



<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2022-14-3-469-491>
<http://zoobank.org/References/3B7130F0-CA0B-47B1-B555-FAFE3FB7920E>

УДК 598.252:591.131

Минеральный состав гастролитов в желудках утиных в Приморском крае и значение кремниевых минералов в физиологии птиц

А. М. Паничев, И. В. Серёдкин✉

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, ул. Радио, д. 7, 690041, г. Владивосток, Россия

Сведения об авторах

Паничев Александр Михайлович

E-mail: sikhote@mail.ru

SPIN-код: 3701-6450

Scopus Author ID: 6602739064

ResearcherID: Y-8585-2018

ORCID: 0000-0001-5223-443X

Серёдкин Иван Владимирович

E-mail: seryodkinivan@inbox.ru

SPIN-код: 2819-6614

Scopus Author ID: 35367180500

ResearcherID: B-9903-2017

ORCID: 0000-0003-4054-9236

Права: © Авторы (2022). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Аннотация. Функция гастролитов, содержащихся в желудках птиц, до настоящего времени остается не до конца изученной. С целью описания массы, размеров и состава гастролитов обработано 96 желудков 12 видов птиц семейства утиных, добытых в 2012 и 2014 гг. на юге Приморского края. Масса гастролитов из одного желудка достигала 3,80 г у уток и 27,22 г у гусей. В 65–85% случаев гастролиты состояли из кварца. Из других минералов встречались полевые шпаты, примеси других силикатов и алюмосиликатов, карбонаты, рудные и другие минералы. Функция гастролитов обсуждается на основе полученных результатов об их составе и обзора литературных данных. Причина заглатывания птицами минеральных зерен обусловлена инстинктивным способом корректировки химического состава пищеварительного электролита. Вывод избытка химических веществ из организма происходит при участии кремнекислых гелей, формируемых в нейтральной и слабощелочной среде кишечника из микрокристаллов кремнистых минералов, которые нарабатываются в мускульном отделе желудка в результате механохимического взаимодействия зерен гастролитов. Кроме того, гастролиты имеют другие функции, среди которых пролонгация и активация пищеварительных ферментов, измельчение корма и другие.

Ключевые слова: водоплавающие птицы, гастролиты, кварц, оксиды кремния, пищеварительная система, утиные

The mineral composition of gastroliths in the stomachs of Anatidae in Primorsky Region and the importance of silicon minerals in the physiology of birds

A. M. Panichev, I. V. Seryodkin✉

Pacific Geographical Institute FEB RAS, 7 Radio Str., 690041, Vladivostok, Russia

Authors

Alexander M. Panichev

E-mail: sikhote@mail.ru

SPIN: 3701-6450

Scopus Author ID: 6602739064

ResearcherID: Y-8585-2018

ORCID: 0000-0001-5223-443X

Ivan V. Seryodkin

E-mail: seryodkinivan@inbox.ru

SPIN: 2819-6614

Scopus Author ID: 35367180500

ResearcherID: B-9903-2017

ORCID: 0000-0003-4054-9236

Copyright: © The Authors (2022). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Abstract. The function of gastroliths contained in the stomachs of birds is still not fully explored. In our research we described the mass, size, and composition of gastroliths from 96 stomachs of 12 Anatidae species harvested in 2012 and 2014 in the south of Primorsky Region. The mass of gastroliths from one stomach was up to 3.80 g in ducks and 27.22 g in geese. In 65–85% of cases the gastroliths consisted of quartz. Of other minerals we found feldspars, impurities of other silicates and aluminosilicates, carbonates, ore and other minerals. The function of gastroliths is discussed on the basis of the obtained results on their composition and the review of literature data. The analysis shows that birds instinctively ingest mineral grains for adjusting the chemical composition of the digestive electrolyte. The removal of excess chemicals from the body occurs with the participation of silica gels formed in the neutral and slightly alkaline environment of the intestine from microcrumbs of siliceous minerals, which are produced in the muscular section of the stomach as a result of mechanochemical interaction of gastrolith grains. In addition, gastroliths have other functions, including the prolongation and activation of digestive enzymes, food grinding, and others.

Keywords: waterfowl, gastroliths, quartz, silicon oxides, digestive system, Anatidae

Введение

Гастролиты, или желудочные камни, присутствуют преимущественно в мускульных желудках, которые, как известно, имеют птицы, рептилии и некоторые рыбы (включая древние ископаемые формы). Среди млекопитающих типичные гастролиты встречаются только у ластоногих и китообразных (Лебединский 1978).

До настоящего времени функции гастролитов окончательно не изучены. Среди гипотез относительно их функций у растительноядных птиц наиболее вероятной считается «мельничная» (перетирание пищи в мускульном желудке). В ряде источников такое объяснение действия гастролитов в мускульных желудках птиц преподносится как вполне доказанное (Шмальгаузен 1947; Наумов, Карташев 1979). Между тем среди исследователей, серьезно занимавшихся данной проблемой, столь однозначной оценки действия гастролитов придерживаются далеко не все. В лучшем случае «мельничная» функция оценивается как одна из вероятных. В числе других возможных функций гастролитов у птиц — регуляция минерального и общего обмена веществ в организме (Бгатов и др. 1987), минеральная подкормка за счет истирания и растворения минералов (Wings 2007); по мнению ряда авторов (Nestler 1946; Trost 1981; Walton 1984), гастролиты могут служить источником микроэлементов. Существуют также идеи очистки с помощью гастролитов пищеварительного тракта (Fox 1995; Wings 2007) и избавления от паразитов (Medem 1958; Delany et al. 1988; Dennert 2001). В ряду гипотез о функциях гастролитов у рептилий и ластоногих добавляется балластная функция (Wade 1989; Taylor 1993; 1994).

Данная статья посвящена нашим собственным минералогическим и гранулометрическим исследованиям гастролитов из желудков диких водоплавающих птиц, добытых охотниками преимущественно в период весеннего пролета на территории южной части Приморского края России, с

обсуждением аналогичных исследований других авторов, а также наиболее вероятных версий о причинах литофагии у птиц.

Материалы и методы

В 2012 и 2014 гг. преимущественно в период весенней охоты на водоплавающих птиц в южных районах Приморского края провели сбор желудков диких птиц из семейства утиных (Anatidae). Желудки предоставили охотники по предварительной договоренности. Всего собрали 96 желудков, из них 22 принадлежали гусю белолобому (*Anser albifrons*), 18 — чирку-свистунку (*Anas crecca*), 17 — крякве (*Anas platyrhynchos*), 10 — касатке (*Anas falcata*), семь — свиязи (*Anas penelope*), шесть — крякве черной (*Anas zonorhyncha*), пять — шилохвости (*Anas acuta*), четыре — чернети хохлатой (*Aythya fuligula*), три — гуменнику (*Anser fabalis*), два — крохалю длинноносому (*Mergus serrator*), один — утке серой (*Anas strepera*) и один — чирку-трескунку (*Anas querquedula*).

Птицы добыты в двух районах Приморского края. Первый район (далее Ханкайский участок) — это преимущественно восточное и южное побережье оз. Ханка, в меньшей мере берега каналов рисовой системы на удалении от озера не более 7 км в Хорольском и Спасском административных районах. На Ханкайском участке в 2012 г. добыто 78 птиц: большинство 06–08 мая (69 особей), 7 особей 20–23 июня и только две — в течение осени. Второй район (далее Хасанский участок) — это береговая зона лагунных озер и морское побережье на юге Хасанского административного района. На Хасанском участке 18 птиц добыты 13–25 апреля 2014 г.

Наиболее вероятные места сбора птицами минеральных зерен на Ханкайском участке — пляжная зона оз. Ханка, русловые отложения вдоль стариц, рек и ручьев, а также выходы грунтов на полях и искусственных насыпях вдоль каналов рисовой системы. Верхнюю часть геологического разреза данной территории, согласно геологической карте (Государственная геоло-

гическая карта... 2011), слагают преимущественно верхнечетвертичные озерные отложения: суглинки, супеси, мелкозернистые глинистые пески и глины. Осадки пляжевой фации, развитые вдоль оз. Ханка, обычно представлены галечниками и кварц-полевошпатовыми песками.

На Хасанском участке наиболее вероятными местами поиска минералов птицами являются морские и озерные пляжи, а также выходы грунтов на полях и берегах ручьев и рек. Верхняя часть геологического разреза данной территории представлена четвертичными морскими отложениями с преобладанием хорошо окатанных галечников, кварц-полевошпатовых песков, супесей, суглинков, глин, илов и ракушняка.

В лабораторном помещении Тихоокеанского института географии ДВО РАН (Владивосток) гастролиты извлекли из желудков, отмыли, просушили и рассыпали по пакетам. Каждой пробе присвоили порядковый номер. Под тем же номером сделали запись в журнале, где отметили вид птицы, дату и место добычи, фамилию сборщика.

В аналитическом центре коллективного пользования Дальневосточного геологического института ДВО РАН (Владивосток) выполнили исследования нескольких образцов на бинокулярном микроскопе с фотографированием. Затем все пробы переправили в Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова (Москва) на кафедру инженерной и экологической геологии, где в лаборатории грунтоведения ситовым методом определили гранулометрический состав гастролитов. Измерили массу каждой пробы в целом и отдельно каждой фракции. Минеральный состав зерен определили под бинокулярным микроскопом. При просмотрах выделили пять наиболее часто встречаемых минеральных видов: кварц, полевые шпаты, амфиболы, слюды и прочие минералы.

Для анализа массы, размерности и минерального состава гастролитов птиц разделили на две группы: гусей (род *Anser*) и уток (роды *Anas*, *Aythya* и *Mergus*).

При обработке табличных данных использовали программу Microsoft Excel.

Результаты

Гастролиты уток с Ханкайского участка

Масса гастролитов в одном желудке (53 пробы) колебалась от 0,08 г (чирок-свистунок) до 2,38 г (кряква черная) при среднем значении 0,99 г ($SD = 0,53$ г).

Размерность. В 28 пробах из 51 преобладала (более 75%) фракция свыше 1 мм; в 12 пробах — фракция 0,1–1 мм; в 11 пробах соотношение обеих фракций было близким. Содержание фракции менее 0,1 мм везде было ниже 10% (табл. 1).

Минеральный состав. Все пробы гастролитов с Ханкайского участка показали преобладание кварца. Содержание полевых шпатов только в 14 пробах достигло или немного превысило 20%. Содержание амфиболов (ленточные силикаты и алюмосиликаты темного цвета, насыщенные железом, щелочными и щелочноземельными элементами) до 10% отмечено лишь в семи пробах. Слюдистые минералы отмечены только в пяти пробах (при максимуме 5%). В трех пробах отмечены рудные минералы до 10% (гематит, магнетит, ильменит) и очень незначительная примесь биогенного карбоната, при максимуме 3% (табл. 1).

Гастролиты уток с Хасанского участка

Масса гастролитов в одном желудке (18 проб) колебалась от 0 (одна проба без гастролитов, чирок-свистунок) до 3,80 г (одна проба, касатка) при среднем значении 0,76 г ($SD = 0,90$ г).

Размерность гастролитов: шесть проб — свыше 75% зерен более 1 мм, 11 проб — преобладание фракции 0,1–1 мм, в одной пробе фракция менее 0,1 мм превысила 20%.

Минеральный состав. В 11 пробах (61%) преобладали зерна кварца. Только в двух пробах содержание полевых шпатов превысило 10%; в двух пробах преобладали амфиболы; в одной пробе численность зерен кварца была сопоставима с амфиболами; в двух пробах (из желудков чернетей

Таблица 1
 Результаты исследований гастролитов водоплавающих птиц южной части
 Приморского края в 2012 и 2014 гг.

Table 1
 Results of the waterfowl gastroliths studies in the southern part of Primorsky Region
 in 2012 and 2014

Дата отбора Collection date	Район отбора Collection site	Вид птицы Bird species	Масса, г Mass, g	Гранулометрия, % Granulometry, %			Минеральный состав, % Mineral composition, %				
				1 мм и > ≥1 mm	1–0,1 мм 1–0.1 mm	< 0,1 мм <0.1 mm	Кв Q	Пш F	Ам A	Сл M	Др OM
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
06.04.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	0,41	95	3	2	70	18	4	5	3
06.04.2012	Хн Khñ	Свиязь Eurasian wigeon	0,84	12	87	1	98	–	2	–	–
06.04.2012	Хн Khñ	Чирок-свиистунок Eurasian teal	1,08	81	18	1	98	1	1	–	–
06.04.2012	Хн Khñ	Чирок-свиистунок Eurasian teal	0,68	77	22	1	98	–	–	–	2
06.04.2012	Хн Khñ	Чирок-трескунок Eurasian teal	0,37	95	4	1	97	2	1	–	–
07.04.2012	Хн Khñ	Гуменник Bean goose	7,13	66	32	2	99	1	–	–	–
07.04.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	9,34	60	39	1	93	7	2	–	1
07.04.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	8,81	38	60	2	97	2	–	–	1
07.04.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	7,04	61	37	2	40	20	35	–	5
07.04.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	0,47	52	40	7	60	20	15	–	5
07.04.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	1,44	77	21	2	45	30	15	–	10
07.04.2012	Хн Khñ	Чирок-свиистунок Eurasian teal	0,50	72	25	3	90	8	2	–	–
07.04.2012	Хн Khñ	Чирок-свиистунок Eurasian teal	0,71	67	31	2	99	–	–	–	1
07.04.2012	Хн Khñ	Чирок-свиистунок Eurasian teal	0,87	80	17	3	96	1	3	–	–
07.04.2012	Хн Khñ	Шиловхвость Northern pintail	1,27	92	7	1	94	5	–	–	1
08.04.2012	Хн Khñ	Касатка Falcated duck	1,68	28	71	1	60	35	–	–	5
08.04.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	1,81	90	6	4	60	35	2	–	3
08.04.2012	Хн Khñ	Чирок-свиистунок Eurasian teal	0,75	70	26	4	99	1	–	–	–
08.04.2012	Хн Khñ	Чирок-свиистунок Eurasian teal	0,20	48	49	3	99	1	–	–	–
12.04.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	1,02	95	5	0	50	20	20	3	7

Таблица 1. Продолжение
Table 1. Continued

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
12.04.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	1,54	83	15	2	60	38	1	–	1
12.04.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	0,83	77	22	1	95	5	–	–	–
12.04.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	1,58	82	17	1	70	20	10	–	–
12.04.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	0,41	98	1	1	98	1	1	–	–
12.04.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	1,10	66	26	8	90	7	2	–	1
12.04.2012	Хн Khñ	Чирок-свистунок Eurasian teal	1,15	53	45	2	99	1	–	–	–
12.04.2012	Хн Khñ	Чирок-свистунок Eurasian teal	0,08	83	16	1	98	1	1	–	–
14.04.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	3,77	74	25	1	98	1	1	–	–
14.04.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	5,48	53	46	1	97	2	–	–	1
14.04.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	10,33	39	60	1	60	40	–	–	–
14.04.2012	Хн Khñ	Чирок-свистунок Eurasian teal	0,51	63	36	1	99	1	–	–	–
15.04.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	9,10	50	49	1	75	25	–	–	–
15.04.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	6,06	77	22	1	98	2	–	–	–
15.04.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	6,67	70	29	1	50	45	–	–	5
19.04.2012	Хн Khñ	Гуменник Bean goose	3,54	27	72	1	98	2	–	–	–
19.04.2012	Хн Khñ	Гуменник Bean goose	13,88	42	56	2	93	6	–	–	1
19.04.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	15,64	55	43	2	97	3	–	–	–
19.04.2012	Хн Khñ	Свиязь Eurasian wigeon	1,79	22	77	1	45	20	25	–	10
19.04.2012	Хн Khñ	Шилохвость Northern pintail	1,40	75	25	0	45	25	25	–	5
19.04.2012	Хн Khñ	Шилохвость Northern pintail	2,06	72	27	1	90	2	6	–	2
20.04.2012	Хн Khñ	Чирок-свистунок Eurasian teal	0,31	94	5	1	98	1	1	–	–
21.04.2012	Хн Khñ	Чирок-свистунок Eurasian teal	0,36	93	5	2	95	3	2	–	–
26.04.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	0	–	–	–	–	–	–	–	–
26.04.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	5,02	71	22	7	98	1	–	–	1
28.04.2012	Хн Khñ	Свиязь Eurasian wigeon	0,36	10	77	3	99	1	–	–	–
29.04.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	4,37	55	40	5	92	7	–	–	1

Таблица 1. Продолжение
Table 1. Continued

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
29.04.2012	Хн Khñ	Касатка Falcated duck	1,35	19	78	3	77	13	6	2	2
29.04.2012	Хн Khñ	Связь Eurasian wigeon	0,85	13	86	1	90	8	2	–	–
29.04.2012	Хн Khñ	Связь Eurasian wigeon	2,22	5	93	2	75	20	5	–	–
29.04.2012	Хн Khñ	Связь Eurasian wigeon	0,98	9	90	1	97	3	–	–	–
30.04.2012	Хн Khñ	Касатка Falcated duck	1,15	13	85	2	75	9	14	–	2
30.04.2012	Хн Khñ	Связь Eurasian wigeon	1,41	16	83	1	96	3	–	–	1
01.05.2012	Хн Khñ	Кряква черная Eastern spot-billed duck	1,27	90	9	1	96	3	–	–	1
04.05.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	5,22	74	25	1	86	14	–	–	–
04.05.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	0	–	–	–	–	–	–	–	–
04.05.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	5,66	30	62	8	99	–	–	–	1
04.05.2012	Хн Khñ	Касатка Falcated duck	1,00	4	95	1	65	20	10	–	5
06.05.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	1,10	94	4	2	96	3	–	–	1
06.05.2012	Хн Khñ	Чирок-свистунук Eurasian teal	0,53	58	41	1	98	1	–	–	1
07.05.2012	Хн Khñ	Гусь белолобый White-fronted goose	4,00	61	37	2	98	2	–	–	–
07.05.2012	Хн Khñ	Чирок-свистунук Eurasian teal	0,66	86	10	4	97	2	–	–	1
07.05.2012	Хн Khñ	Шилохвость Northern pintail	1,60	96	3	1	89	7	4	–	–
08.05.2012	Хн Khñ	Касатка Falcated duck	0,51	74	24	2	98	1	1	–	–
08.05.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	0,92	94	5	1	97	1	1	–	1
08.05.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	0,57	66	43	1	99	1	–	–	–
08.05.2012	Хн Khñ	Чирок-свистунук Eurasian teal	0,30	70	28	2	97	2	1	–	–
20.06.2012	Хн Khñ	Кряква черная Eastern spot-billed duck	0,94	99	1	0	85	10	–	3	2
21.06.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	1,30	89	10	1	85	10	3	–	2
21.06.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	1,05	93	6	1	95	4	–	–	1
21.06.2012	Хн Khñ	Кряква Mallard	1,06	95	3	2	94	6	–	–	–
21.06.2012	Хн Khñ	Кряква черная Eastern spot-billed duck	2,38	89	8	3	70	25	–	5	–
22.06.2012	Хн Khñ	Касатка Falcated duck	0,80	29	68	3	98	2	–	–	–

Таблица 1. Продолжение
Table 1. Continued

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
23.06.2012	Хн Khn	Кряква Mallard	0,96	98	1	1	70	20	–	–	10
02.05.2014	Хн Khn	Гусь белолобый White-fronted goose	5,20	30	63	7	49	47	4	–	–
05.05.2014	Хн Khn	Гусь белолобый White-fronted goose	6,73	35	60	5	70	25	5	–	–
05.05.2014	Хн Khn	Гусь белолобый White-fronted goose	2,71	32	65	3	97	2	1	–	–
Осень, 2014	Хн Khn	Гусь белолобый White-fronted goose	27,80	30	62	8	97	3	–	–	–
Осень, 2014	Хн Khn	Гусь белолобый White-fronted goose	27,22	52	46	2	96	4	–	–	–
13.04.2014	Хс Khs	Чернеть хохлатая Tufted duck	0,44	1	96	3	50	–	5	–	45
17.04.2014	Хс Khs	Касатка Falcated duck	3,80	2	94	4	93	4	3	–	–
17.04.2014	Хс Khs	Чернеть хохлатая Tufted duck	1,65	95	4	1	90	6	4	–	–
25.04.2014	Хс Khs	Касатка Falcated duck	0,56	3	93	4	75	5	20	–	–
25.04.2014	Хс Khs	Касатка Falcated duck	1,22	2	93	5	70	15	15	–	–
25.04.2014	Хс Khs	Касатка Falcated duck	1,38	1	97	2	84	6	10	–	–
25.04.2014	Хс Khs	Крохаль длинноносый Red-breasted merganser	0,33	3	75	22	75	2	23	–	–
25.04.2014	Хс Khs	Крохаль длинноносый Red-breasted merganser	0,13	100	0	0	30	30	–	–	40
25.04.2014	Хс Khs	Кряква черная Eastern spot-billed duck	1,10	1	96	3	92	2	6	–	–
25.04.2014	Хс Khs	Кряква черная Eastern spot-billed duck	0,53	20	78	2	50	5	45	–	–
25.04.2014	Хс Khs	Кряква черная Eastern spot-billed duck	0,16	98	1	1	–	–	–	–	–
25.04.2014	Хс Khs	Утка серая Gadwall	0,30	0	95	5	95	3	2	–	–
25.04.2014	Хс Khs	Чернеть хохлатая Tufted duck	0,63	88	10	2	15	5	80	–	–
25.04.2014	Хс Khs	Чернеть хохлатая Tufted duck	0,41	98	1	1	4	1	95	–	–
25.04.2014	Хс Khs	Чирок-свистунок Eurasian teal	0,04	0	99	1	87	9	4	–	–
25.04.2014	Хс Khs	Чирок-свистунок Eurasian teal	0,10	0	90	10	90	2	8	–	–
25.04.2014	Хс Khs	Чирок-свистунок Eurasian teal	0	–	–	–	–	–	–	–	–
25.04.2014	Хс Khs	Шилохвость Northern pintail	0,88	90	8	2	80	–	18	–	2

Примечание: Хн — Ханкайский район исследования, Хс — Хасанский район исследования, Кв — кварц, Пш — полевой шпат, Ам — амфиболы, Сл — слюда, Др — другие минералы, «–» — минерал отсутствует
Note: Khn stands for Khanka study site; Khs — Khasan study site; Q — quartz; F — feldspar; A — amphibole; M — mica; OM — other minerals; “–” — no mineral

хохлатых, которые питаются в значительной мере водными моллюсками) отмечено высокое (40 и 45%) содержание биогенных карбонатов кальция (табл. 1).

На рис. 1А приведены средние процентные содержания гранулометрических фракций гастролитов уток на двух участках. На Ханкайском участке в составе гастролитов преобладала фракция более 1 мм, на Хасанском участке картина иная — преобладает среднезернистая фракция. Вероятнее всего, это различие обусловлено средним фракционным составом минеральных зерен, доступных для птиц на конкретной территории.

В составе минералов гастролитов уток на Ханкайском участке преобладал кварц (85%), среди остальных в порядке убывания: полевые шпаты, амфиболы, затем — другие минералы при почти полном отсутствии слюд (рис. 1Б). На Хасанском участке кварца меньше — 68%. Распределение оставшихся минералов тоже иное: амфиболы составляли 21%, менее представлены полевые шпаты и другие минералы. Слюда также было очень мало.

Гастролиты гусей с Ханкайского участка

Масса гастролитов в одном желудке (25 проб) колебалась от 0 до 27,22 г. При этом в весенний период (23 пробы) она была в среднем 6,33 г (SD = 3,73 г), а осенью

средняя по двум пробам от гуся белолобого составила 27,22 г (табл. 1). Отсутствовали гастролиты в двух желудках гусей белолобых, один из которых добыт 26 апреля, а второй — 4 мая.

Размерность минеральных зерен в желудках гусей разделилась примерно поровну между средне- и мелкозернистой фракциями. Содержание фракции менее 0,1 мм только в пяти пробах было несколько выше 5%.

Минеральный состав. Во всех пробах гастролитов гусей преобладал кварц. При этом в семи пробах содержание полевых шпатов превышало 20% при максимуме 47%. В одной пробе наряду с кварцем и полевыми шпатами отмечено высокое содержание амфиболов (35%), эти минералы отмечены еще в пяти пробах при содержании менее 5%. В числе других минералов в девяти пробах отмечены рудные и биогенные карбонаты (1–5%), в одной пробе отмечен шарик свинцовой дроби (табл. 1).

На рисунке 2 представлены средние процентные содержания гранулометрических фракций и минерального состава гастролитов гусей, которые были добыты только на Ханкайском участке. Тем не менее и по гранулометрии, и по минеральному составу гастролиты гусей отличаются от таковых уток, добытых на той же территории. Размерность гастролитов гусей

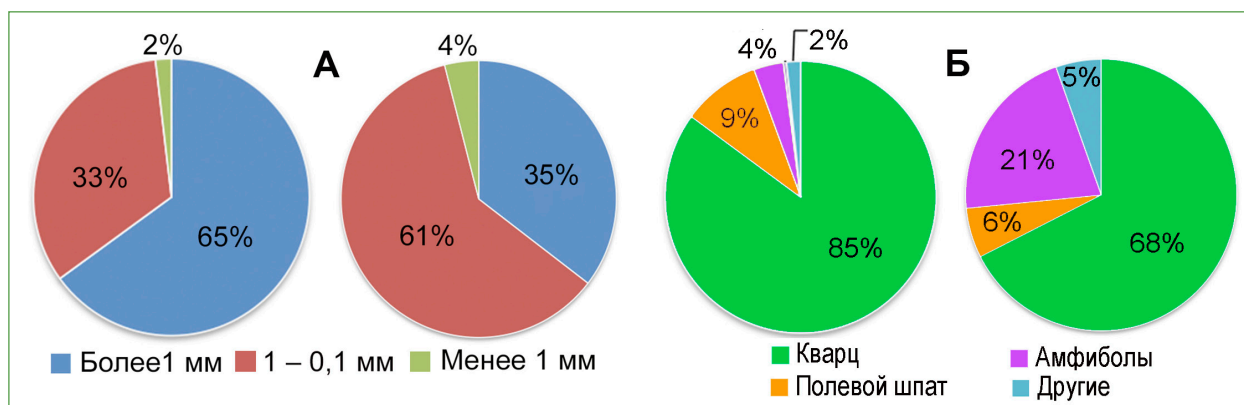


Рис. 1. А — среднее процентное содержание гранулометрических фракций в составе гастролитов уток с Ханкайского (слева) и с Хасанского (справа) участков; Б — среднее процентное содержание минералов в гастролитах уток с Ханкайского (слева) и с Хасанского (справа) участков

Fig. 1. А — average percentage of granulometric fractions in gastroliths of ducks from Khanka (left) and Khasan (right) sites; Б — the average percentage of minerals in the gastroliths of ducks from Khanka (left) and Khasan (right) sites

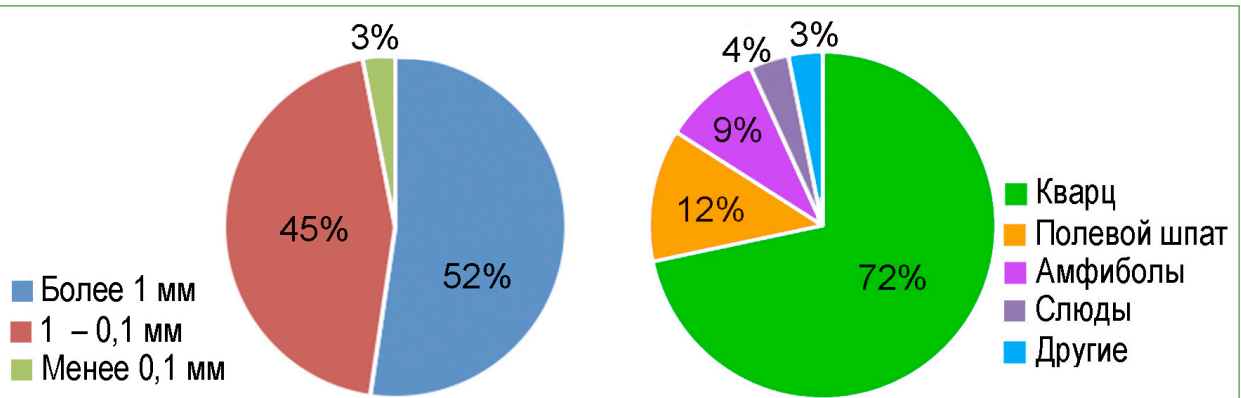


Рис. 2. Среднее процентное содержание в гастролитах гусей основных гранулометрических фракций зерен (слева) и их минеральных разновидностей (справа)
Fig. 2. Average percentage of the main granulometric fractions of grains (left) and their mineral varieties (right) in goose gastroliths

по сравнению с гастролитами уток более смещена в среднезернистую фракцию. По содержанию кварца они близки к гастролитам уток с Хасанского участка. Однако по составу остальных минералов сходство не просматривается. В гастролитах гусей меньше амфиболов и появляется существенная примесь слюд (рис. 1А, 2).

Изучение гастролитов под бинокулярным микроскопом показало, что кварцевые зерна имеют сглаженные грани и близкую к

изометричной форму (рис. 3). Большинство зерен — слабо- и среднеокатанные, встречаются также сильноокатанные разновидности. Подавляющее большинство кварцевых зерен непрозрачные, мутноватые, с жирноватым блеском. Твердость по шкале Мооса — 7 (соответствует кварцу). Окраска меняется от белой и серой до желтоватой и почти красной (рис. 3А). Желтые и красные оттенки связаны с наличием на поверхности зерен налетов и пленок из оксидов железа.

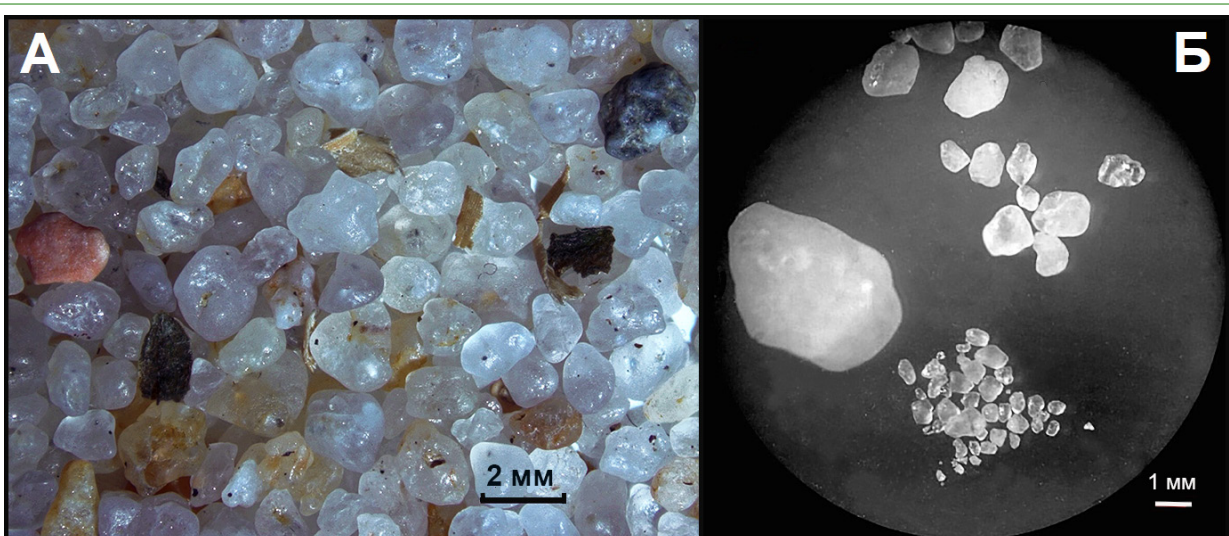


Рис. 3. А — гастролиты гуся белолобого (кварц и отдельные кристаллы амфиболов), Хорольский район, село Сиваковка; Б — гастролиты из желудка гуся белолобого (размерность кварцевых зерен), южный берег оз. Ханка

Fig. 3. А — gastroliths of a white-fronted goose (quartz and individual crystals of amphiboles), Khorolsky District, Sivakovka village; Б — gastroliths from the stomach of a white-fronted goose (dimension of quartz grains), the southern shore of Lake Khanka

Обсуждение

Минеральный состав и характеристика гастролитов

Обследование желудков утиных в Приморском крае показало, что гастролиты в основном состоят из кварца с преобладанием у уток крупнозернистой песчаной фракции, а у гусей — среднезернистой. Из других минералов чаще присутствуют полевые шпаты, еще реже встречаются примеси других силикатов и алюмосиликатов, а также карбонатов кальция и других минералов. Иногда (в случае с утками, которые кормятся в прибрежной части моря) гастролиты представляют собой обломки раковин моллюсков.

Обнаруженный факт существенных granulometric различий гастролитов гусей и уток из одного района, вероятно всего, указывает на то, что гуси потребляли минералы не там, где это делало большинство уток.

Стоит отметить, что из птиц, гастролиты которых изучали, только гуси (взрослые особи) питаются почти исключительно растительной пищей — различными наземными, подземными и подводными частями растений, включая корневища, прикорневые части, стебли, почки, листья, цветки, плоды и семена (Исаков, Птушенко 1952; Розенфельд 2009). В отличие от взрослых, пуховые птенцы гусей, помимо растительных кормов, потребляют насекомых (Розенфельд 2009), моллюсков, ракообразных и даже икру рыб (Алфераки 1904). Большинство уток в выборе кормов очень пластичны, легко приспосабливаются к местным условиям: могут питаться как растительной пищей, так и мелкими беспозвоночными, насекомыми, моллюсками, мелкой рыбой, ракообразными, головастиками и даже лягушками. Крохаль длинноносый питается исключительно животной пищей: основу его рациона составляют рыбы, а в качестве дополнительного питания они могут использовать амфибий (Сотников 1999), ракообразных (Нечаев 1991), многощетинковых червей, моллю-

сков и насекомых (Бианки и др. 2004). Несмотря на отличия в питании, в желудках птиц всех 12 видов присутствовали гастролиты.

Поскольку в составе большинства проб гастролитов преобладает кварц, это указывает на то, что птицы глотают минеральный грунт не случайным образом, а специально ищут места, где много кварцевых зерен. Там, где таких зерен мало, птицы, видимо, стараются их отбирать, затрачивая на это время. Поиск кварцевых зерен для водоплавающих птиц, особенно во время перелетов вдоль морских побережий, вряд ли вызывает затруднения. Кварцсодержащие пески весьма широко распространены в пляжной зоне большинства морей и прибрежных озер.

Сходный минеральный состав гастролитов в мускульных желудках диких растительноядных птиц, лишь отчасти зависящий от геологии конкретного района, показывают и другие исследователи. К примеру, в составе гастролитов 10 видов водоплавающих птиц в Австралии большую часть минералов также составлял кварц (Norman, Brown 1985). При этом отмечено, что соотношение гастролитов к массе тела у птиц с преимущественно растительноядным типом питания выше, чем у видов, в диете которых относительно больше животной пищи.

Немецкие биологи (Bialas et al. 1995; 1996) при обработке мускульных желудков 131 фазана (*Phasianus colchicus*) и 15 куропаток серых (*Perdix perdix*) из трех районов Германии определили, что содержание кварца (включая обломки кварцитов) среди гастролитов для обоих видов птиц составляло около 85%. Помимо кварца наиболее многочисленными были кристаллы полевых шпатов, обломки риолитов (высокосиликатные вулканические породы), а также кальцита и биогенного арагонита (кусочки раковин лесных и водных моллюсков). Отмечено, что в местах, где мало песчаной фракции литогенных веществ или они недоступны, фазаны заглатывают кусочки кирпича, светлого пластика, стек-

ла, иногда кусочки железа и свинцовую дробь. Фазаны и куропатки различались по встречаемости у них в желудках ракушечника (у куропаток его существенно больше, чем у фазанов). Выявлены также различия в количестве гастролитов по половому признаку. У самок фазанов обнаружено почти на треть больше гастролитов, чем у самцов. Отмечено также, что гастролиты у фазанов существенно крупнее, чем у серых куропаток.

Преобладание кварца и мелких частиц гранита (также высококремнистая магматическая порода) было выявлено в 94 пробах гастролитов зонотрихий рыжегрудых (*Zonotrichia capensis*), обитающих в центральных районах Чили (Lopez-Calleja et al. 2000). Средняя масса гастролитов при средней массе тела птиц около 22 г составляла около 115 мг при колебании от 7 до 430 мг. Размер зерен варьировался от 0,1 до 3,2 мм, при этом размерность в диапазоне 0,4–0,8 мм составляла около 50% выборки. Различий в содержании гастролитов по половому признаку у зонотрихий не выявлено.

Преобладание кварца и других минералов с высоким содержанием оксидов кремния отмечено также в составе гастролитов у одомашненных страусов (Wings, Sander 2007). При этом размерность желудочных камней у столь крупных птиц существенно возрастает. Как минимум треть проглоченного страусами песка и гравия имеет размеры от 1 до 25 мм.

Представленный материал свидетельствует о вполне очевидном факте: кварц и высококремнистые силикатные минералы, являясь наиболее распространенными и наиболее устойчивыми минералами в коре выветривания, потребляются растительноядными птицами разных видов с наибольшей частотой по сравнению с другими минералами. Это наблюдение большинство исследователей воспринимает исключительно с точки зрения способности твердых зерен кварца к перетиранию пищи в мускульных желудках птиц. Такой подход к оценке минералов в составе га-

стролитов поддерживает в среде биологов давно сложившийся стереотип исключительно «мельничного» их назначения, тем не менее такой взгляд в отношении функции гастролитов, по нашему мнению, не является полноценным.

Значение кремниевых минералов в физиологии птиц

Пожалуй, наиболее оригинальным исследователем среди тех, кто усомнился в «мельничном» назначении кремнеоксидных гастролитов, был В. И. Бгатов — ученый-геолог из Новосибирска, специалист в области литологии и геохимии рудоносных кор выветривания. Он поставил эксперимент, результаты которого оказались весьма важными для понимания роли гастролитов в организме птиц (Бгатов и др. 1987). Поскольку работа Бгатова с коллегами малоизвестна орнитологам, далее остановимся на ней подробнее.

В эксперименте было взято четыре пары одинаковых кур, трем из них наряду с обычными кормами предлагалась в свободном доступе одна из трех минеральных добавок: жильный кварц, искусственное кварцевое стекло (хрусталь) и цеолитовый туф Пегасского месторождения (все минералы калиброваны через сито с отверстиями 4 мм). В качестве контроля служили две птицы, которые минералы не получали.

В ходе эксперимента изучали минералогические, гранулометрические и химические показатели минеральных добавок на «входе» и «выходе», химический состав крови птиц, яичной скорлупы и водорастворимой части помета. Кроме того, изучали продуктивные показатели птиц, в том числе динамику привеса и эффективность переваривания белков, жиров и клетчатки.

В итоге установили, что минеральные добавки в виде калиброванного гравия после пребывания в мускульном желудке кур разрушаются (истираются друг о друга), преобразуясь за сутки на 50% (для кварца и стекла) и на 100% (для существенно менее крепкого цеолита) в крошки размером от 3 до 0,01 мм и менее, которые постоянно выводятся в ки-

щечник, клоаку и из нее наружу в составе помета.

По валовому химическому составу кремнеоксидные пески на «входе» и «выходе», в отличие от цеолитов, оставались практически неизменными, в то же время в растворимой части птичьего помета в опытах с песками обнаруживалось приблизительно вдвое больше водорастворимых солей, чем в опытах с цеолитами (7,24 и 3,42% соответственно). Однако, с учетом химических элементов, участвовавших в ионообменных взаимодействиях на цеолитах в пищеварительном тракте, общее количество выведенных из организма элементов как цеолитами, так и кварцем оказалось сопоставимым. Приблизительно одинаков был и набор выносимых элементов, в том числе (в порядке убывания): фосфора, калия, натрия, кальция, магния, серы, кремния, марганца, алюминия и железа. Разница была лишь в том, что в опытах с кварцем из организма птиц выносятся чуть больше фосфора и марганца, а с цеолитами — калия в поглощенной форме.

Не менее интересными в опыте с курами оказались результаты по перевариваемости корма. Было показано, что использование минеральных добавок заметно усиливает перевариваемость белков (на 2–3%), жиров (на 10–20%) и клетчатки (на 10–50%). При этом результаты по перевариваемости белков и жиров были несколько лучшими в опыте с кварцем, а по перевариваемости клетчатки — с цеолитами.

Обсуждая механизм выноса элементов из организма птиц при использовании кремнеоксидных гастролитов, Бгатов, сославшись на Р. Айлера (1982), объяснил такой механизм образованием отрицательно заряженных кремниевых гелей в кишечнике в условиях нейтральной и слабощелочной реакции среды (показатель рН в кишечнике птиц 6,5–7,5; рН панкреатического сока и желчи 7,5–8,1 и 7,3–8,0 соответственно). Частицы кремнеоксидного геля в биологическом электролите связывают различные катионы и выводят их в составе помета.

На основании полученных результатов Бгатов сделал заключение, что желудочные камни из оксидов кремния активно участвуют в регуляции минерального и общего обмена веществ в организме птиц.

В развитие предложенной идеи можно добавить, что способность кварца в нейтральной и особенно в щелочной водной среде растворяться и создавать коллоидные частицы размером 0,01–0,3 мкм установлена еще в 1950-е гг., на это указывает Айлер (1982), ссылаясь на работы ряда исследователей. Методом электронной дифракции установлено также, что природный кварц всегда имеет на поверхности слой аморфного кремнезема толщиной 100 Å и более. Когда кварц в воде интенсивно измельчается в порошок, поверхностный слой аморфного кремнезема может достигать 35% объема частиц при удельной их поверхности в 70 м²/г. Теория растворения кремнезема с формированием кремнеоксидных гелей и применение таких гелей в технологиях обогащения рудного сырья разбираются в книге А. А. Абрамова (1984).

Таким образом, имеющиеся факты свидетельствуют о том, что кварц и высококремнистые минералы в составе гастролитов, подвергаясь механическому дроблению в мускульном желудке, активно вырабатывают ионоемкий кремнеоксидный гель, который захватывает и выводит из организма существенную часть различных катионов из биологического электролита, тем самым обеспечивая своеобразный компонент регуляции минерального баланса в организме птиц.

Идеи Бгатова в отношении функции гастролитов как регуляторов минерального баланса в организме птиц подхватили и развили многие ученые и практики, связанные с птицеводством. К настоящему времени только в Сибири и на Дальнем Востоке опубликованы сотни научных отчетов и статей по использованию самых различных природных минеральных добавок-гастролитов в кормлении сельскохозяйственных птиц. Все эти наработки наиболее полно обобщила Н. Н. Ланцева

(2009). Наиболее важные сделанные ею обобщения приведены ниже.

В эксперименте в условиях свободного выбора птицами высококремнистых цеолитсодержащих минеральных комплексов из шести месторождений было установлено, что объем потребления птицами природных минералов зависит от конкретного месторождения; наибольшее предпочтение куры-несушки отдавали лишь минералам двух месторождений из шести.

Сравнительными исследованиями эффективности использования минеральных добавок разных месторождений установлено также, что рост показателя яйценоскости избирателен, он имел место только у тех кур-несушек, которые получали минералы из выбранных ими предпочтительных месторождений. При этом расход кормов на производство продукции у таких кур был ниже, чем при кормлении без добавок, на 11,1%. Одновременно установлено, что у кур-несушек, использовавших такие минеральные добавки, масса яйца была достоверно выше на 2,9–6,1%, снижался бой скорлупы на 4,9–13,6% по сравнению с продукцией птиц, лишенных таких добавок; кроме того, минеральные добавки способствовали повышению оплодотворяемости и выводимости цыплят до 2,8%.

Достоверно установлено также, что внедрение в технологию выращивания кур-несушек (в условиях птицефабрик) природных высококремнистых цеолитсодержащих минералов в качестве составной части рациона (5–6%) повышает коэффициенты переваримости органических веществ на 3,0–6,2%; протеина — на 4,0–17,2%; жира — на 4,0–15,9%; безазотистых экстрактивных веществ — на 0,2–5,6%; клетчатки — на 13,2–24,0%. Достоверно повышается и усвояемость азота на 4,7–15,7%.

Разработанная Ланцевой модель механизма действия высококремнистых цеолитсодержащих гастролитов в организме сельскохозяйственных птиц подтвердила идеи Бгатова. Введенные в рацион птиц цеолитсодержащие минеральные добавки в результате механического истирания

и химических реакций в пищеварительном тракте испытывают сложные химические и физические преобразования — происходят изменения в их составе на «выходе» по отношению к «входу» при одновременном формировании новых соединений. Развивается активный ионный обмен в системе «биологический электролит — гастролиты», цеолитсодержащие гастролиты захватывают одни элементы, теряя другие, тем самым оптимизируя общий метаболизм в организме.

В другой работе Ланцевой, выполненной совместно с К. Я. Мотовиловым (2003), сделан вывод о том, что включение в рацион кур-несушек диатомита (высококремнистая порода, состоящая из опаловидного оксида кремния) в количестве 5% от основного рациона снижает процент боя яиц в два раза и увеличивает вывод цыплят на 5%. А при потреблении курами яичных пород песка из гранита борокского месторождения наблюдается утолщение скорлупы яиц, что способствует сохранению их целостности.

Теперь снова обратимся к выявленному Бгатовым с коллегами факту повышения перевариваемости основных компонентов корма в присутствии кварца и других кремнеоксидных минералов. Стоит отметить, что в опытах с бройлерами, неоднократно проводившимися разными исследователями, факт повышения перевариваемости компонентов корма в присутствии кремниевых гастролитов подтверждается не столь однозначно. Так, например, нигерийские ученые в опытах с гранитной крошкой на 270 бройлерах показали, что 10,0 г гранитного песка на птицу повышает эффективность усвоения питательных веществ (Idachaba et al. 2013), в то время как исследователи из Турции (Garipoglu et al. 2006), которые в течение 42 дней кормили две группы бройлеров (по 24 птицы) одинаковым стандартным кормом при свободном доступе к гранитной крошке, не выявили достоверного увеличения ежедневного привеса, как и конечного веса птиц. Вместе с тем турецкие исследователи отметили,

что минеральная добавка давала чуть меньшее потребление кормов, следовательно — чуть меньшее потребление белка и энергии. При этом общие биофизические показатели мяса птиц были лучше в опытной группе.

Факт неравномерного интереса птиц к гастролитам указывает на способность их контролировать какие-то физиологические процессы, причинно связанные с литофагией. В то же время равнозначные привесы птиц в опытной и контрольной группах не подтверждают достоверность «мельничной» функции гастролитов или указывают на то, что такая функция если и имеет значение для птиц, то второстепенное.

В опыте Бгатова, как и в многочисленных экспериментах Ланцевой, «мельничная» функция также не подтверждается, поскольку разные минеральные виды гастролитов, в том числе имеющие одинаковые показатели крепости, оказывают существенно различное влияние на перевариваемость разных компонентов пищи. Поскольку гастролиты все же способны влиять на перевариваемость каких-то компонентов корма, то данный факт можно объяснить участием кремнеоксидных минералов в реакциях ферментного гидролиза.

Эффект усиления активности ряда ферментов в присутствии глинистого минерала каолинита ученые заметили еще в 1950-х гг. (Тривен 1983). С тех пор метод активации ферментов путем их иммобилизации на различных минеральных матрицах не только многократно подтвержден экспериментально, но и нашел широкое распространение в промышленных биотехнологиях. В качестве типичного примера подобных экспериментов можно привести опыт на фистульных петухах (Калюжнов и др. 1988), в котором установлено достоверное повышение ферментативной активности липазы и пепсина в желудке птиц в присутствии цеолитов. В России в конце 1990-х гг. при откорме птиц и скота экспериментировали с природными опалитами (Макаридзе 1986), а также с палыгорскитами (водный магнезиальный силикат из группы серпентина) (Ташенов и др. 1997).

Опыты показали высокую однотипную с цеолитами и смектитами биологическую активность в части усиления переваривания в организме животных основных компонентов корма за счет сорбирования и пролонгации действия пищеварительных ферментов. Эти факты указывают на то, что не только все разновидности глинистых минералов и цеолитов при попадании в желудочно-кишечный тракт способны повышать эффективность переваривания кормов, аналогичной способностью наделены все кремнеоксидные минералы, особенно при их активном разрушении в мускульном желудке. При таком воздействии резко возрастает совокупная поглощающая ферменты поверхность аморфного кремнезема и других типов минеральных сорбентов на частицах минералов.

В последние десятилетия активно обсуждается причина потребления некоторыми птицами, обитателями тропических лесов Южной Америки, особенно попугаями, глинистых пород вместо гастролитов песчаной и более крупной фракций (Lee et al. 2010). Аналогичные наблюдения отмечены в Африке в отношении голубей (*Columba arquatrix*) (Downs 2006). С позиций кремнегелевой регуляции минерального и общего обмена веществ принципиальной разницы между кварцевыми песками и «кремнеоксидными» суглинками, которые широко потребляют попугаи в Южной Америке, или глинами, которые потребляют некоторые птицы в Африке, не существует. При этом отпадает необходимость обоснования каких-либо новых идей относительно причин поглощения птицами глин, в том числе таких, как сорбирование глинами токсичных веществ, содержащихся в растительных кормах (Gilardi et al. 1999).

Согласно данным В. Г. Телепнева (Телепнев 1975; 1988), в ряде мест заболоченной южносибирской тайги, где нет ни песка, ни гальки, гастролитов в желудках глухарей (*Tetrao urogallus*) может не быть длительное время. На представительной выборке «безгастролитных» птиц выявлены угне-

тенность популяции и физиологические отклонения в морфологии органов: уменьшение размеров сердца, клюва, увеличение размеров желудка и длины кишечника с хорошо развитой слепой кишкой. Выявленные Телепневым факты не опровергают и не поддерживают гипотезу Бгатова, как, впрочем, и «мельничную» гипотезу. Мы не исключаем, что птицы могут частично приспособиться к существованию без гастролитов. В отношении эффективности переваривания корма при таком существовании наиболее вероятной физиологической реакцией должно быть увеличение длины кишок с развитием слепых отделов, что, собственно, и наблюдается. Что же касается вопроса регуляции состава биологического электролита с помощью кремнеоксидных гелей, то данная проблема решается, скорее всего, не на постоянной основе, а путем периодических (возможно, даже раз в год) откочевок птиц в места, где они могут найти полноценные минеральные регуляторы в виде глин или песков.

Судя по данным литературных источников, такие кочевки действительно наблюдаются. Так, в некоторых районах Западной Сибири кварцевые пески встречаются по берегам лишь некоторых рек, и перекочевки сюда глухарей носят массовый характер (Велижанин 1968; Назаров и др. 1975). Особенно известны в этом отношении реки Васюган, Тым, Кеть, Таз, Полуй, Надым и Пур. Такие же перемещения известны и для Восточной Сибири, например на р. Курейка. В бассейне р. Турухан в 1959 г. перекочевки глухарей на запад наблюдались в конце лета, причем птицы летели стаями на большой для них высоте (Назаров и др. 1975). Судя по публикации А. М. Хохлова (1969) по Завидовскому охотничьему хозяйству в Подмосковье, аналогичные явления характерны и для ряда местностей в пределах Русской равнины.

Встречаемость гастролитов по сезонам года может существенно различаться у разных видов птиц, а также у представителей одного вида в зависимости от местообитания. Так, в пределах Кольского п-ова как рав-

нинные, так и горные популяции куропатки белой (*Lagopus lagopus*) из-за глубокого снега часто испытывают нехватку гастролитов в конце зимы. Число камешков в желудках птиц возрастает только к апрелю, неуклонно увеличиваясь вплоть до июля (Семёнов-Тян-Шанский 1959). В Тиманской же тундре в марте-апреле желудки куропаток всегда содержали гастролиты, тогда как летом это наблюдалось лишь в 16–20% случаев (Михеев 1948). В тундре и лесотундре Восточной Сибири в марте-апреле гастролиты обнаруживались у 90% этих птиц (Перфильев 1975).

Приведенная информация свидетельствует о том, что количество гастролитов в желудках птиц зависит от многих средовых факторов. Среди постоянно действующих таких факторов — геологическое строение основания ландшафта и зависимый от этого химический состав почв конкретного региона (что отражается на химизме кормов), среди временно действующих — годовые особенности появления и схода снега, глубина снежного покрова, характер и интенсивность дождей в летний период (наличие снега отражается на возможности сбора гастролитов, дожди влияют на химический состав растительности, поскольку вода легко вымывает из почв, да и из растительности существенную часть биофильных элементов). Стоит отметить, что максимум проявления литофагии у попугаев в Южной Америке коррелирует с территориями, где выпадает максимум дождей и распространены молодые вулканические горные породы (Lee et al. 2010).

Несомненно, постоянно действующие факторы, прежде всего геологические, определяют общий характер литофагии у птиц, постоянно обитающих на той или иной территории. Временно действующие факторы могут менять лишь степень выраженности литофагии от сезона к сезону.

Анализ литературных данных по годовой динамике численности гастролитов в желудках разных видов птиц свидетельствует о том, что годовые максимумы и минимумы приходятся на главные сезонные перестройки диеты конкретных видов. При этом

минимум гастролитов обычно наблюдается весной, а максимум — осенью. В самом общем виде этот факт вполне объясним тем, что весной, в преддверии бурного обновления и роста всего живого, минеральные вещества всегда в дефиците, и перед птицами в наибольшей мере стоит задача обеспечения дополнительными источниками дефицитных химических элементов. В данном случае особым спросом у птиц должны пользоваться такие минералы, как биогенный арагонит или кальциты в качестве источников дефицитного кальция. Именно эту идею высказывали некоторые исследователи (Lee et al. 2004; Spragens et al. 2013). Однако попытки доказать факт предпочтения обломков ракушек при выборе гастролитов дикими гусями в весенний период на песчаном пляже одной из бухт в Калифорнии ожидаемого результата не дали (Spragens et al. 2013). Также отсутствуют сведения о том, чтобы кто-то отмечал в желудках птиц весной преобладание биогенных или литогенных форм кальцита. Между тем скопления ракушняков на морских и озерных побережьях широко распространены. Все эти факты не подтверждают связь литофагии со стремлением найти источники дефицитного кальция.

Следует заметить, что предположение о поиске птицами обогащенных кальцием минеральных веществ имеет предпосылки. Повышенный процент биогенного арагонита в составе гастролитов иногда регистрируется при осмотре содержимого мускульных желудков птиц. В двух из 96 изученных нами желудков диких водоплавающих птиц содержание биогенного арагонита было в одном 40, а во втором — 45 массовых %. Оба желудка принадлежали чернетям хохлатым. В остальных пробах гастролитов масса биогенных карбонатов кальция и кальцита нигде не превышала 1%. Высокий процент биогенного карбоната у уток этого вида связан с особенностями их питания водными моллюсками. Столь много арагонита может попасть в желудок только попутно, при проглатывании специфической пищи, в данном случае — живых моллюсков вместе с их экзоскелетом. Аналогичные ситуации

могут возникать и у куриных, когда они активно питаются лесными моллюсками. Эти факты подчеркивают мысль о том, что высокие содержания карбонатов кальция в составе гастролитов обусловлены особенностями питания птиц, а не способностью их идентифицировать минералы с высоким содержанием дефицитного кальция.

Вероятнее всего, инстинкт поиска потенциальных гастролитов работает по принципу: «хватать то, что ярче блестит». На это, собственно, указывает широко известный факт, что врановые птицы тащат в гнездо любые блестящие предметы. Впрочем, не только блеск привлекает птиц при выборе объектов для заглатывания: похоже, что определенное значение имеют их форма и цвет. Замечено, что в желудках водоплавающих птиц часто попадаются шарики свинцовой дроби. Прежде чем дробь проглотить, необходимо сначала ее отыскать среди массы песка. Цветовые предпочтения просматриваются в том, что птицы часто проглатывают обломки цветных пластмасс. В некоторых местах, например на островах атолла Мидвей в Тихом океане, это становится даже причиной массовой гибели птиц (Пластмассовый мир... 2022).

Кремнеоксидные сорбенты, действующие в основном как очистители организма от избыточных или отработавших свой ресурс элементов или устойчивых их соединений, изменивших какие-то важные свои физико-химические характеристики, накопившихся в организме в результате превышения возможностей системы выделения, согласно логике, максимально нужны именно осенью. Только после активного накопления жирового запаса с интенсивной «прокачкой» через организм больших доз химических элементов в составе пищи наиболее вероятны трудности с очищением организма от излишков химических веществ. В таких случаях кремнеоксидные регуляторы должны быть наиболее востребованы.

Особый случай в отношении оценки роли гастролитов просматривается у водоплавающих птиц, в питании которых большую роль играют пресноводная рас-

тельность или морская рыба. Химический состав пресноводной растительности, как известно, существенно отличается от состава наземных растений, в частности она обогащена натрием. Проблема вывода избытка натрия, калия и хлора в организме птиц и других клоачных животных широко известна. Наиболее эффективно в ходе биологической эволюции она решена у морских видов птиц, земноводных и рептилий, которые имеют специальные физиологические приспособления в виде солевых желез. У морских птиц солевые железы располагаются в голове с протоком в носовую полость и предназначены для вывода из организма концентрированного раствора хлористого натрия. Факт присутствия обычных гастролитов в желудках типичных рыбоядных морских птиц, таких, например, как пингвины (Beaune et al. 2009), может указывать на то, что солевые железы не решают проблему вывода всех излишних веществ. Эту проблему, вероятнее всего, помогают решать гастролиты.

Стоит отметить, что главным кандидатом в ряду излишних химических элементов в пищеварительном электролите птиц, если судить по результатам эксперимента Бгатова, является фосфор. Во-первых, потому, что этот элемент наиболее активно выводится в составе птичьих экскрементов при использовании кремнеоксидных гастролитов, а во-вторых, потому, что фосфор благодаря своим химическим свойствам может связывать многие ионы, а также образовывать устойчивые буферные системы, способные удерживать в электролите определенные уровни pH, преимущественно в области слабокислых показателей. Не исключено, что проблема регуляции pH в организме птиц может оказаться одной из определяющих в ряду причин использования гастролитно-кремнегелевых способов подстройки гомеостаза у клоачных животных. Во всяком случае, согласно данным Ланцевой (Ланцева 2009), при нарастающем защелачивании корма высококремниевые минеральные добавки ограничивают повышение щелочного резерва крови птиц,

стабилизируя его, способствуя сохранению постоянства внутренней среды организма.

Прежде чем подвести итог в отношении функций гастролитов, необходимо оценить еще один пласт фактов, собранных рядом исследователей из числа сторонников «мельничной» функции гастролитов. Это фактические данные, собранные в отношении разных видов птиц, указывающие на то, что максимум количества гастролитов приходится на осенний период годового цикла. Исследователи данные факты объясняют одинаково — появлением в рационе жестких компонентов корма, требующих усиления возможностей их размельчения в мускульном желудке.

В данном контексте можно отметить работу, в которой анализируется годовая динамика массы гастролитов у тетеревиных птиц в Центральной Сибири (Савченко и др. 2009). Наименьшее число гастролитов у всех тетеревиных отмечено в августе, что авторы связывают с питанием птиц ягодами и семенами, косточки которых якобы участвуют в перетирании пищи. Возрастает масса гастролитов осенью, достигая максимума в ноябре, в период перехода птиц на питание более грубыми зимними кормами. К весне масса гастролитов снижается, достигая минимума в апреле-мае.

Аналогичная закономерность просматривается в работе чилийских ученых, собравших материал по гастролитам зонотрихий рыжегрудых (Lopez-Calleja et al. 2000). Максимум гастролитов у этих птиц совпадает с началом созревания зерновых культур, а к моменту их массового созревания количество гастролитов начинает снижаться.

Приведенные выше факты не дают оснований объяснять их только с позиции «мельничной» гипотезы, функция очищения организма птиц в конце лета от минеральных излишков с помощью кремнегелевых сорбентов объясняет их не хуже.

Завершая разбор опубликованной информации о функциях гастролитов в желудках у птиц, отметим еще одну побочную функцию гастролитов — «очистительную», которая очевидно проявилась пока только у одомашненных страусов. Эти птицы без до-

ступа к камням умирают от запоров (Wings 2007). Если учесть, что в желудке этих птиц постоянно находится более килограмма «камней» и столько же их в аномально длинном кишечнике, то можно предположить, что при отсутствии столь весомой каменной добавки система эвакуации пищевого комка вынуждена работать в существенно иных условиях. Резкая физиологическая разбалансировка в системе эвакуации пищи вполне может стать причиной гибели птиц.

Заключение

После обработки 96 желудков водоплавающих птиц семейства утиных установлено, что главным минералом в составе гастролитов является кварц, состоящий из оксида кремния. Среди других минералов чаще преобладают алюмосиликаты, которые в значительной мере состоят из оксида кремния. Существенно реже в составе гастролитов встречаются примеси карбонатов кальция, рудных и других разновидностей минералов.

Главная причина заглатывания птицами минеральных зерен обусловлена инстинктивным способом корректировки химического состава пищеварительного электролита с целью освобождения его от избыточных элементов. Не исключено, что такая регуляция состава электролита во многом связана с поддержанием уровня рН в пищеварительном тракте, обеспечивая тем самым оптимальные условия для протекания биохимических и микробиологических процессов.

В результате механического взаимодействия гастролитов в желудке формируются крошки из кварца и кремнийсодержащих минералов. Из крошек в нейтральной и слабощелочной среде кишечника образуются кремнеоксидные гели, которые способствуют выводу избыточных элементов из организма. «Гастролитный» компонент гомеостаза, похоже, характерен в основном для клоачных животных, имеющих менее совершенную систему выделения, чем у плацентарных млекопитающих.

Сходный способ регуляции гомеостаза с помощью минеральных сорбентов, состоящих преимущественно из глинистых

минералов, отмечен также у наземных млекопитающих. Данное явление, наиболее известное в науке под терминами «липтофагия» или «геофагия», характерно для некоторых регионов мира в отношении растительноядных животных и медведей (Panichev et al. 2016; Seryodkin et al. 2016).

Второй, имеющей лишь подчиненное значение, функцией гастролитов является пролонгация, а возможно, и активация ферментных реакций гидролиза различных компонентов корма. При этом аморфные оболочки кварцевых зерен работают как сорбенты-пролонгаторы для пищеварительных ферментов. Эта функция возникла как побочная, поэтому присутствует не всегда и не у всех видов птиц в одинаковой мере. На это указывает факт существенного различия степени перевариваемости компонентов корма у разных видов птиц вплоть до почти полного отсутствия эффекта.

Вероятно, к побочным функциям относятся «очистительная» и «мельничная», возникшие, вероятнее всего, по факту появления в мускульном желудке минеральных зерен. Для каких-то видов эти функции, вероятно, могут иметь определенное значение, для других нет. Для оценки других побочных функций гастролитов у птиц пока не накоплено достаточно данных. По этой же причине пока рано оценивать роль гастролитов у рептилий и ластоногих.

Дальнейшее углубление научных знаний в области закономерностей взаимодействия организмов с минералами представляется перспективным, способным привести к важным открытиям, которые найдут применение не только в сельскохозяйственной отрасли экономики, но и в медицине.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сборщикам фактического материала В. Н. Бочарникову и И. Ю. Чекрьжову, а также Т. А. Подчасовой, взявшей на себя труд определения минерального состава и ряда характеристик гастролитов. Особый повод с благодарностью вспомнить за предоставленный материал нашего коллегу по лаборатории — **Д. Г. Пикунова**.

Литература

- Абрамов, А. А. (1984) *Флотационные методы обогащения*. М.: Недра, 383 с.
- Айлер, Р. К. (1982) *Химия кремнезема: растворимость, полимеризация, коллоидные и поверхностные свойства, биохимия*. Ч. 1. М.: Мир, 416 с.
- Алфераки, С. Н. (1904) *Гуси России*. М.: Типо-литография Товарищества И. Н. Кушнерев и К°, 189 с.
- Бианки, В. В., Бойко, Н. С., Харитоновна, И. А. (2004) Виды рода *Mergus* в Кандалакшском заливе Белого моря. *Казарка: Бюллетень рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии*, № 10, с. 339–346.
- Бгатов, В. И., Мотовилов, К. Я., Speziлова, М. А. (1987) Функции природных минералов в обменных процессах сельскохозяйственной птицы. *Сельскохозяйственная биология*, № 7, с. 98–102.
- Велижанин, А. Г. (1968) Об отлове глухарей на песках в Томской области. В кн.: *Ресурсы тетеревиных птиц в СССР: Географическое распространение, экологические особенности населения, использование и восстановление запасов: Материалы совещания 2–4 апреля 1968 г.* М.: Наука, с. 6.
- Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:1 000 000 (третье поколение). Серия Дальневосточная. Лист L-(52), 53; (K-52, 53) — оз. Ханка.* (2011) СПб.: Картографическая фабрика ВСЕГЕИ, 684 с.
- Исаков, Ю. А., Птушенко, Е. С. (1952) Отряд гусеобразные. В кн.: Г. П. Дементьев, Н. А. Гладков, Е. С. Птушенко и др. (ред.). *Птицы Советского Союза: в 6 т. Т. 4.* М.: Советская Наука, с. 247–635.
- Калюжнов, В. Т., Злобина, И. Е., Никулина, П. Г. (1988) Физиологическое обоснование включения цеолитов в рацион птиц. В кн.: *Использование цеолитов Сибири и Дальнего Востока в сельском хозяйстве*. Новосибирск: СО ВАСХНИЛ, с. 15–20.
- Ланцева, Н. Н. (2009) *Экспериментальное обоснование системы использования природных минералов-кюдюритов в кормлении сельскохозяйственной птицы. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук*. Новосибирск, Алтайский государственный аграрный университет, 41 с.
- Ланцева, Н. Н., Мотовилов, К. Я. (2003) Влияние различных высококремнистых добавок на качество птицеводческой продукции. *Успехи современного естествознания*, № 8, с. 21–24.
- Лебединский, В. И. (1978) *В удивительном мире камня*. М.: Недра, 118 с.
- Макаридзе, Н. Г. (1986) Адсорбционная способность цеолитов к некоторым протеолитическим ферментам. *Сообщения Академии наук Грузинской ССР*, т. 122, № 3, с. 621–623.
- Михеев, А. В. (1948) *Белая куропатка*. М.: Изд-во Главного управления по заповедникам при Совете министров РСФСР, 180 с.
- Назаров, А. А., Шубникова, О. Н., Кириков, С. В. (1975) Северная тайга. В кн.: *Тетеревиные птицы*. М.: Наука, с. 31–40.
- Наумов, Н. П., Карташев, Н. Н. (1979) *Зоология позвоночных. Ч. 2. Пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие*. М.: Высшая школа, 272 с.
- Нечаев, В. А. (1991) *Птицы острова Сахалин*. Владивосток: ДВО АН СССР, 748 с.
- Перфильев, В. И. (1975) Якутия. В кн.: *Тетеревиные птицы*. М.: Наука, с. 113–135.
- Пластмассовый мир победил... (2009) *Livejournal*. [Электронный ресурс]. URL: <http://lev-evgenevi4.livejournal.com/135711.html> (дата обращения 06.05.2022).
- Розенфельд, С. Б. (2009) *Питание казарок и гусей в Российской Арктике*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 236 с.
- Савченко, И. А., Савченко, А. П., Кизилова, Н. А. (2009) Значение гастролитов в жизни тетеревиных птиц Центральной Сибири. *Вестник КрасГАУ*, № 11 (38), с. 112–117.
- Семёнов-Тян-Шанский, О. И. (1959) Данные по биологии и охоте на боровую дичь на севере Европейской части СССР. В кн.: *Орнитология. Т. 2.* М.: Наука, с. 104–108.
- Сотников, В. Н. (1999) *Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Т. 1. Неворобьиные. Ч. 1.* Киров: Триада-С, 432 с.
- Ташенов, К., Иргалиева, Л. А., Базаралдина, Ж. К. (1997) Влияние палыгорскита на пищеварительные процессы у овец. В кн.: *Материалы международной научно-практической конференции «Природные минералы на службе человека (Минеральная среда и жизнь)»*. Новосибирск: б. и., с. 146.
- Телепнев, В. Г. (1975) Значение гастролитов в перемещениях южносибирского глухаря. В кн.: *Материалы Всесоюзной конференции по миграции птиц. Ч. 1.* М.: б. и., с. 251–254.
- Телепнев, В. Г. (1988) *Экологические особенности глухаря в равнинной тайге Западной Сибири. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Новосибирск, Сибирское отделение Биологического института АН СССР, 23 с.

- Тривен, М. (1983) *Иммобилизованные ферменты*. М.: Мир, 211 с.
- Хохлов, А. М. (1969) Устройство искусственных галечников для боровой дичи. В кн.: *Труды Завидовского заповедно-охотничьего хозяйства*. Вып. 1. М.: Воениздат, с. 291–297.
- Шмальгаузен, И. И. (1947) *Основы сравнительной анатомии позвоночных животных*. М.: Советская наука, 540 с.
- Beaune, D., Le Bohec, C., Lucas, F. et al. (2009) Stomach stones in king penguin chicks. *Polar Biology*, vol. 32, no. 4, pp. 593–597. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0558-1>
- Bialas, T., Hell, P., Slamecka, J. (1995) Gastrolity v zaludkoch bazantov a jarabic. *Folia venatoria*, vol. 25, pp. 209–213.
- Bialas, T., Hell, P., Slamecka, J. (1996) Untersuchung von Magensteinen bei Fasanen und Rebhühnern. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, vol. 42, no. 1, pp. 36–40.
- Delany, M. F., Woodward, A. R., Kochel, I. H. (1988) Nuisance alligator food habits in Florida. *Florida Field Naturalist*, vol. 16, no. 4, pp. 90–96.
- Dennert, C. (2001) *Ernährung von Landschildkröten*. Münster: Natur und Tier Verlag, 144 p.
- Downs, C. T. (2006) Geophagy in the African olive pigeon *Columba arquatrix*. *Ostrich*, vol. 77, no. 1–2, pp. 40–44. <https://doi.org/10.2989/00306520609485506>
- Fox, N. (1995) *Understanding the bird of prey*. Surrey: Hancock House, 375 p.
- Garipoglu, A. V., Erener, G., Ocak, N. (2006) Voluntary intake of insoluble granite-grit offered in free choice by broilers: Its effect on their digestive tract traits and performances. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, vol. 19, no. 4, pp. 549–553. <https://doi.org/10.5713/ajas.2006.549>
- Gilardi, J. D., Duffey, S. S., Munn, C. A., Tell, L. (1999) Biochemical functions of geophagy in parrots: Detoxification of dietary toxins and cytoprotective effects. *Journal of Chemical Ecology*, vol. 25, no. 4, pp. 897–922. <https://doi.org/10.1023/A:1020857120217>
- Idachaba, C. U., Abeke, F. O., Olugbemi, T. S., Ademu, L. A. (2013) Influence of granite-grit on nutrient digestibility and haematological parameters of broiler chickens fed rice offal based diets. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, vol. 16, no. 19, pp. 1061–1064. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2013.1061.1064>
- Lee, A. T. K., Kumar, S., Brightsmith, D. J., Marsden, S. J. (2010) Parrot claylick distribution in South America: Do patterns of “where” help answer the question “why”? *Ecography*, vol. 33, no. 3, pp. 503–513. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05878.x>
- Lee, D. E., Hamman, M. G., Black, J. M. (2004) Grit-site selection of black brant: Particle size or calcium content? *Wilson Bulletin*, vol. 116, no. 4, pp. 304–313. <https://doi.org/10.1676/04-058>
- Lopez-Calleja, M. V., Soto-Gamboa, A., Rezende, E. L. (2000) The role of gastrolites on feeding behavior and digestive efficiency in the rufous-collared sparrow. *The Condor*, vol. 102, no. 2, pp. 465–469. [https://doi.org/10.1650/0010-5422\(2000\)102\[0465:TROGOF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1650/0010-5422(2000)102[0465:TROGOF]2.0.CO;2)
- Medem, F. J. (1958) The crocodylian genus *Paleosuchus*. *Fieldiana Zoology*, vol. 39, no. 21, pp. 227–247.
- Nestler, R. B. (1946) Mechanical value of grit for bobwhite quail. *The Journal of Wildlife Management*, vol. 10, no. 2, pp. 137–142.
- Norman, F. I., Brown, R. S. (1985) Gizzard grit in some Australian waterfowl. *Wildfowl*, vol. 36, pp. 77–80.
- Panichev, A. A., Popov, V. K., Chekryzhov, I. Yu. et al. (2016) Rare earth elements upon assessment of reasons of the geophagy in Sikhote-Alin region (Russian Federation), Africa and other world regions. *Environmental Geochemistry and Health*, vol. 38, no. 6, pp. 1255–1270. <https://doi.org/10.1007/s10653-015-9788-7>
- Seryodkin, I. V., Panichev, A. M., Slaght, J. C. (2016) Geophagy by brown bears in the Russian Far East. *Ursus*, vol. 27, no. 1, pp. 11–17. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-15-00014.1>
- Spragens, K. A., Bjerre, E. R., Black, J. M. (2013). Black brant *Branta bernicla nigricans* grit acquisition at Humboldt Bay, California, USA. *Wildfowl*, no. 3, pp. 104–115.
- Taylor, M. A. (1993) Stomach stones for feeding or buoyancy? The occurrence and function of gastroliths in marine tetrapods. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, vol. 341, no. 1296, pp. 163–175. <https://doi.org/10.1098/RSTB.1993.0100>
- Taylor, M. A. (1994) Stone, bone or blubber? Buoyancy control strategies in aquatic tetrapods. In: L. Maddock, Q. Bone, J. M. V. Rayner (eds.). *Mechanics and physiology of animal swimming*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 151–161.
- Trost, R. E. (1981) Dynamics of grit selection and retention in captive mallards. *The Journal of Wildlife Management*, vol. 45, pp. 64–73.
- Wade, M. (1989) The stance of dinosaurs and the Cossack dancer syndrome. In: D. D. Gillette, M. G. Lockley (eds.). *Dinosaur tracks and traces*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 73–82.
- Walton, K. C. (1984) Stomach stones in meadow pipits *Anthus pratensis*. *Bird Study*, vol. 31, no. 1, pp. 39–42. <https://doi.org/10.1080/00063658409476813>

- Wings, O. (2007) A review of gastrolith function with implications for fossil vertebrates and a revised classification. *Acta Palaeontologica Polonica*, vol. 52, no. 1, pp. 1–16.
- Wings, O., Sander, P. M. (2007) No gastric mill in sauropod dinosaurs: New evidence from analysis of gastrolith mass and function in ostriches. *Proceedings of the Royal Society of London*, vol. 274, no. 1610, pp. 635–640. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3763>

References

- Abramov, A. A. (1984) Flotatsionnye metody obogashcheniya [Flotation enrichment methods]. Moscow: Nedra Publ., 383 p. (In Russian)
- Alferaki, S. N. (1904) *Gusi Rossii [Geese of Russia]*. Moscow: Tipo-litografiya Tovarishchestva I. N. Kushnerev i K° Publ., 189 p. (In Russian)
- Beaune, D., Le Bohec, C., Lucas, F. et al. (2009) Stomach stones in king penguin chicks. *Polar Biology*, vol. 32, no. 4, pp. 593–597. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0558-1> (In English)
- Bialas, T., Hell, P., Slamecka, J. (1995) Gastrolity v zaludkoch bazantov a jarabic. *Folia venatoria*, vol. 25, pp. 209–213. (In Slovak)
- Bialas, T., Hell, P., Slamecka, J. (1996) Untersuchung von Magensteinen bei Fasanen und Rebhühnern. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, vol. 42, no. 1, pp. 36–40. (In German)
- Bianki, V. V., Bojko, N. S., Kharitonova, I. A. (2004) Vidy roda *Mergus* v Kandalakshskom zalive Belogo morya [Species of the genus *Mergus* in the Kandalaksha Bay of the White Sea]. *Kazarka: Byulleten' rabochej gruppy po guseobraznym Severnoj Evrazii*, no. 10, pp. 339–346. (In Russian)
- Bgatov, V. I., Motovilov, K. Ya., Speshilova, M. A. (1987) Funktsii prirodnykh mineralov v obmennykh protsessakh sel'skokhozyajstvennoj ptitsy [Functions of natural minerals in the metabolic processes of poultry]. *Sel'skokhozyajstvennaya biologiya*, no. 7, pp. 98–102. (In Russian)
- Delany, M. F., Woodward, A. R., Kochel, I. H. (1988) Nuisance alligator food habits in Florida. *Florida Field Naturalist*, vol. 16, no. 4, pp. 90–96. (In English)
- Dennert, C. (2001) *Ernährung von Landschildkröten*. Münster: Natur und Tier Verlag, 144 p. (In German)
- Downs, C. T. (2006) Geophagy in the African olive pigeon *Columba arquatrix*. *Ostrich*, vol. 77, no. 1–2, pp. 40–44. <https://doi.org/10.2989/00306520609485506> (In English)
- Fox, N. (1995) *Understanding the bird of prey*. Surrey: Hancock House, 375 p. (In English)
- Garipoglu, A. V., Erener, G., Ocak, N. (2006) Voluntary intake of insoluble granite-grit offered in free choice by broilers: Its effect on their digestive tract traits and performances. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, vol. 19, no. 4, pp. 549–553. <https://doi.org/10.5713/ajas.2006.549> (In English)
- Gilardi, J. D., Duffey, S. S., Munn, C. A., Tell, L. (1999) Biochemical functions of geophagy in parrots: Detoxification of dietary toxins and cytoprotective effects. *Journal of Chemical Ecology*, vol. 25, no. 4, pp. 897–922. <https://doi.org/10.1023/A:1020857120217> (In English)
- Gosudarstvennaya geologicheskaya karta Rossijskoj Federatsii. Masshtab 1:1 000 000 (tret'e pokolenie). Seriya Dal'nevostochnaya. List L-(52), 53; (K-52, 53) — oz. Hanka [State geological map of the Russian Federation. Scale 1:1,000,000 (third generation). Far Eastern series. Sheet L-(52), 53; (K-52, 53) — Khanka lake]. (2011) Saint Petersburg: Kartograficheskaya fabrika VSEGEI Publ., 684 p. (In Russian)
- Idachaba, C. U., Abeke, F. O., Olugbemi, T. S., Ademu, L. A. (2013) Influence of granite-grit on nutrient digestibility and haematological parameters of broiler chickens fed rice offal based diets. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, vol. 16, no. 19, pp. 1061–1064. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2013.1061.1064> (In English)
- Iler, R. K. (1982) *Himiya kremnezema: rastvorimost', polimerizatsiya, kolloidnye i poverkhnostnye svoystva, biokhimiya [Silica chemistry: Solubility, polymerization, colloidal and surface properties, biochemistry]. Pt 1*. Moscow: Mir Publ., 416 p. (In Russian).
- Isakov, Yu. A., Ptushenko, E. S. (1952) Otryad guseobraznye [Order Anseriformes]. In: G. P. Dement'ev, N. A. Gladkov, E. S. Ptushenko et al. (eds.). *Ptitsy Sovetskogo Soyuzo [Birds of the Soviet Union]: In 6 vols. Vol. 4*. Moscow: Sovetskaya Nauka Publ., pp. 247–635. (In Russian)
- Kalyuzhnov, V. T., Zlobina, I. E., Nikulina, P. G. (1988) Fiziologicheskoe obosnovanie vklucheniya tseolitov v ratsion ptits [Physiological rationale for the inclusion of zeolites in the diet of birds]. In: *Ispol'zovanie tseolitov Sibiri i Dal'nego Vostoka v sel'skom khozyajstve [The use of zeolites from Siberia and the Far East in agriculture]*. Novosibirsk: Lenin All-Union Academy of Agricultural Sciences Publ., pp. 15–20. (In Russian)
- Khohlov, A. M. (1969) Ustrojstvo iskusstvennykh galechnikov dlya borovoj dichi [The device of artificial pebbles for upland game]. In: *Trudy Zavidovskogo zapovedno-ohotnich'ego khozyajstva [Proceedings of the Zavidovsky reserve and hunting economy]. Vol. 1*. Moscow: Voenizdat Publ., p. 291–297. (In Russian)

- Lantseva, N. N. (2009) *Eksperimental'noe obosnovanie sistemy ispol'zovaniya prirodnykh mineralov-kudyuritov v kormlenii sel'skokhozyajstvennoj ptitsy [Experimental substantiation of the system of using natural minerals-kudyurites in feeding poultry]. Extended abstract of PhD dissertation (Agriculture)*. Novosibirsk, Altai State Agricultural University, 41 p. (In Russian)
- Lantseva, N. N., Motovilov, K. Ya. (2003) Vliyanie razlichnykh vysokokremnistykh dobavok na kachestvo ptitsevodcheskoj produkcii [The influence of various high-silica additives on the quality of poultry products]. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, no. 8, pp. 21–24. (In Russian)
- Lebedinskij, V. I. (1978) *V udivitel'nom mire kamnya [In the wonderful world of stone]*. Moscow: Nedra Publ., 118 p. (In Russian)
- Lee, A. T. K., Kumar, S., Brightsmith, D. J., Marsden, S. J. (2010) Parrot claylick distribution in South America: Do patterns of “where” help answer the question “why”? *Ecography*, vol. 33, no. 3, pp. 503–513. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05878.x> (In English)
- Lee, D. E., Hamman, M. G., Black, J. M. (2004) Grit-site selection of black brant: Particle size or calcium content? *Wilson Bulletin*, vol. 116, no. 4, pp. 304–313. <https://doi.org/10.1676/04-058> (In English)
- Lopez-Calleja, M. V., Soto-Gamboa, A., Rezende, E. L. (2000) The role of gastrolites on feeding behavior and digestive efficiency in the rufous-collared sparrow. *The Condor*, vol. 102, no. 2, pp. 465–469. [https://doi.org/10.1650/0010-5422\(2000\)102\[0465:TROGOF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1650/0010-5422(2000)102[0465:TROGOF]2.0.CO;2) (In English)
- Makaridze, N. G. (1986) Adsorbtsionnaya sposobnost' tseolitov k nekotorym proteoliticheskim fermentam [Adsorption capacity of zeolites to some proteolytic enzymes]. *Soobshcheniya Akademii nauk Gruzinskoj SSR*, vol. 122, no. 3, pp. 621–623. (In Russian)
- Medem, F. J. (1958) The crocodylian genus *Paleosuchus*. *Fieldiana Zoology*, vol. 39, no. 21, pp. 227–247. (In English)
- Mikheev, A. V. (1948) *Belaya kuropatka [Willow ptarmigan]*. Moscow: Izdatel'stvo Glavnogo upravleniya po zapovednikam pri Sovete ministrov RSFSR Publ., 180 p. (In Russian)
- Naumov, N. P., Kartashev, N. N. (1979) *Zoologiya pozvonochnykh. Ch. 2. Presmykayushchiesya, ptitsy, mlekopitayushchie [Zoology of vertebrates. Pt. 2. Reptiles, birds, mammals]*. Moscow: Vysshaya shkola Publ., 272 p. (In Russian)
- Nazarov, A. A., Shubnikova, O. N., Kirikov, S. V. (1975) Severnaya tajga [The northern taiga]. In: *Teterevinye ptitsy [The grouse birds]*. Moscow: Nauka Publ., pp. 31–40. (In Russian)
- Nechaev, V. A. (1991) *Ptitsy ostrova Sakhalin [Birds of Sakhalin Island]*. Vladivostok: FEB AS USSR Publ., 748 p. (In Russian)
- Nestler, R. B. (1946) Mechanical value of grit for bobwhite quail. *The Journal of Wildlife Management*, vol. 10, no. 2, pp. 137–142. (In English)
- Norman, F. I., Brown, R. S. (1985) Gizzard grit in some Australian waterfowl. *Wildfowl*, vol. 36, pp. 77–80. (In English)
- Panichev, A. A., Popov, V. K., Chekryzhov, I. Yu. et al. (2016) Rare earth elements upon assessment of reasons of the geophagy in Sikhote-Alin region (Russian Federation), Africa and other world regions. *Environmental Geochemistry and Health*, vol. 38, no. 6, pp. 1255–1270. <https://doi.org/10.1007/s10653-015-9788-7> (In English)
- Perfil'ev, V. I. (1975) Yakutiya [Yakutia]. In: *Teterevinye ptitsy [The grouse birds]*. Moscow: Nauka Publ., pp. 113–135. (In Russian)
- Plastmassovyy mir pobedil... [The plastic world has won...]. (2009) *Livejournal*. [Online]. Available at: <http://lev-evgenevi4.livejournal.com/135711.html> (accessed 06.05.2022). (In Russian)
- Rozenfel'd, S. B. (2009) *Pitanie kazarok i gusej v Rossijskoj Arktike [Feeding brantas and geese in the Russian Arctic]*. Moscow: KMK Scientific Press, 236 p. (In Russian)
- Savchenko, I. A., Savchenko, A. P., Kizilova, N. A. (2009) Znachenie gastrolitov v zhizni teterevinykh ptits Tsentral'noj Sibiri [Significance of gastroliths in the life of grouse birds of Central Siberia]. *Vestnik KrasGAU — The Bulletin of KrasGAU*, no. 11 (38), pp. 112–117. (In Russian)
- Semyonov-Tyan-Shanskij, O. I. (1959) Dannye po biologii i okhote na borovuyu dich' na severe Evropejskoj chasti SSSR [Data on biology and hunting for upland game in the north of the European part of the USSR]. In: *Ornitologiya [Ornithology]. Vol. 2*. Moscow: Nauka Publ., pp. 104–108. (In Russian)
- Seryodkin, I. V., Panichev, A. M., Slaght, J. C. (2016) Geophagy by brown bears in the Russian Far East. *Ursus*, vol. 27, no. 1, pp. 11–17. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-15-00014.1> (In English)
- Shmal'gauzen, I. I. (1947) *Osnovy sravnitel'noj anatomii pozvonochnykh zhivotnykh [Fundamentals of comparative anatomy of vertebrates]*. Moscow: Sovetskaya nauka Publ., 540 p. (In Russian)
- Sotnikov, V. N. (1999) *Ptitsy Kirovskoj oblasti i sopredel'nykh territorij. T. 1. Nevorob'inye [Birds of the Kirov region and adjacent territories. Vol. 1. Non-sparrows]. Pt 1*. Kirov: Triada-S Publ., 432 p. (In Russian)
- Spragens, K. A., Bjerre, E. R., Black, J. M. (2013). Black brant *Branta bernicla nigricans* grit acquisition at Humboldt Bay, California, USA. *Wildfowl*, no. 3, pp. 104–115. (In English)

- Tashenov, K., Irgaliev, L. A., Bazaraldina, Zh. K. (1997) Vliyanie palygorskita na pishchevaritel'nye protsessy u ovets [Influence of palygorskite on the digestive processes in sheep]. In: *Materialy mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferentsii "Prirodnye mineraly na sluzhbe cheloveka (Mineral'naya sreda i zhizn)" [Materials of the international scientific-practical conference "Natural minerals in the service of human (Mineral environment and life)"]*. Novosibirsk: s. n., p. 146. (In Russian)
- Taylor, M. A. (1993) Stomach stones for feeding or buoyancy? The occurrence and function of gastroliths in marine tetrapods. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, vol. 341, no. 1296, pp. 163–175. <https://doi.org/10.1098/RSTB.1993.0100> (In English)
- Taylor, M. A. (1994) Stone, bone or blubber? Buoyancy control strategies in aquatic tetrapods. In: L. Maddock, Q. Bone, J. M. V. Rayner (eds.). *Mechanics and physiology of animal swimming*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 151–161. (In English)
- Telepnev, V. G. (1975) Znachenie gastrolitov v peremeshcheniyakh yuzhnosibirskogo glukharya [Significance of gastroliths in the movements of the South Siberian capercaillie]. In: *Materialy Vsesoyuznoj konferentsii po migratsii ptits [Materials of the All-Union conference on bird migration]. Pt. 1*. Moscow: s. n., pp. 251–254. (In Russian)
- Telepnev, V. G. (1988) *Ekologicheskie osobennosti glukharya v ravninnoj tajge Zapadnoj Sibiri [Ecological features of capercaillie in the plain taiga of Western Siberia]. Extended abstract of PhD dissertation (Biology)*. Novosibirsk, Institute of Biology of the Siberian Branch of AS USSR, 23 p. (In Russian)
- Trevan, M. (1983) *Immobilizovannyye fermenty [Immobilized enzymes]*. Moscow: Mir Publ., 211 p. (In Russian)
- Trost, R. E. (1981) Dynamics of grit selection and retention in captive mallards. *The Journal of Wildlife Management*, vol. 45, pp. 64–73. (In English)
- Velizhanin, A. G. (1968) Ob otlove glukharej na peskakh v Tomskoj oblasti [On capercaillie catching on the sands in the Tomsk region]. In: *Resursy teterevinykh ptits v SSSR. Geograficheskoe rasprostranenie, ekologicheskie osobennosti naseleniya, ispol'zovanie i vosstanovlenie zapasov: Materialy soveshchaniya 2–4 aprelya 1968 g. [Resources of grouse birds in the USSR. Geographic distribution, ecological features of the population, use and recovery of stocks: Proceedings of the meeting April 2–4, 1968]*. Moscow: Nauka Publ., p. 6. (In Russian)
- Wade, M. (1989) The stance of dinosaurs and the Cossack dancer syndrome. In: D. D. Gillette, M. G. Lockley (eds.). *Dinosaur tracks and traces*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 73–82. (In English)
- Walton, K. C. (1984) Stomach stones in meadow pipits *Anthus pratensis*. *Bird Study*, vol. 31, no. 1, pp. 39–42. <https://doi.org/10.1080/00063658409476813> (In English)
- Wings, O. (2007) A review of gastrolith function with implications for fossil vertebrates and a revised classification. *Acta Palaeontologica Polonica*, vol. 52, no. 1, pp. 1–16. (In English)
- Wings, O., Sander, P. M. (2007) No gastric mill in sauropod dinosaurs: New evidence from analysis of gastrolith mass and function in ostriches. *Proceedings of the Royal Society of London*, vol. 274, no. 1610, pp. 635–640. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3763> (In English)

Для цитирования: Паничев, А. М., Серёдкин, И. В. (2022) Минеральный состав гастролитов в желудках утиных в Приморском крае и значение кремниевых минералов в физиологии птиц. *Амурский зоологический журнал*, т. XIV, № 3, с. 469–491. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2022-14-3-469-491>

Получена 11 мая 2022; прошла рецензирование 16 августа 2022; принята 1 сентября 2022.

For citation: Panichev, A. M., Seryodkin, I. V. (2022) The mineral composition of gastroliths in the stomachs of Anatidae in Primorsky Region and the importance of silicon minerals in the physiology of birds. *Amurian Zoological Journal*, vol. XIV, no. 3, pp. 469–491. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2022-14-3-469-491>

Received 11 May 2022; reviewed 16 August 2022; accepted 1 September 2022.