

УДК 599.735.5

КОРМОВАЯ ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ И СОСТОЯНИЕ САЙГАКОВ *Saiga tatarica* НА СТЕПНЫХ ПАСТБИЩАХ С РАЗНЫМ СООТНОШЕНИЕМ ЗЛАКОВ И РАЗНОТРАВЬЯ

© 2015 г. Б. Д. Абатуров*, Р. Р. Джапова**

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

**Калмыцкий государственный университет, 358000 Элиста, ул. Пушкина, 11

E-mail: abaturov@sevin.ru

Поступила в редакцию 15.09.2014 г.

Проведен сопряженный анализ изменения кормовой растительности, питания и состояния сайгаков *Saiga tatarica* в степных регионах России. Отмечено, что в растительности современных пастбищ существенно возросла доля злаков, уменьшилось участие разнотравья, что отрицательно отразилось на питании и состоянии сайгаков. Показано, что более низкая питательная ценность злаков вызвала снижение переваримости потребляемого корма и не обеспечивает физиологические потребности животных. Установлено, что современные степные пастбища с господством злаков мало или совсем непригодны для устойчивого существования популяций сайгаков и лишь в отдельных местообитаниях с обилием разнотравья сохраняются полноценное питание сайгаков и благополучие их локальных группировок.

DOI: 10.7868/S0002332915020022

Современные изменения климата, ослабление антропогенной пастбищной нагрузки в степных регионах России и Казахстана вызвали коренные преобразования растительного покрова, которые выразились в мезофитизации растительности, в доминировании злаков в растительных сообществах и в целом в остепнении субаридных и аридных регионов (Мяло, Левит, 1996; Золотокрылин, 2003; Неронов, Чабовский, 2003; Новикова и др., 2004, 2010; Золотокрылин, Виноградова, 2007; Ларионов и др., 2008; Джапова и др., 2013). В результате этих преобразований к концу 1990-х гг. в растительности степных зон стали абсолютно господствовать злаки, заметно уменьшилось участие разнотравья (в нашем случае видов трав и полукустарничков, за исключением злаков и осок). Можно ожидать, что столь радикальное преобразование растительного покрова отрицательно отразилось на кормовом качестве пастбищной растительности, питании, обеспеченности пищей и состоянии популяций травоядных животных. Считается, что разнотравье превосходит злаки по питательной ценности, в частности листья большинства видов пастбищного разнотравья богаче злаковых растений по содержанию белков и в целом по многообразию синтезированных в растении питательных веществ. Кроме того, большинство злаков характеризуется более низкой переваримостью, что вызвано повышенным содержанием в их растительной ткани (клеточных стенках) лигнина и кремнезема, ограничивающих эффективность пи-

щеварения и выполняющих у пастбищных растений защитные функции по отношению к их потребителям (Van Soest, Jones, 1968; Holechek, 1984; McNaughton *et al.*, 1985; Колесников, Абатуров, 1997; Абатуров, 2005; Massey, Hartley, 2006; Massey *et al.*, 2007).

Тем не менее реакция самих пастбищных млекопитающих на отмеченные преобразования растительности остается неясной. Известно лишь, что млекопитающие с разной морфологией пищеварительного аппарата неодинаково реагируют на злаковые и разнотравные корма. Лошади, для которых характерна заднекишечная ферментация потребленного корма, успешно поедают и даже предпочитают грубые кормовые растения, в том числе злаки. Для жвачных копытных со сложным четырехкамерным желудком более привлекательно разнотравье (Hofmann, 1991; Menard *et al.*, 2002; Позднякова и др., 2011). Давно замечено, что, например, ковыли — одни из самых распространенных степных злаков — лучше поедаются лошадьми, хуже — овцами и крупным рогатым скотом и хуже всего — верблюдами (Ларин и др., 1950). Очевидно, к последней категории относятся и сайгаки, которые в опытах по кормлению набором разных видов растений, а также в полевых экспериментах со свободной пастьбой всегда избегали поедания не только ковылей, но и злаков вообще (Абатуров и др., 1982, 1998, 2005). О разной реакции животных на разнотравные и злаковые кормовые растения свидетельствуют также

недавно появившиеся материалы о питании млекопитающих прошлых эпох. Согласно этим данным постепенное угасание и вымирание богатой плейстоценовой мегафауны (мамонты, носороги, бизоны и др.) произошло в результате смены разнотравной растительности тундрово-степных пастбищ ледниковых периодов на менее питательную злаковую после таяния ледника (Willerlev *et al.*, 2014).

Важно оценить реакцию растительноядных млекопитающих, и в частности сайгаков *Saiga tatarica* — характерных обитателей степных и пустынных регионов — на современную трансформацию растительного покрова степей. Примечательно, что отмеченное преобразование степной растительности совпало по времени и масштабам с глубокой депрессией популяций сайгаков, начавшейся также в 1990-х гг. по всей степной и полупустынной зоне и продолжающейся уже в течение последних двух десятилетий практически по всему ареалу сайгака. Эту депрессию традиционно объясняют возросшим в эти же годы браконьерством (Milner-Gulland *et al.*, 2001). Очевидно, что при выяснении причин столь длительной депрессии следует учитывать и отмеченные изменения природной среды, которые наряду с браконьерством отражаются на современной численности сайгаков. Однако роль этого фактора до сих пор не оценивалась.

Цель исследования — выяснить, насколько ощутимо отразилась современная трансформация растительности степных регионов на особенностях питания и состоянии населяющих эти регионы сайгаков.

ДОЛЯ ЗЛАКОВ И РАЗНОТРАВЬЯ В РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПАСТБИЩ И В СОСТАВЕ РАЦИОНА САЙГАКОВ

Сравним питание и состояние популяции сайгаков в пастбищных экосистемах с разным участием разнотравья и злаков в растительном покрове на примере сайгаков северной части Прикаспийской низменности. Именно в замене разнотравья злаковыми сообществами в наиболее заметной форме выразилось современное масштабное изменение растительного покрова этого региона. Напомним, что северный Прикаспий — территория традиционного обитания сайгака в течение всего обозримого времени. Во второй половине XX в. численность сайгаков этого региона, как и во всем ареале, была высокой (Сайгак, 1998; Линдемман и др., 2005; Близнюк, 2009), но в конце 1990-х гг. произошел ее катастрофический спад. В одном только северо-западном Прикаспии (Калмыкия) численность животных в 1998–1999 гг. снизилась примерно с 200 тыс. до 15 тыс. особей (Букреева, 2005). Такой же и даже меньшей она остается сейчас. И так почти во всем ареале,

включая в себя степи и пустыни Казахстана, юго-востока европейской части России, частично Узбекистана и Туркмении. Именно в этот период произошла массовая замена пастбищного разнотравья злаковыми растительными сообществами в степной части ареала сайгака.

Для сравнения используем материалы исследования кормовых ресурсов, питания и состояния популяции сайгаков в северном Прикаспии, проводимого нами с 1996 г. по настоящее время. Отметим, что была выполнена сопряженная оценка состояния (видового состава и надземной массы) пастбищной растительности, состава рациона и переваримости потребленного сайгаками корма, состояния (динамики веса тела) особей популяции (Абатуров и др., 1998, 2005; Ларионов и др., 2008). При этом состав и состояние растительности на пастбище оценивали путем учета надземной фитомассы на стандартных укосных площадках; состав потребляемых сайгаками растений и их долю в рационе определяли путем микростологического кутикулярно-копрологического анализа непереваренных остатков (экскрементов) сайгаков, а также прямым визуальным подсчетом скусываемых растений ручными сайгаками при их свободной пастьбе; переваримость рациона определяли непрямой методом по соотношению в потребленном корме (в рационе) и фекалиях непереваренных естественных маркеров — лигнина и органогенного кремния (Абатуров и др., 2003).

Северная часть Прикаспийской низменности — область сухих степей и пустынь. Зональным типом растительности на ее большей части до конца 1990-х гг. были ксерофитно-разнотравные сообщества (*Kochia prostrata*, *Tanacetum achilleifolium*, *Artemisia pauciflora*, *A. lerchiana* и др.) со значительным участием степных злаков: житняков, ковылей, типчака и др. (*Stipa* spp., *Festuca valesiaca*, *Agropyron pectiniforme*, *A. fragile*, *A. desertorum* и др.) (Джапова, 2008). Важнейшую роль в формировании растительности играла пастьба растительноядных млекопитающих, в результате которой значительное место в растительных сообществах занимали рудеральные однолетники (*Ceratocarpus arenarius*, *Descurainia sophia*, *Lepidium perfoliatum*, *Bassia sedoides* и др.).

В это время в составе фитоценозов неизменно преобладало разнотравье. Еще в середине 1990-х гг. (1996 г.) на равнинных территориях северного Прикаспия на долю разнотравья приходилось >60% надземной фитомассы, доля злаковых не превышала 40% (рис. 1).

К концу 1990-х гг., как отмечено выше, произошло преобразование растительности, проявившееся в экспансии и абсолютном доминировании в растительном покрове злаковых сообществ. С 1983 г. по 2012 г. в растительном покрове пастбищ Калмыкии многочисленными разнотрав-

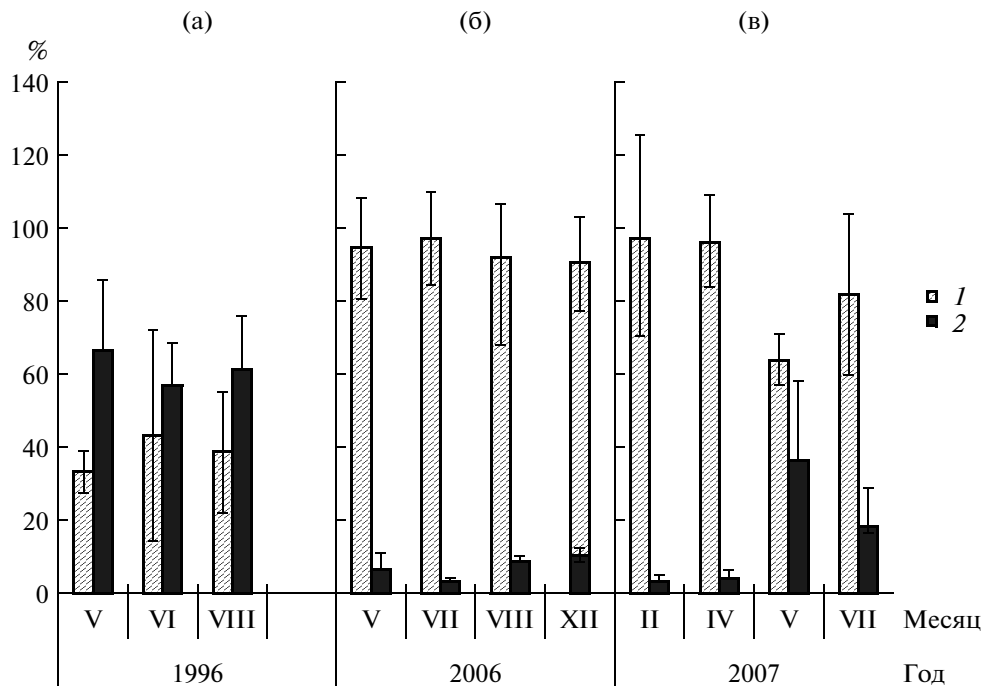


Рис. 1. Доля (%) злаков (1) и разнотравья (2) в надземной фитомассе пастбищ полупустыни северного Прикаспия (а), Черных земель Калмыкии (б, в) (Абатуров и др., 1998; Ларионов и др., 2008).

ные сообщества с преобладанием полыней (*A. lerchiana*, *A. pauciflora*), прутняка (*Kochia prostrata*) и других растений сменились злаковыми: ковыльными (*Stipa* spp.), житняковыми (*A. fragile*), эфемероидными (*Poa bulbosa*,) и однолетниковыми (*Anisantha tectorum*, *Eragrostis minor*) (Джапова и др., 2013). По нашим данным, доля массы злаков в растительности Черных земель Калмыкии в 2006 и 2007 гг. превысила 90%, тогда как на долю разнотравья в большую часть года приходилось <10% (рис. 1). Таким образом, смена растительности привела к резкому уменьшению в фитоценозе массы предпочитаемого сайгаками разнотравья и к увеличению в нем части злаков, в том числе ковылей, с более низкой питательной ценностью (Ларионов и др., 2008).

Изменение состава надземной фитомассы отразилось на питании пасущихся сайгаков. Путем оценки избирательности питания при кормлении ручных сайгаков в неволе и прямым визуальным подсчетом поедаемых растений в полевых экспериментах с пасущимися ручными сайгаками нами было установлено, что при наличии выбора сайгаки потребляли преимущественно виды разнотравья, в основном маревые (*K. prostrata*, *Salsola laricina*, *C. arenarius*), сложноцветные (*Galatella tatarica*, *G. villosa* *Artemisia* spp.), бобовые (*Medicago romanica*), и почти не использовали злаки (Абатуров и др., 1982, 1998, 2005).

Действительно, рацион сайгаков на равнинных сухостепных территориях Прикаспийской

низменности в прошлом (1996 г.), т.е. до смены растительных сообществ, состоял преимущественно из разнотравья (рис. 2). Доля злаков в рационе в течение всего теплого периода в этом случае была предельно низка и не превышала 2%.

Совсем иная картина наблюдалась после трансформации пастбищной растительности. Замена на равнинах Прикаспийской низменности ксерофильной полукустарничковой растительности сообществами с доминированием злаков привела к резкому изменению состава поедаемых растений. Так, в 2006–2007 гг. на пастбищах Черных земель Калмыкии, где преобладали злаки в составе рациона сайгаков, причем почти во все сезоны (рис. 2). Их доля в рационе, как правило, была >50%, в отдельные сезоны достигала 70%. Отметим, что, несмотря на предельно низкое участие разнотравья в надземной фитомассе этих пастбищ (<10%, рис. 1), его доля в рационе лишь немного уступала злакам и колебалась в разные сезоны от 27 до 42%. Это свидетельствует о высокой кормовой избирательности сайгаков.

Весьма показательно, что в обширной озерно-солончаковой котловине Аралсор, где в отличие от окружающих равнинных территорий до настоящего времени распространены растительные сообщества с преобладанием разнотравных солончаково-полынных сообществ, в составе рациона вольноживущей здесь популяции сайгаков господствует разнотравье (>90%), а доля злаков не превышает 15% (рис. 2).

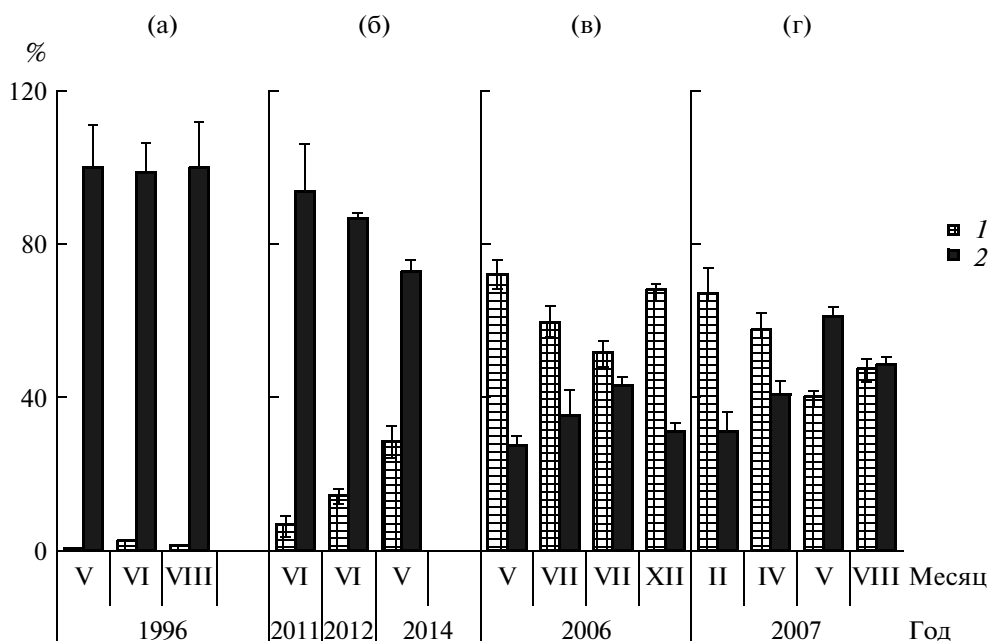


Рис. 2. Доля (%) злаков (1) и разнотравья (2) в составе рациона сайгаков на пастбищах полупустыни северного Прикаспия (а), озерно-солончаковой низины Аралсор (б) и Черных земель Калмыкии (в, г) (Абатуров и др., 1998; Ларионов и др., 2008).

Таким образом, в выборе кормов сайгаки отдают явное предпочтение разнотравью. При наличии выбора они почти полностью исключают потребление злаков. И лишь при явном преобладании злаков в растительности пастбищ сайгаки вынужденно питаются ими.

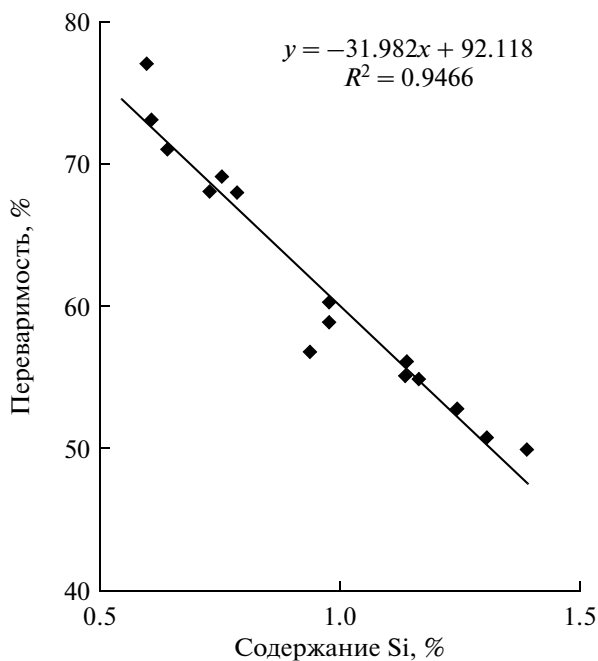


Рис. 3. Зависимость переваримости поедаемого корма от содержания органогенного кремния в рационе свободнопасущихся сайгаков (Абатуров, 2005).

ПЕРЕВАРИМОСТЬ ПОТРЕБЛЕННОГО КОРМА И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ЖИВОТНЫХ

Как отмечено выше, различия в предпочтении разнотравья и злаков вызваны неодинаковой питательной ценностью тех и других. Виды разнотравья отличаются более богатым биохимическим составом и повышенным содержанием питательных веществ, особенно азотистых соединений (белков). В то же время листья злаков характеризуются повышенной механической прочностью тканей (склеренхимы) и клеточных стенок, что вызвано высоким содержанием лигнина и кремнезема, пропитывающих клеточную стенку и механические ткани. Повышенная прочность механической ткани отражается на пищеварении жвачных, у которых функционирование четырехкамерного желудка требует максимального измельчения растительной ткани и дополнительных трат времени и энергии на ее пережевывание. В свою очередь инкрустация клеточной стенки кремнием и лигнином, придающими ей прочность, ограничивает доступность клеточного содержимого и снижает переваримость потребленного корма. Это в полной мере отражается на эффективности питания сайгаков, наблюдается прямая зависимость переваримости потребленного корма от содержания в нем кремния (рис. 3).

Переваримость – важнейший кормовой параметр растительности, от которого зависят энергетический и материальный балансы организма. Существует порог переваримости, ниже которого

материальные и энергетические потребности организма не удовлетворяются даже при максимальном потреблении корма. Действительно, оценка связи между переваримостью рационов и суточными привесами тела сайгаков, отражающими энергетический баланс животных, показала, что такой порог для них наступает при коэффициенте переваримости корма 56–59% (рис. 4). Однако такая переваримость обеспечивает лишь поддерживающий уровень энергетического баланса. При более низкой переваримости потребности животного в пище не удовлетворяются, что в данном случае выражается в потерях веса тела.

Траты организма на другие физиологические нужды (рост, линька, беременность, лактация) значительно увеличивают требования к качеству корма (Абатуров, 1999; Abaturov, Subbotin, 2011). Для роста требуется растительность с переваримостью не ниже 61%. В период лактации положительный баланс энергии достигается только при высоком качестве корма с переваримостью 68–69%.

Очевидно, что от соотношения в составе пастбищной растительности разнотравья, обладающего повышенной переваримостью, и злаков со свойственной им пониженной питательностью зависят кормовое качество растительности, обеспеченность сайгаков полноценным питанием и в целом пригодность пастбища для сайгаков. Действительно, у сайгаков, обитавших до недавнего времени на равнинных пастбищах северного Прикаспия с господством разнотравья, коэффициент переваримости потребляемых ими кормов был высоким – 65–73% (рис. 5). В это время сайгаки были обеспечены высококачественным пастбищным кормом, удовлетворяющим все физиологические нужды организма.

Совсем иная картина наблюдается на современных пастбищах северного Прикаспия с господством злаковых растительных сообществ. На характерных в этом отношении пастбищах Черных земель Калмыкии сайгаки вынуждены потреблять преимущественно злаки, т.е. корма более низкой питательной ценности, при которой коэффициент переваримости кормового рациона почти во все сезоны года оказывается существенно ниже 60% (рис. 5). Такая переваримость соответствует только поддерживающему уровню энергетического баланса, не достигает уровня, необходимого для обеспечения основных физиологических функций (рост, размножение, линька и др.), поэтому не может в полной мере обеспечить нормальную жизнеспособность популяции.

Важно отметить, что высокая обеспеченность качественным кормом характерна современной группировке сайгаков в Аралсорской озерно-солончаковой котловине. Переваримость корма здесь поддерживается на высоком уровне (65–68%), удовлетворяющем основные потребности

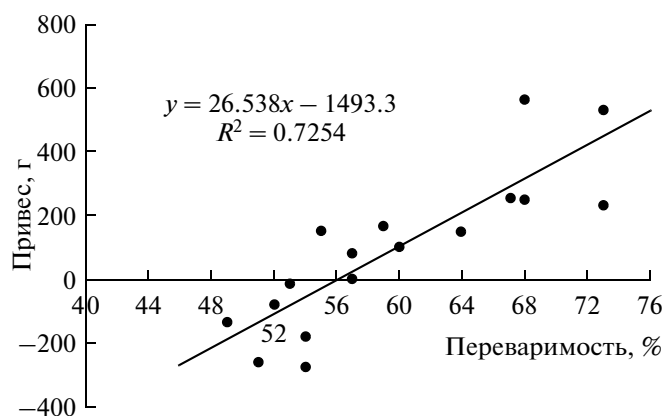


Рис. 4. Зависимость суточного привеса тела сайгаков от переваримости потребленного корма (Абатуров, Subbotin, 2011).

организма (рис. 5). Сайгаки в этих условиях оказываются в жизнеспособном состоянии и сохраняют высокую численность. Становится понятным, почему именно на этой геоморфологически ограниченной территории постоянно находится локальная устойчивая по численности группировка сайгаков, которая сохраняется даже в периоды глубоких депрессий вида (Бекенов, Грачев, 1998).

СРАВНИТЕЛЬНАЯ КОРМОВАЯ ПРИГОДНОСТЬ РАЗНОТРАВНЫХ И ЗЛАКОВЫХ ПАСТБИЩ

Приведенные данные свидетельствуют о негативном влиянии современного преобразования растительности на обеспеченность сайгаков полноценным питанием, что вызвано пониженной питательной ценностью злаков, сменивших разнотравье на степных пастбищах. Известно, что для обитания сайгаков пригодны в основном полупустынные и сухостепные биотопы с господством ксерофильных полукустарничков и разнотравья (Афанасьев, 1960; Слудский, 1963). Экспериментальная пастьба сайгаков на участке с доминированием ковыля волосовидного *Stipa capillata* сопровождалась потерями веса их тела (240 г/особь в сутки), тогда как на разнотравном пастбище всегда наблюдалась положительная динамика веса (Абатуров и др., 2005). Сайгаки избегают дерновинно-злаковые степные сообщества, которые используются ими лишь в весенний и раннелетний периоды, когда в этих сообществах обильно вегетирует разнотравье. Для сайгаков оказываются привлекательными и нарушенные деятельностью человека территории: залежи, пастбища и выгоны для скота с господством сорной рудеральной растительности (Линдеман и др., 2005; Абатуров, 2013). Современная повсеместная смена пустынного полукустарничкового растительного покрова, вызванная климатическими и антропо-

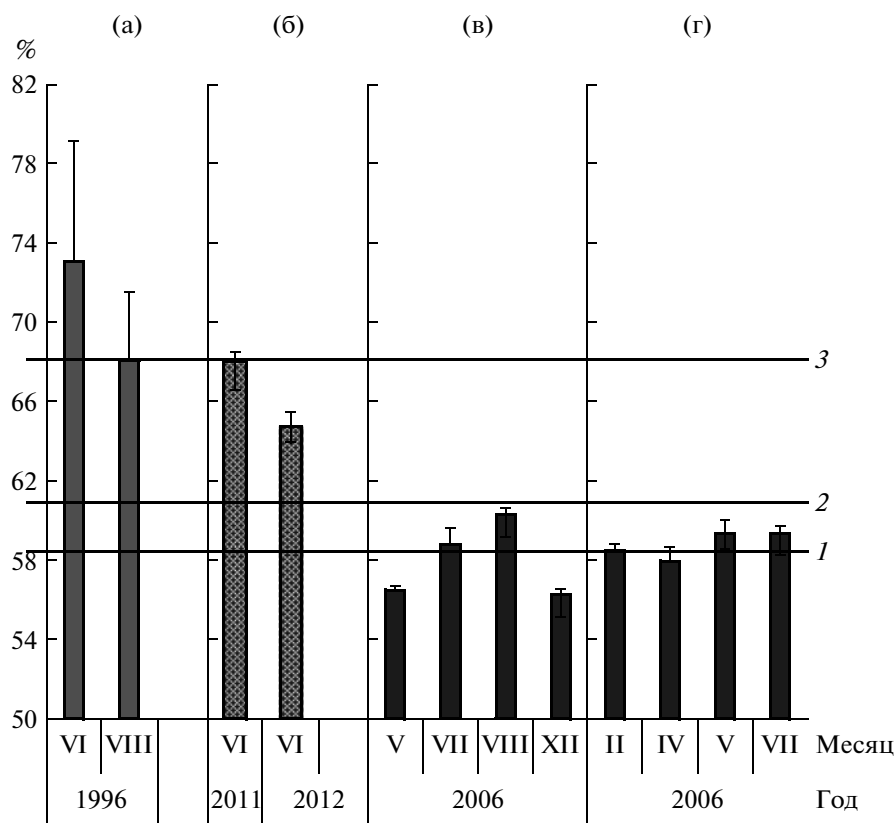


Рис. 5. Пороговые уровни переваримости корма (1–3), обеспечивающие физиологические потребности сайгаков, и фактическая переваримость (%) потребленного сайгаками корма на пастбищах полупустыни северного Прикаспия (а), озерно-солончаковой низины Аралсор (б) и Черных земель Калмыкии (в, г). 1 – поддержание жизни, 2 – рост, 3 – лактация (Ларионов и др., 2008; Abaturov, Subbotin, 2011).

генными факторами, на степные злаковые сообщества привела к описанному выше ухудшению кормового качества степных и полупустынных пастбищ, что, очевидно, и послужило одной из важнейших причин продолжающегося до сих пор депрессивного состояния популяции сайгаков.

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

Примечательно, что сходная реакция на аналогичную смену состава пастбищной раститель-

ности согласно недавно полученным результатам исследований была свойственна вымершим представителям плейстоценовой мегафауны в арктической области Земли (Willerslev *et al.*, 2014). Проведенный авторами этого исследования подробный анализ динамики растительного покрова за последние 50 тыс. лет показал, что смена богатых видами тундрово-степных разнотравных пастбищ в ледниковые периоды плейстоцена на злаковые с низким видовым разнообразием после таяния ледника послужила причиной постепенного угасания и вымирания популяций плейстоценовой мегафауны: мамонта, шерстистого носорога, бизона. Злаковая растительность, сменившая во влажный послеледниковый период высокопитательное тундрово-степное разнотравье, не обеспечила полноценного питания этих животных. Пастбища в итоге оказались непригодными для их устойчивого обитания.

Таким образом, замена разнотравных растительных сообществ злаковыми на степных пастбищах в пределах основного ареала сайгаков, в конце XX в. и в начале XXI в. под влиянием антропогенных (ослабление пастбищного животноводства), климатических факторов, а также ставших

обычными степных пожаров заметно снизила обеспеченность животных полноценным кормом, негативно отразилась на жизнеспособности сайгаков и сделала эти территории непригодными или малопригодными для их устойчивого обитания. Очевидно, это вместе с нараставшим в эти же годы браконьерством послужило причиной катастрофического уменьшения численности животных и продолжающейся современной депрессии популяции, что особенно резко отразилось на российской части популяции в северо-западных областях Прикаспийской низменности (Волгоградская и Астраханская области, Калмыкия).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 12-04-00242), Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития” и Программы фундаментальных исследований отделения биологических наук РАН “Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д.* Критические параметры качества растительных кормов для сайгаков (*Saiga tatarica*) на естественном пастбище в полупустыне // Зоол. журн. 1999. Т. 78. Вып. 8. С. 999–1010.
- Абатуров Б.Д.* Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 125–127.
- Абатуров Б.Д.* Пространственное распространение и зональная приуроченность современных местообитаний сайгака (*Saiga tatarica* L.) // Содержание и разведение сайгака (*Saiga tatarica* L.) в искусственных условиях: Матер. Междунар. науч.-практ. конф. / Под ред. Миноранского В.А. Ростов н/Д: Д&V, 2013. С. 16–22.
- Абатуров Б.Д., Холодова М.В., Субботин А.Е.* Интенсивность питания и переваримость кормов у сайгаков // Зоол. журн. 1982. Т. 61. Вып. 12. С. 1870–1881.
- 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., Колесников М.К., Никонова О.А.* Состояние и обеспеченность сайгаков 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 на естественном пастбище в полупустыне // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118. Вып. 5. С. 564–584.
- Афанасьев А.В.* Зоогеография Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1960. 260 с.
- Бекенов А.Б., Грачев Ю.А.* Численность сайгаков в XX веке. Казахстан // Сайгак: Филогения, систематика, экология, охрана и использование / Под ред. Соколова В.Е., Жирнова Л.В. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. С. 225–227.
- Близнюк А.И.* Сайгак калмыцкой популяции. Элиста: НПП “Джангар”, 2009. 544 с.
- Букреева О.М.* Состояние и охрана европейской популяции сайгака в Калмыкии // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 4. С. 10–20.
- Джапова Р.Р.* Динамика пастбищ и сенокосов Калмыкии. Элиста: Изд-во Калмыцк. ун-та, 2008. 176 с.
- Джапова Р.Р., Васькина Н.А., Халгинова Б.В.* Антропогенная динамика растительного покрова в пустынной зоне на территории Республики Калмыкия // Современная ботаника в России: Тр. XIII Съезда Рус. бот. о-ва и конф. “Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна”. Тольятти: Кассандра, 2013. Т. 2. С. 203–205.
- Золотокрылин А.Н.* Климатическое опустынивание. М.: Наука, 2003. 246 с.
- Золотокрылин А.Н., Виноградова В.В.* Соотношение между климатическим и антропогенным факторами восстановления растительного покрова юго-востока европейской России // Аридн. экосистемы. 2007. Т. 13. № 3–4. С. 17–26.
- Колесников М.П., Абатуров Б.Д.* Формы кремния в растительном материале и их количественное определение // Успехи соврем. биологии. 1997. Т. 117. Вып. 5. С. 534–548.
- Ларин И.В., Агагабян Ш.М., Работнов Т.А. и др.* Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР / Под ред. Ларина И.В. М.; Л.: Гос. изд-во с.-х. лит-ры, 1950. Т. 1. 688 с.
- Ларионов К.О., Джапова Р.Р., Розенфельд С.Л., Абатуров Б.Д.* Питание сайгаков (*Saiga tatarica*) на пастбищах Черных земель Калмыкии в условиях восстановительной смены растительности и остепнения // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 10. С. 1259–1269.
- Линдеман Г.В., Абатуров Б.Д., Быков А.В., Лопушников В.А.* Динамика населения позвоночных животных заволжской полупустыни. М.: Наука, 2005. 252 с.
- Мадиев М.* Сравнительное использование полупустынных пастбищ лошадьми и овцами // Развитие овцеводства и коневодства в полупустынной зоне Центрального Казахстана / Под ред. Ермакова М.А. Алма-Ата: Кайнар, 1973. С. 128–131.
- Мяло Е.Г., Левит О.В.* Современное состояние и тенденция развития растительного покрова Черных земель // Аридн. экосистемы. 1996. Т. 2. № 2–3. С. 145–152.
- Неронов В.В., Чабовский А.В.* Черные земли: полупустыня вновь становится степью // Природа. 2003. № 2. С. 72–79.
- Новикова Н.М., Волкова Н.А., Хитров Н.Б.* Растительность солонцового комплекса заповедного степного участка в Северном Прикаспии // Аридн. экосистемы. 2004. Т. 10. № 22. С. 9–18.
- Новикова Н.М., Вышивкин А.А., Шадрина М.Б., Бухарева О.А.* Изменения растительности солонцового комплекса Джаныбекского стационара и его окрест-

- ностей при разной интенсивности выпаса // Аридн. экосистемы. 2010. Т. 16. № 5. С. 98–110.
- Позднякова М.К., Жарких Т.Л., Ясинецкая Н.И., Колесников М.П. Количественная оценка питания полуволевой группировки лошади Пржевальского (*Equus przewalskii*) в степном местообитании (заповедник “Аскания-Нова”) // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 3. С. 368–376.
- Сайгак. Филогения, систематика, экология, охрана и использование / Под ред. Соколова В.Е., Жирнова Л.В. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. 356 с.
- Слудский А.А. Джуты в евразийских степях и пустынях // Материалы по фауне и экологии наземных позвоночных Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. С. 5–88.
- Abaturov B.D., Subbotin A.E. Forage quality thresholds for Saiga antelope in a semi-deserts rangeland // Rus. J. Theriol. 2011. V. 10. № 2. P. 71–81.
- Hofmann R.R. Die Wiederkäuer // Biol. Unserer Zeit. 1991. Bd 21. Iss. 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.
- Massey F.P., Hartley S.E. Experimental demonstration of the antiherbivore effects of silica in grasses: impacts on foliage digestibility and vole growth rates // Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci. 2006. V. 273. № 1599. P. 2299–2304.
- Massey F.P., Ennos A.R., Hartley S.E. Grasses and the resource availability hypothesis: the importance of silica-based defenses // J. Ecol. 2007. V. 95. № 3. P. 414–424.
- McNaughton S.J., Tarrant J.L., McNaughton M.M., Davis R.H. Silica as a defense against herbivory and a growth promotor in African grasses // Ecology. 1985. V. 66. P. 528–535.
- Menard C., Duncan P., Fleurance G. et al. Comparative foraging and nutrition of horses and cattle in European wetlands // J. Appl. Ecol. 2002. V. 39. P. 120–133.
- Milner-Gulland E.J., Kholodova M.V., Bekenov A.B. et al. Dramatic declines in saiga antelope Populations // Oryx. 2001. V. 35. P. 340–345.
- Van Soest P.J., Jones L.H.P. Effect of silica in forages upon digestibility // J. Dairy Sci. 1968. V. 51. № 10. P. 1644–1648.
- Willerslev E., Davison J., Moora M. et al. Fifty thousand years of Arctic vegetation and megafaunal diet // Nature. 2014. V. 506. P. 47–51.

Forage Availability to Saigas (*Saiga tatarica*) and Their State on Steppe Pastures with a Different Ratio of Graminoid Plants and Forbs

B. D. Abaturov^a and R. R. Dzapova^b

^a Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii Prospekt 33, Moscow, 119071 Russia

^b Kalmykian State University, 11, ul. Pushkina, Elista, 358000 Kalmykia

e-mail: abaturov@sevin.ru

An interfaced analysis of change of forage vegetation, nutrition of saigas (*Saiga tatarica*), and their state in the steppe regions of Russia is performed. It is noted that the percent of graminoids has increased considerably and the proportion of forbs has decreased in the vegetation of current pastures, which has had a negative impact on the nutrition and state of saigas. It is shown that the lower nutritional value of graminoids has caused a decrease in the digestibility of forage used by saigas and does not provide the physiological requirements of the animals. It is established that modern steppe pastures, where gramineous communities prevail, are of little use or absolutely unsuitable for the stable existence of saiga populations. Only separate dwelling places with an abundance of forbs continue to provide adequate nutrition for saigas and well-being for their local groupings.