 (2). С. 234–244.
- Калашиников А.П., Клейменов Н.И., Баканов В.И. и др. Нормы и рационы кормления сельскохозяйственных животных: Справочное пособие / Ред. А.П. Калашиников, Н.И. Клейменов. М.: Агропромиздат, 1985. 352 с.
- Колесников М.П. Формы кремния в растениях // Успехи биол. хим. 2001. Т. 41. С. 301–332.
- Колесников М.П., Абатуров Б.Д. Формы кремния в растительном материале и их количественное определение // Успехи соврем. биол. 1997. Т. 117 (5). С. 534–548.
- 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.
- Нормы и рационы кормления сельскохозяйственных животных. Справочное пособие. 3-е изд. перераб. и доп. / Ред. А.П. Калашиников, В.И. Фисинин, В.В. Щеглов, Н.И. Клейменов. М.: Россельхозакадемия, ВГНИИ животноводства, 2003. 456 с.
- Пшеничный П.Д., Ворошилов М.Ф., Василенко А.М. О методике определения переваримости кормов по кремнекислоте // Пробл. животноводства. 1935. Вып. 4. С. 160–163.
- Розенфельд С.Б. Атлас микрофотографий кутикулярной структуры эпидермиса кормовых растений позвоночных фитофагов тундровой и степной зон Евразии (электронное издание). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. Точка доступа: http://www.sevin.ru/menues1/index_rus.html?../news/501.html
- Chapuis J.L., Bousses P., Pisanu B., Reale D. Comparative rumen and fecal diet microhistological determinations of European mouflon // J. Range Manag. 2001. V. 54 (3). P. 239–242.
- Clauss M., Kaiser T., Hummel J. The morphophysiological adaptations of browsing and grazing mammals // The ecology of browsing and grazing / Eds I.J. Gordon, H.H.T. Prins. Berlin, Heidelberg: Springer, 2008. P. 47–88.
- Gallup W.D. A note on the determination of the digestibility of protein by Bergeims method // J. Biol. Chem. 1929. V. 81. P. 321–324.
- Gallup W.D., Hobbs C.S., Briggs H.M. The use of silica as a reference substance in digestion trials with ruminants // J. Anim. Sci. 1945. V. 4 (1). P. 68–71.
- Handreck K.A., Jones L.H.P. Studies of silica in oat plant: IV. Silica content of plant parts in relation to stage of growth, supply of silica and transpiration // Plant Soil. V. 29. 1968. P. 449–459.
- Hofmann R.R. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system // Oecologia. 1989. V. 78. P. 443–457.
- Hofmann R.R. Die Wiederkauer // Biol. Unserer Zeit. 1991. B. 21 (2). S. 73–80.
- Holechek J.L. Comparative contribution of grasses, forbs, and shrubs to the nutrition of range ungulates // Rangelands. 1984. V. 6. P. 261–263.
- Holechek J.L., Gross B.D., Dabo S.M., Stephenson T. Effects of sample preparation, growth stage and observer on microhistological analysis // J. Wildl. Manage. 1982. V. 46. P. 502–505.
- Jones L.H., Handreck K.A. The relation between the silica content of the diet and the excretion of silica by sheep // J. Agric. Sci. 1965. V. 65 (1). P. 129–134.
- Scotcher J.S.B. A review of faecal analysis techniques for determining the diet of wild grazing herbivores // Proc. Grassld. Soc. Afr. V. 14. 1979. P. 131–136.
- Shewmaker G.E., Mayland H.F., Rosenau R.C., Asay K.H. Silicon in C-3 grasses: effects on forage quality and sheep preference // J. Range Manag. 1989. V. 42 (2). P. 122–127.
- Storr G.M. Microscopic analysis of feces, a technique for ascertaining the diet of herbivorous mammals // Aust. J. Biol. Sci. 1961. V. 14. P. 157–164.
- Streeter Ch.L. A review of techniques used to estimate the *in vivo* digestibility of grazed forage // J. Anim. Sci. 1969. V. 29 (5). P. 757–768.
- The ecology of browsing and grazing / Eds I.J. Gordon, H.H.T. Prins. Berlin, Heidelberg: Springer, 2008. 330 p.
- Van Soest P.J., Jones L.H.P. Effect of silica in forages upon digestibility // J. Dairy Sci. 1968. V. 51. P. 1644–1648.

Organic Silicon in Plants as a Limiting Factor of Forage Digestibility in the Nutrition of Herbivorous Mammals

B. D. Abaturov^{a, *} and M. P. Kolesnikov^{b, **}

^a*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

^b*Bach Institute of Biochemistry, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

^{*}*e-mail: abaturovbd@mail.ru*

^{**}*e-mail: mpk200549@mail.ru*

The effect of organic forms of silicon contained in plant tissues on the digestibility of feed for herbivorous mammals has been studied. In the process of digestion, an extremely small part of the consumed silicon is assimilated, which makes it possible to use organic silicon naturally contained in plants as an indicator of the digestibility of plant foods. The consumed silicon reduces the digestibility of the feed, puts a limit on the fermentation of the consumed vegetable substrate and its structural components (fiber, lignin). With an increase in the part of silicon in the consumed vegetation per unit, the digestibility decreases linearly by 3–4 units. The fermentation limit is set when the silicon content in the feed is within 3–4% of the dry weight. Among the main groups of forage plants (grasses and forbs), the amount of silicon is significantly higher in grasses (1.70 and 0.91%, respectively). For this reason, the digestibility of grasses in all compared animals (camels, Przewalski's horses, bison, saiga) is 1.2–1.4 times lower than the digestibility of forbs. With an increase in the proportion of grasses in feed per unit, the digestibility of feed in animals with different types of digestion (ruminant, monogastric) decreases linearly by an average of 0.16 units. The different digestibility of grasses and forbs causes the separation of herbivores by types of nutrition and food specialization. Consumers of various forbs (saigas) avoid the consumption of grasses and are not viable with their dominance in pasture vegetation. The specific features of the digestion of herbivores (Equidae, Bovidae) provide an increased volume of consumption, compensating for the reduced digestibility of grasses.

Keywords: silicon, organosilicon compounds, plant feeds, herbivores, plant digestibility, indicator of digestibility, grasses, forbs