

УДК 591.43+577.1:598

АНАТОМІЧНА І МАКРО- МІКРОМОРФОЛОГІЧНА БУДОВА ТРАВНОГО ТРАКТУ КУЛИКІВ ЯК ДАЛЕКИХ МІГРАНТІВ

Харченко Л.П., Ликова І.О.

Харківський національний педагогічний університет імені Г.С. Сковороди

Досліджено анатомічну і макро-мікроскопічну будову травного тракту 16 видів куликів. Установлені особливості будови травного тракту куликів у зв'язку з польотом і далекими міграціями: довжина кишечника в 3,5-4,2 рази перевищує довжину тулубової частини тіла птахів; циклоцельне розташування петель кишечника, що забезпечує компактне розміщення кишечника біля центру маси тіла і сприяє високим аеродинамічним властивостям куликів як далеких мігрантів. Вивчення рельєфу слизової оболонки травного тракту досліджених видів куликів показали, що він має складну архітектоніку: у стравоході – складну гофровану складчасту поверхню; у шлунку – велику кількість вивідних протоків; у кишечнику – пластинчастий рельєф, пластинки якого утворюють складну систему лабіринтів, що збільшує пролонгацію хімусу.

Ключові слова: кулики, далекі мігранти, травний тракт, анатомічна будова, рельєф слизової оболонки.

Anatomic and macro-micromorphologic structure of digestive tract of waders as long-distance migrants. Kharchenko L.P., Lykova I.O. – Anatomic and macro-micromorphologic structure of the digestive tract of 16 species of waders was studied. The features of the structure of the digestive tract of waders in connection with flights and long-distant migrations are determined: the length of the intestine is 3,5-4,2 times as much as the length of the birds' body; loop integral

location of bowel loops provides compact accommodation of the intestine by the center of the mass of the body, thus contributing to the high aerodynamic characteristics of the waders as long-distant migrants. Research of the relief of mucosa of the digestive tract of the studied species of waders has shown that it has a complex architectonics: in the esophagus there is a complex folded corrugated surface; in the stomach there is a large amount of the excretory ducts; in the intestine there is a lamellar relief, the blades of which form a complex system of labyrinths and increase the prolongation of chyme.

Key words: waders, long-distance migrants, digestive tract, anatomic structure, relief of the mucosa.

ВСТУП

Кулики – далекі мігранти, що робить їх чудовим модельним об'єктом для дослідження адаптацій і компенсаторних механізмів, що оптимізують накопичення жирових запасів у передміграційний період та на міграційних зупинках і мінімізують затрати енергії під час перельотів.

Характерною особливістю травного тракту птахів є укорочення кишечника, зумовлене пристосуванням до польоту. Тому для досліджень адаптивних можливостей травної системи птахів під час далеких перельотів ми обрали куликів.

Травна система куликів на сьогоднішній день залишається практично недослідженою. Перші фрагментарні дані про анатомічну будову травної системи птахів цієї групи зустрічаються в роботах Г. Гадова [11], Ф. Гребельса [12], С.А. Бутурліна [3], але вони мають описовий характер. Е.В. Козлова [5] більш детально дослідила і описала анатомічну будову травної системи куликів. На жаль, всі дослідження цього періоду пов'язані з морфометричними показниками відділів травного тракту і не стосуються міграцій.

Наприкінці ХХ ст. з'явилися роботи, присвячені адаптаційним можливостям травної системи куликів, що пов'язані насамперед з далекими трансатлантичними перельотами [15; 13; 14; 10; 16]. Згідно цих досліджень, встановлено, що морфометричні показники органів травлення, таких як шлунок, печінка, кишечник, удосліджених видів куликів залежать від ступеня їх жиронакопичення, стадії міграції і складу кормів на місцях зимівель і гніздування.

На основі огляду літератури щодо морфофункціональної організації травної системи куликів можна стверджувати, що травна система куликів як далеких мігрантів, досліджена фрагментарно на окремих видах і лише на анатомічному рівні, тому більш детальне дослідження травної системи куликів на макро-мікроскопічному та гістологічному рівнях є актуальним і дає можливість виявити адаптаційні механізми птахів до далеких міграцій. Робота, що пропонується, саме і присвячена вищезазначеним проблемам.

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Матеріалом для наших досліджень були травні системи 16 видів куликів: чоботар *Recurvirostra avosetta* (Linnaeus, 1758), кулик-довгоніг *Himantopus himantopus* (Linnaeus, 1758), коловодник лісовий *Tringa ochropus* (Linnaeus,

1758), коловодник болотяний *Tringa glareola* (Linnaeus, 1758), коловодник великий *Tringa nebularia* (Gunnerus, 1767), коловодник чорний *Tringa erythropus* (Pallas, 1764), коловодник ставковий *Tringa stagnatilis* (Bechstein, 1803), коловодник звичайний *Tringa totanus* (Linnaeus, 1758), набережник *Actitis hypoleucos* (Linnaeus, 1758), брижач *Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758), побережник малий *Calidris minuta* (Leisler, 1812), побережник білохвостий *Calidris temminckii* (Leisler, 1812), побережник червоногрудий *Calidris ferruginea* (Pontoppidan, 1763), побережник чорногрудий *Calidris alpina* (Linnaeus, 1758), побережник болотяний *Limicola falcinellus* (Pontoppidan, 1763), баранець звичайний *Gallinago gallinago* (Linnaeus, 1758), зібраних в експедиційних виїздах до Азово-Чорноморського регіону протягом 2011-2013 рр.

Дослідження анатомічної будови травної системи птахів проводили на свіжому або фіксованому матеріалі в 5-6 % нейтральному водному розчині формаліну. Дослідження включали визначення морфометричних показників усіх органів травної системи; дослідження макро- та мікрорельєфу внутрішньої поверхні слизової оболонки травної трубки всіх відділів травного тракту.

Морфометрію відділів травного тракту проводили за допомогою штангенциркуля ГОСТ 166-89 і лінійки ГОСТ 17485-72. Біометричну обробку отриманого матеріалу проводили за методикою Л.В. Давлетової, Л.Т. Капралової, О.Г. Термелевої [3], Є.М. Замосковського [4].

Дослідження мікрорельєфу внутрішньої поверхні відділів травного тракту проводили на фіксованих препаратах з використанням стереоскопічного мікроскопа МБС-10. Фотографування проводили цифровим фотоапаратом «Samsung». Результати обробляли статистично за допомогою персонального комп'ютера з використанням програм Excel і Statistic SF.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Нами досліджено морфометричні показники усіх відділів травного тракту у 16 видів куликів. Установлена залежність морфометричних показників від розмірів і маси тіла птахів. Середня маса травної системи досліджених видів куликів складає 8,97-16,44 % від загальної маси тіла птахів. Найбільша відносна вага травної системи зафіксована у *C. alpina* – 16,44 % від загальної маси тіла, а найменша – у *T. stagnatilis* і *G. gallinago*, що складає відповідно 8,97 % і 9,5 %.

Язик у досліджених видів куликів тонкий, довгий і вузький, має форму глибокого жолобка, виконує функції заковтування корму і переміщення його із глотки до стравоходу. Язик у *H. Himantopus* майже плаский, товстий і короткий, порівняно з іншими досліджуваними видами.

Стравохід. Кулики живляться переважно дрібними безхребетними, тому діаметр просвіту стравоходу у них незначний.

Довжина стравоходу куликів залежить від довжини шиї птахів. Найбільші відносні розміри зафіксовані нами у *H. Himantopus* (18,11 % від загальної довжини травного тракту) і у *Ph. pugnax* (17,10 %). У інших досліджених видів куликів

стравохід складає в середньому 10-15 % відзагальної довжини травного тракту.

Рельєф слизової оболонки стінки стравоходу досліджених птахів має гофровану складчасту поверхню, що зумовлює її здатність до розтягування. Найвність складок є основною особливістю макрорельєфу стравоходу. За структурою складки стравоходу – суцільні, за розташуванням – поздовжні. Форма складок і рельєф слизової оболонки змінюються по довжині стравоходу. Так, у краніальному відділі у *Ph. pugnax*, *T. ochropus*, *T. glareola*, *T. nebularia*, *T. Stagnatilis*, *T. totanus*, *C. minuta*, *C. ferruginea*, *G. gallinago* складки нерозгалужені, округлої або ребристої форми (рис. 1). У *R. avosetta*, *A. hypoleucos*, *C. alpina*, *L. falcinellus* – складки звивисті, округлої форми (рис. 2). Висота складок слизової оболонки стінки стравоходу в краніальному відділі коливається від 0,8 мм (*C. minuta*) до 1,5 мм (*Ph. pugnax*, *T. nebularia*), ширина складок складає в середньому 0,7-1,2 мм.

У середній частині стравоходу звивисті складки зберігають свою форму, тільки звивини мають менш виражений характер. Висота і ширина складок залишаються незмінною порівняно з такими у краніальному відділі.

У *Ph. pugnax* у середній третині стравоходу відмічено волоподібне розширення. Очевидно, це пов'язане з тим, що *Ph. pugnax* використовує в їжу насіння і зерна злакових культур, які затримуються у великій кількості (до 150-180 зерен) в середній частині стравоходу, розтягуючи його стінки. Слизова оболонка стравоходу утворює чисельні складки першого і другого порядку, що зумовлюють розтягування стінок стравоходу, складки стають розгалуженими, розміри їх зменшуються до 1,0-1,2 мм висоту та до 0,8-1,2 мм ширину (рис. 3).



Рис. 1. Складки стравоходу брижача (*Philomachus pugnax* L.), краніальна частина. Макро- мікропрепарат (x28).



Рис. 2. Складки стравоходу чоботаря (*Recurvirostra avosetta* L.), краніальна частина. Макро- мікропрепарат (x28).

У таких видів, як *G. gallinago*, *T. stagnatilis*, *T. glareola*, *T. erythropus*, у каудальному відділі рельєф поверхні складок майже не змінюється, змінюється лише висота (0,5-1,0 мм) і ширина (0,8-1,7 мм) складок, вони стають нижчими і ширшими. У інших видів у каудальному напрямку спостерігається різка зміна форми складок. Так, у *R. avosetta* у каудальному відділі складки набувають прямої видовженої форми, а у *T. nebularia* і *C. ferruginea* – утворюють звивини (рис. 4).

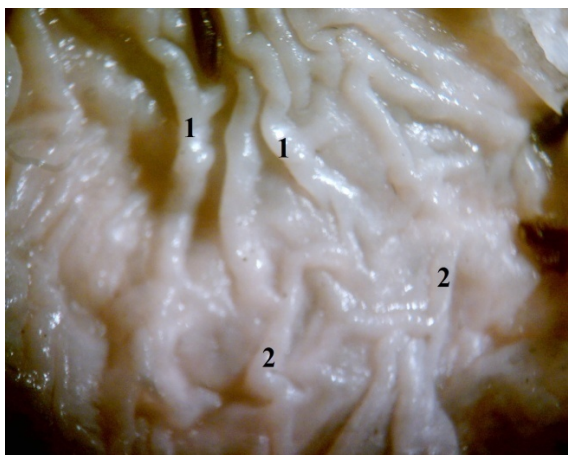


Рис. 3. Складки стравоходу брижача (*Philomachus pugnax* L.), середня третина. Макро- мікропрепарат (x28). 1 – складки першого порядку; 2 – складки другого порядку.



Рис. 4. Складки стравоходу коловодника великого (*Tringa nebularia* Gun.), каудальна частина. Макро- мікропрепарат (x28).

Дослідження поверхні слизової оболонки стравоходу показали, що у куликів спостерігається відносно слабке зроговіння епітелію стравоходу, що компенсується значним розвитком залозистого апарату, секрет якого виконує як функцію змочування їжі, просування її по стравоходу, так і механічного захисту [7]. Рельєф слизової оболонки мінливий, складки можуть змінювати свою форму по довжині стравоходу.

Шлунок у досліджених видів куликів – двокамерний, має залозистий і м'язовий відділи (рис. 5, 6). Середня маса двокамерного шлунка коливається від 0,95 г у *S. minuta* до 12,7 г у *Ph. pugnax*.

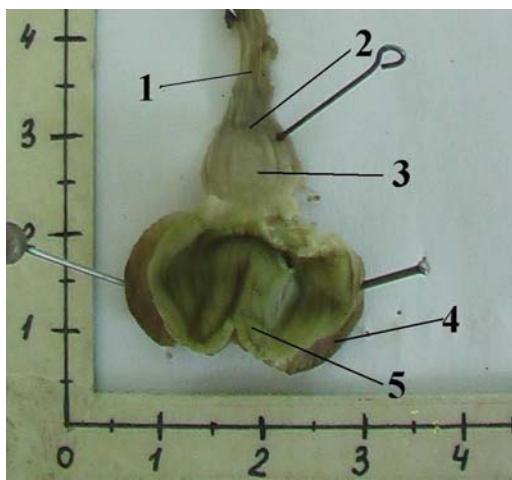


Рис. 5. Шлунок побережника чорногрудого (*Calidris alpina* L.). Макропрепарат. 1 – слизова оболонка стравоходу; 2 – перехідна зона із стравоходу в залозистий шлунок; 3 – залозистий шлунок; 4 – м'язовий шлунок; 5 – кутикула.

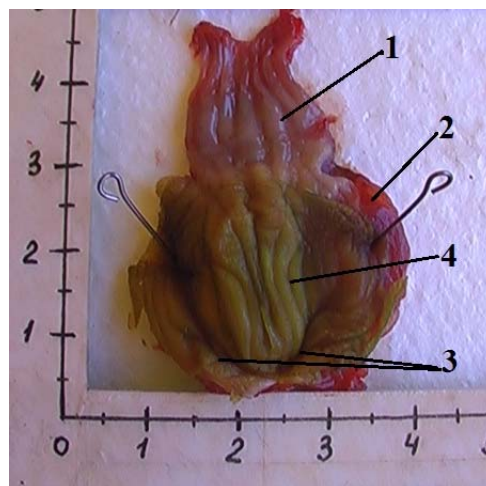


Рис. 6. Шлунок коловодника чорного (*Tringa erythropus* Pallas). Макропрепарат. 1 – залозистий шлунок; 2 – стінки м'язового шлунка; 3 – сліпі мішки; 4 – кутикула.

Залозистий шлунок має веретеноподібну форму і складає 0,1 %-0,5 % від загальної маси тіла птаха, товщина стінки залозистого шлунка – 0,7-2,0 мм. Корм із стравоходу проходить через залозистий шлунок транзитом, майже не затримуючись. Шлунковий сік, який виділяють глибокі складні залози залозистого шлунка, разом із кормом потрапляє в м'язовий шлунок, де відбуваються основні процеси механічної і хімічної обробки корму.

Дослідження слизової оболонки залозистого шлунка куликів показали, що її характерною ознакою є складчастість і наявність отворів вивідних протоків різного діаметра. Діаметр отворів вивідних протоків складає 0,2-0,6 мм, щільність розташування отворів – 4-7 на 1 мм². Навколо отворів вивідних протоків слизова оболонка залозистого шлунка утворює пластинки, форма і висота яких мінлива у різних видів досліджуваних птахів.

За результатами дослідження нами виділені два типи рельєфу слизової оболонки залозистого шлунка: рельєф із вираженими пластинками, що концентрично розташовуються навколо отворів вивідних протоків (*R. avosetta*, *G. gallinago*, *T. nebularia*, *T. erythropus*, *T. ochropus*, *T. glareola*, *T. totanus*), пластинки мають звивини, висота їх складає 0,4-0,6 мм, щільність розташування – 12-15 навколо однієї протоки (рис. 7); рельєф із невираженими пластинками (*C. minuta*, *C. temminckii*, *C. ferruginea*, *C. alpina*, *L. falcinellus*, *H. himantopus*), висота яких – 0,1-0,2 мм, щільність розташування – 6-10 навколо однієї протоки (рис. 8).

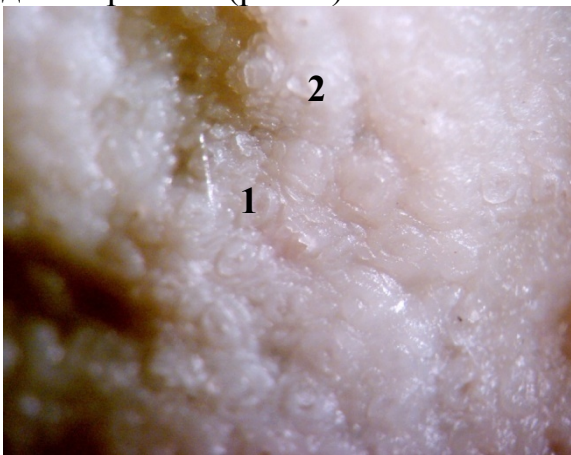


Рис. 7. Рельєф слизової оболонки залозистого шлунка чоботаря (*Recurvirostra avosetta* L.). Макро- мікропрепарат (x28). 1 – отвори вивідних протоків; 2 – складки слизової оболонки.

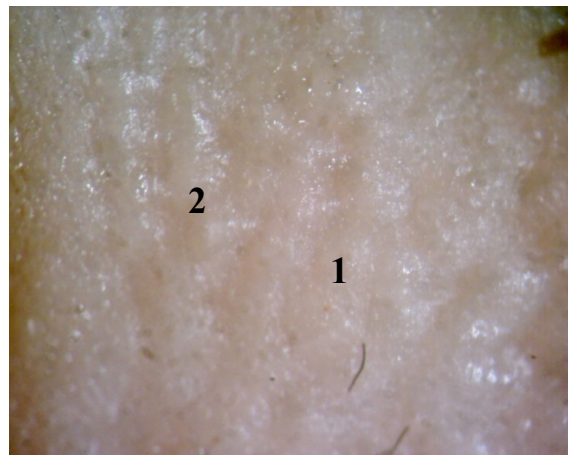


Рис. 8. Рельєф слизової оболонки залозистого шлунка побережника чорногрудого (*Calidris alpina* L.). Макро- мікропрепарат (x56). 1 – отвори вивідних протоків; 2 – складки слизової оболонки.

М'язовий шлунок за формою у всіх досліджених видів птахів еліпсоподібний. Відносна маса м'язового шлунка складає 7,5-10,8 % від загальної маси тіла. Товщина стінок м'язового шлунка складає 4,5 мм (*C. minuta*) – 15 мм (*Ph. pugnax*).

На протилежних боках м'язового шлунка розташовані сліпі мішки (рис. 7). Функція сліпих мішків – накопичення і перемішування корму в замкненому об'ємі м'язового шлунка. Сліпі мішки розвинені нерівномірно – більші розміри має

каудальний сліпий мішок. Рельєф слизової оболонки м'язового шлунка формує поздовжні складки.

Слизова оболонка м'язового шлунка вкрита міцною кутикулою, товщина якої складає 0,2-0,3 мм, оскільки до складу кормів куликів входять ракоподібні, мушлі моллюсків, зерна злаків (рис. 7). У порожнині м'язового шлунка виявлені гастроліти (дрібна галька, пісок). Товсті стінки м'язового шлунка разом із гастролітами та міцною кутикулою забезпечують механічне подрібнення твердих компонентів корму.

При виході із шлунка в дванадцятипалу кишку у всіх досліджених птахів є слизово-м'язова складка. За даними досліджень [9] відсутність сфінктера у більшості птахів забезпечує зворотну перистальтику кишечника, тим самим подовжуючи пролонгацію хімусу із травними ферментами. Виняток складає однокамерний шлунок у рибоїдних птахів, у яких є сфінктер [6].

Кишечник. Результати морфометричних досліджень кишечника куликів дозволяють стверджувати, що для них, як і для більшості птахів, характерний укорочений кишечник.

Довжина кишечника досліджених видів куликів в 2,2-4,8 рази перевищує довжину тулубової частини тіла птахів. Кишечник куликів утворює чотири основні петлі, розташування яких циклоцельне. Перша петля закрита, спіралью закручена, утворена дванадцятипалою кишкою, направлена каудально. Починається низхідною гілкою, закінчується висхідною, між якими розташована підшлункова залоза. Друга петля лівобічна, відкрита, утворена краніальним відділом порожньої кишки і охоплює третю і четверту петлі, які є закритими і утворені каудальною частиною порожньої і клубовою кишками.

Петлі тонкого кишечника підвішені на довгій брижі, що забезпечує вільне положення їх у порожнині тіла, оскільки у проміжку між стінкою порожнини тіла і кишечником розташовані повітряні мішки, а вентрально і каудально – жирова подушка. Пряма і сліпі кишки лежать нижче четвертої петлі у каудальному напрямку.

Циклоцельне розташування петель кишечника в черевній порожнині куликів обумовлює компактність розташування кишечника біля центру маси тіла, що забезпечує аеродинамічність птахів. Наведена вище особливість – важлива для куликів як далеких мігрантів.

Діаметр просвіту кишечника змінюється по довжині травної трубки і досягає найбільшого діаметру в ділянці клубової кишки, найменший діаметр просвіту мають сліпі і пряма кишки.

Тонкий кишечник. Передній відділ тонкого кишечника представлений дванадцятипалою кишкою, відносна довжина якої складає від 11,97 (*T. nebularia*) до 24,15 % (*C. minuta*) від загальної довжини кишечника.

Для всіх досліджених видів птахів характерний пластинчастий рельєф слизової оболонки дванадцятипалої кишки. Пластинки слизової оболонки утворюють складну лабіринтову систему, в порожнинах якої може затримуватися хімус і ферменти (рис. 9).

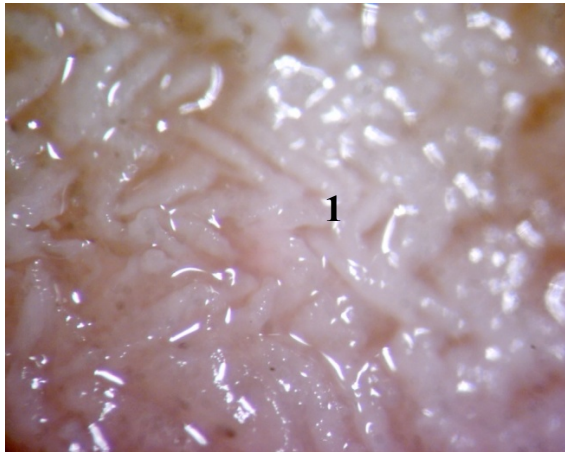


Рис. 9. Макрорельєф слизової оболонки стінки дванадцятипалої кишки чоботаря (*Recurvirostra avosetta* L.). Макро-мікропрепарат (x56). 1 – пластинки слизової оболонки.



Рис. 10. Пластинчастий рельєф слизової оболонки стінки дванадцятипалої кишки коловодника лісового (*Tringa ochropus* L.), краніальний відділ. Макро-мікропрепарат (x28). 1 – пластинки слизової оболонки.

Розташування і форма пластинок у різних видів досліджених куликів дуже варіабельні. Результати досліджень архітектоніки рельєфу дванадцятипалої кишки дозволили виділити три типи пластинчастого рельєфу: 1) пластинки клиноподібної форми із загостреним краєм, ширина пластинок – 0,6-0,8 мм, висота – 0,8-1,1 мм, щільність розташування – 10-12 на 1 мм² (*T. ochropus*, *T. erythropus*, *T. stagnatilis*) (рис. 10); 2) пластинки пірамідальної форми з рівним краєм, ширина пластинок – 0,4-0,5 мм, висота – 0,9-1,2 мм, пластинки щільно прилягають одна до одної (13-15 на 1 мм²), утворюючи суцільний шар (*T. nebularia*, *T. glareola*, *G. gallinago*, *A. hypoleucos*) (рис. 11); 3) пластинки лопатоподібної форми з округлим краєм, що розташовуються під кутом 80⁰-90⁰ одна до одної, утворюючи зигзагоподібні лабіринти, ширина пластинок – 0,9-1,3 мм, висота – 0,6-0,8 мм, щільність розташування – 9-11 на 1 мм² (*C. alpina*, *C. ferruginea*, *C. temminckii*, *C. minuta*, *Ph. pugnax*, *R. avosetta*, *L. falcinellus*) (рис. 12).

У каудальному напрямку слизова оболонка стінки дванадцятипалої кишки зберігає пластинчастий рельєф. Відмічено зміни в рельєфі слизової оболонки дванадцятипалої кишки з першим типом пластинок (*T. ochropus*, *T. erythropus*, *T. stagnatilis*). Уже в середній третині кишки пластинки стають більш округлими, набувають язикоподібної форми, висота пластинок збільшується до 1,1-1,2 мм, ширина пластинок зменшується до 0,5-0,6 мм. Щільність розташування пластинок збільшується до 12-14 на 1 мм².

Пластинки третього типу в каудальному напрямку стають більш загостреними, утворюють вгинання в центральній частині, розташовуються під певними кутами і налягають одна на одну. Висота пластинок зменшується до 0,5-0,6 мм, ширина і щільність розташування не змінюються.

Порожня і клубова кишки складають 69,5-72,3 % від загальної довжини тонкого кишечника. Чітка межа між цими двома відділами відсутня, але ми брали за початок клубової кишки ділянку на 1,0-1,5 см нижче від місця

розташування дивертикулу Меккеля, де діаметр кишки стає помітно більшим. Отже, ми встановили, що відносні розміри порожньої і клубової кишок у різних видів досліджених куликів неоднакові. У *T. ochropus*, *T. erythropus*, *T. stagnatilis*, *T. glareola*, *T. nebularia* більше розвинена порожня кишка, її відносні розміри досягають 52 % від загальної довжини кишечника. Клубова кишка у інших видів складає до 36,5 % від загальної довжини кишечника.

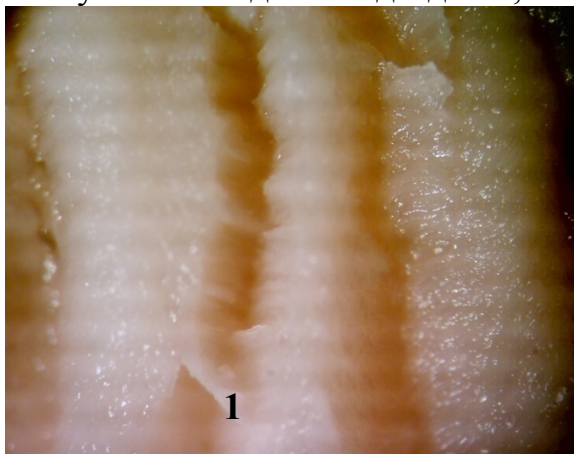


Рис. 11. Пластинчастий рельєф слизової оболонки стінки дванадцятипалої кишки коловодника великого (*Tringa nebularia* Gun.), краніальний відділ. Макро-мікропрепарат (x28). 1 – пластинки слизової оболонки.

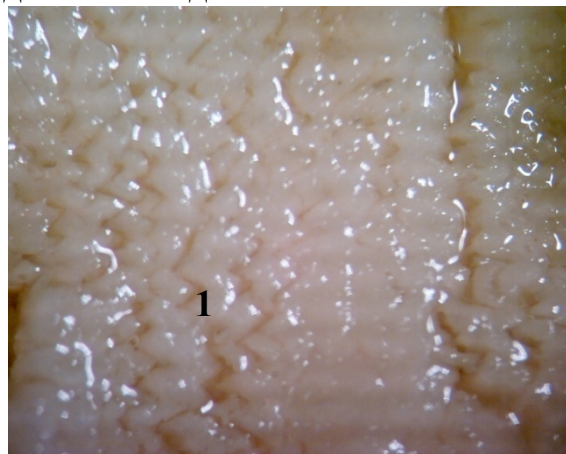


Рис. 12. Пластинчато-лабіринтовий рельєф слизової оболонки стінки дванадцятипалої кишки брижача (*Philomachus pugnax* L.), краніальний відділ. Макро-мікропрепарат (x28). 1 – пластинки слизової оболонки.

Пластинчастий рельєф слизової оболонки зберігається по всій довжині порожньої кишки. Так, у *T. nebularia* і *T. glareola*, *G. gallinago*, *A. hypoleucos* в краніальній частині рельєф слизової оболонки порожньої кишки має пластинки пірамідальної форми, висота пластинок складає 0,9-1,1 мм, ширина пластинок – 0,4-0,5 мм. Пластинки тісно прилягають одна до одної, щільність розташування пластинок – 12-14 на 1 мм² (рис. 13). У каудальній частині порожньої кишки пластинки стають значно меншими по висоті (0,5-0,7 мм) і ширшими (0,6-0,7 мм), щільність розташування пластинок зменшується до 9-10 на 1 мм².

Вищезазначена тенденція зберігається і в клубовій кишці. Пластинки стають низькими (0,4-0,5 мм), а в каудальному відділі їх висота не перевищує 0,3 мм (рис. 14). Проте, ширина пластинок у каудальному напрямку збільшується і в середній третині клубової кишки складає 0,8-1,0 мм, а в каудальній частині – 1,0-1,2 мм. Щільність розташування пластинок в каудальному напрямку зменшується до 4-6 на 1 мм².

По мірі зменшення щільності розташування пластинок слизової оболонки кишечника в каудальному напрямку зигзагоподібне розташування пластинок стає більш вираженим (рис. 14). Пластинки розташовуються під кутом 80-90°, зростаються між собою, утворюючи суцільні зигзагоподібні звивини.

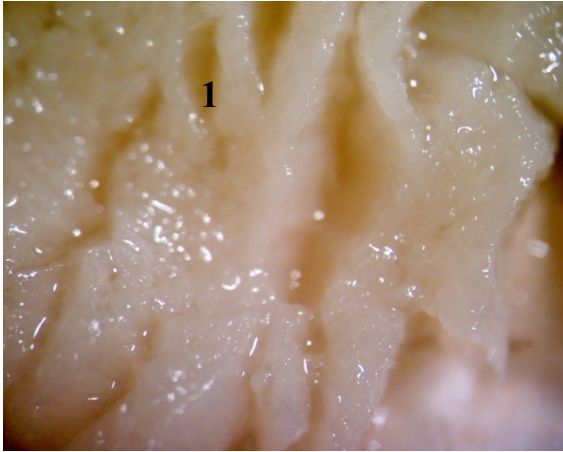


Рис. 13. Пластинчастий рельєф слизової оболонки стінки порожньої кишки коловодника болотяного (*Tringa glareola*L.), краніальний відділ. Макро-мікропрепарат (x28). 1 – пластинки слизової оболонки.

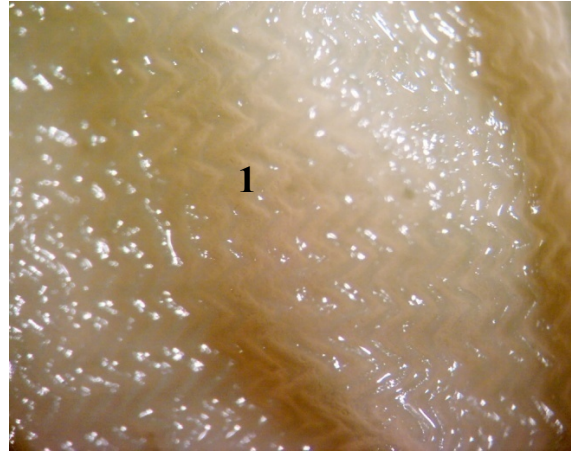


Рис. 14. Пластинчастий рельєф слизової оболонки стінки клубової кишки баранця звичайного (*Gallinago gallinago*L.), середня третина. Макро-мікропрепарат (x28). 1 – зигзагоподібні пластинки слизової оболонки.

У кишечнику *T. ochropus*, *T. erythropus*, *T. stagnatilis* у каудальному напрямку відмічене зменшення висоти і щільності розташування пластинок, у клубовій кишці висота пластинок складає 0,5-0,7 мм, щільність розташування пластинок зменшується до 6-8 на 1 мм². Ширина пластинок збільшується до 0,7-0,8 мм. Пластинки слизової оболонки, як і у вищеописаних видів, у каудальному напрямку зростаються, розташовуються під кутом 110-120°, утворюють зигзагоподібні лабіринти.

У *S. alpina*, *S. ferruginea*, *S. temminckii*, *S. minuta* у краніальному відділі порожньої кишки пластинки стають загостреними, набувають язикоподібної форми (рис. 15). Висота пластинок збільшується до 0,7-0,8 мм, ширина – 0,4-0,5 мм, щільність розташування – 10-12 на 1 мм². У каудальному напрямку рельєф слизової оболонки кишечника представлений пластинками, що зростаються і розташовуються зигзагоподібно під кутом 90-100°, висота пластинок зменшується до 0,2-0,3 мм, ширина збільшується до 1,0-1,2 мм, щільність розташування – 5-6 на 1 мм²(рис. 16).

У краніальній частині порожньої кишки у *Ph. pugnax*, *R. avosetta*, *L. falcinellus* пластинки слизової оболонки починають зростатися і утворювати зигзагоподібні лабіринти (рис. 17). Висота пластинок складає 0,8-1,2 мм, ширина пластинок – 0,8-1,0 мм, щільність розташування – 8-10 на 1 мм². У каудальному напрямку у цих видів куликів пластинки кишечника стають більш звивистими, кут нахилу пластинок у зигзагах збільшується до 110-120° (рис. 18). Висота і ширина пластинок майже не змінюється (0,7-0,8мм), щільність розташування – 6-9 на 1 мм².

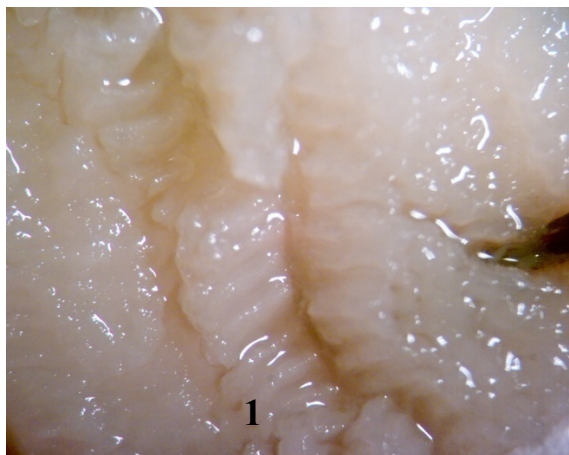


Рис. 15. Пластинчастий рельєф слизової оболонки стінки порожньої кишки побережника червоногрудого (*Calidris ferruginea* Pontoppidan), краніальний відділ. Макро-мікропрепарат (x56). 1 – пластинки слизової оболонки.

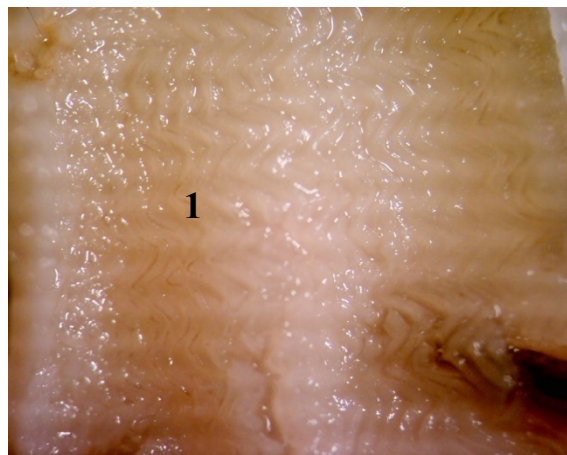


Рис. 16. Пластинчастий рельєф слизової оболонки стінки клубової кишки побережника чорногрудого (*Calidris alpina* L.), каудальний відділ. Макро-мікропрепарат (x28). 1 – зигзагоподібне розташування пластинок слизової оболонки.

У всіх досліджених видів куликів на антимезентеріальній поверхні петлі порожньої кишки нами було виявлено дивертикул Меккеля, який є залишком жовткової протоки. Дивертикул Меккеля у досліджених видів куликів – трубчастий орган довжиною від 4,8 мм (*C. minuta*) до 18,5мм (*Ph. pugnax*) і діаметром – 2,1-4,2мм, який має форму сліпого виросту, верхівкою направлений краніально і з'єднаний сполучнотканинними елементами зі стінкою порожньої кишки (рис. 19). Складається дивертикул з основи, середньої ділянки і верхівки, що відповідає даним Бирки О.В. [1] щодо будови дивертикулу у гусеподібних.

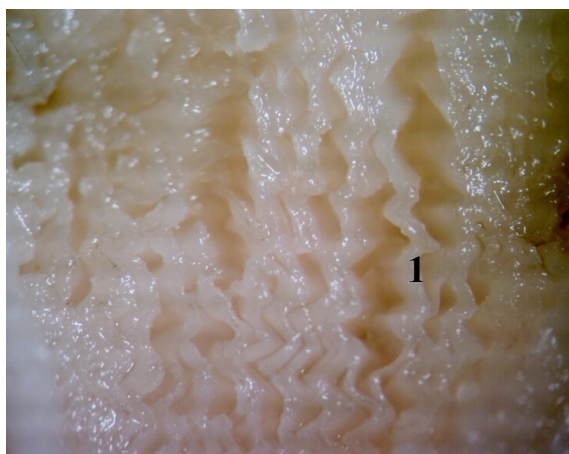


Рис. 17. Пластинчато-лабіринтовий рельєф слизової оболонки стінки порожньої кишки брижача (*Philomachus pugnax* L.), краніальний відділ. Макро-мікропрепарат (x28). 1 – пластинки слизової оболонки.

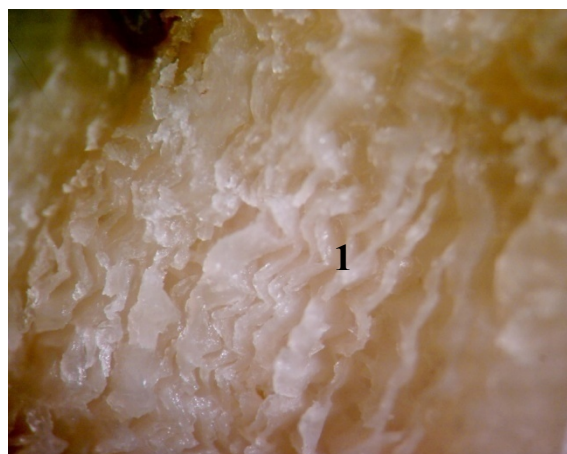


Рис. 18. Пластинчато-лабіринтовий рельєф слизової оболонки стінки клубової кишки брижача (*Philomachus pugnax* L.), каудальний відділ. Макро-мікропрепарат (x28). 1 – звивисті пластинки слизової оболонки.

Дослідження рельєфу слизової оболонки дивертикулу Меккеля показали, що слизова оболонка в ділянці основи дивертикулу має пластинчастий рельєф (рис. 20). Висота пластинок складає 0,4-0,6 мм, ширина – 0,6-0,8 мм, щільність розташування – 5-6 на 1 мм². У середній третині і у верхівці дивертикулу слизова оболонка має пухку однорідну структуру.

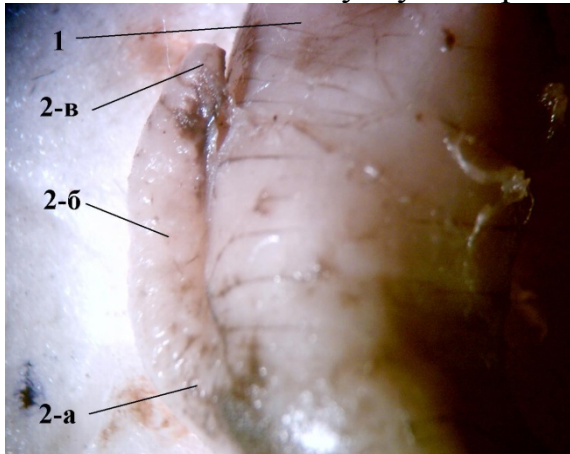


Рис. 19. Дивертикул Меккеля коловодника великого (*Tringa nebularia* Gun.). Макро-мікропрепарат (x14). 1 – стінка порожньої кишки, 2 – дивертикул Меккеля (а – основа, б – середня ділянка, в – верхівка).



Рис. 20. Рельєф слизової оболонки дивертикулу Меккеля брижача (*Philomachus pugnax* L.). Макро-мікропрепарат (x14). 1 – пластинки слизової оболонки порожньої кишки, 2 – пластинки слизової оболонки в ділянці основи дивертикулу Меккеля.

Таким чином, у результаті досліджень тонкого кишечника куликів було встановлено, що рельєф слизової оболонки – пластинчастий, пластинки мінливі за формою, розмірами і щільністю розташування. У всіх досліджених птахів відмічено зменшення розмірів і щільності розташування пластинок слизової оболонки тонкого кишечника, утворення зигзагоподібних лабіринтів у каудальному напрямку кишечника. Результати досліджень архітекtonіки рельєфу слизової оболонки тонкого кишечника дають можливість стверджувати, що процеси перетравлення їжі і всмоктування поживних речовин відбуваються по всій довжині тонкого кишечника.

На нашу думку, зигзагоподібне розташування пластинок сприяє затримці у тонкому кишечнику травних ферментів, що пролонгує їх контакт з хімуsom і підвищує ефективність травлення у відносно короткому кишечнику куликів. Ця особливість тонкого кишечника є важливою для куликів як далеких мігрантів, особливо під час міграційних зупинок, коли обмежений час на добування корму і поповнення енергетичних запасів організму у куликів.

Товстий кишечник. На межі з клубовою і сліпими кишками або їх рудиментами розташована пряма кишка, довжина якої складає 2,8-9,3 % від загальної довжини кишечника.

Аналіз дослідженого матеріалу вказує на те, що відносна довжина прямої кишки більша у тих видів куликів, які мають найменші розміри тіла (*S. minutai* – 9,2 % від загальної довжини кишечника), а найменші – у великих

за розмірами куликів (*T. nebularia*, *G. gallinago* – 2,8-4,8 % від загальної довжини кишечника).

Результати дослідження рельєфу слизової оболонки прямої кишки показали, що у всіх досліджених видів куликів слизова оболонка утворює поздовжні складки.

Рельєф слизової оболонки прямої кишки по всій її довжині ускладнюється пластинками, що функціонально збільшують поверхню всмоктування. Нами виділено три типи рельєфу слизової оболонки прямої кишки досліджених видів куликів: 1) слизова оболонка з добре вираженими складками (висота – 1,8-2,0 мм, ширина складок – 0,9-1,2 мм) і пластинками (висота – 1,0-1,1 мм, ширина – 1,8-2,0 мм) між ними, що розташовуються під кутом 45-50° відносно складок (*Ph. pugnax*, *G. gallinago*, *A. hypoleucos*) (рис. 21); 2) слизова оболонка з добре вираженими складками (висота – 1,8-2,2 мм, ширина – 1,5-2,5 мм) і пластинками (висота – 1,0-1,2 мм, ширина – 1,5-2,0 мм), що розташовані по всій поверхні слизової оболонки під кутом 65-70° відносно складок (*T. ochropus*, *T. erythropus*, *T. stagnatilis*, *T. glareola*, *T. nebularia*, *R. avosetta*) (рис. 22); 3) слизова оболонка зі слабо вираженими складками і пластинками (висота – 0,5-0,7 мм, ширина – 0,8-1,0 мм), що щільно розташовані по всій поверхні слизової оболонки (*C. alpina*, *C. ferruginea*, *C. temminckii*, *C. minuta*, *L. falcinellus*).

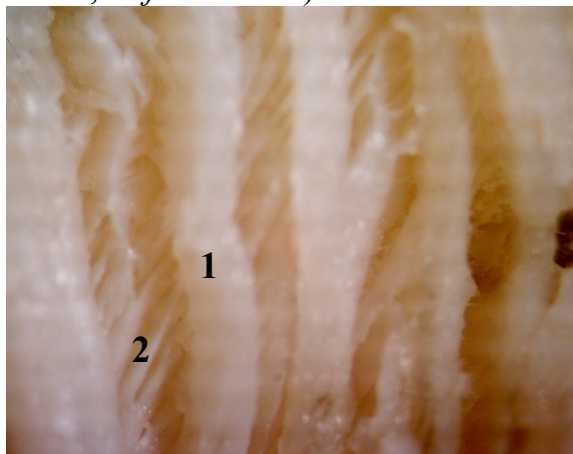


Рис. 21. Рельєф слизової оболонки прямої кишки брижача (*Philomachus pugnax* L.), краніальний відділ. Макро-мікропрепарат (x28). 1 – складки слизової оболонки, 2 – пластинки слизової оболонки.

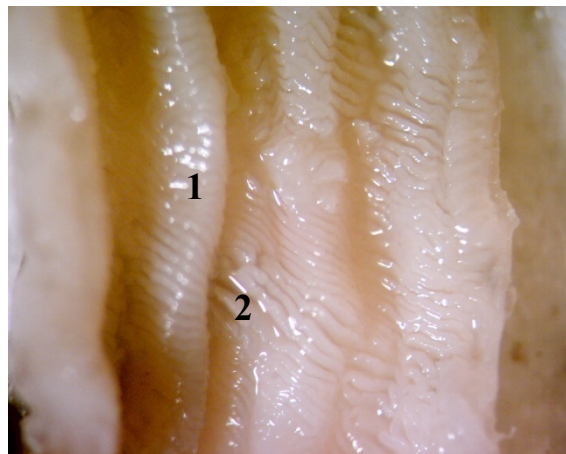


Рис. 22. Рельєф слизової оболонки прямої кишки коловодника лісового (*Tringa ochropus* L.), краніальний відділ. Макро-мікропрепарат (x56). 1 – складки слизової оболонки, 2 – пластинки слизової оболонки.

У ділянці переходу тонкого відділу кишечника в товстий у всіх досліджених видів куликів розташовані парні сліпі кишки. У більшості досліджених нами видів куликів сліпі кишки складають 11-19 % від загальної довжини кишечника. Так, найбільші відносні розміри сліпих кишок відмічено у *C. alpina* – 18,2 %, найменші – у *G. gallinago* – 11,2 % від загальної довжини кишечника. Незначні розміри мають сліпі кишки у *T. erythropus* (4,6 %), майже редуковані – у *T. glareola* (2,1 %) і *T. Nebularia* (0,7 %).

Сліпі кишки у птахів різних трофічних груп відрізняються за будовою і виконують різні функції[4]. У рослиноїдних птахів у сліпих кишках відбувається симбіотичне травлення при участі мікробної флори, у комахоїдних вони виконують захисну функцію (заповнені лімфоїдною тканиною).

У куликів сліпі кишки є лімфоїдно-епітеліальним органом, про що свідчать гістологічні дослідження [8]. У сліпих кишках виділяють три ділянки – шийку, тіло і верхівку. У тих видів куликів, у яких є сліпі кишки, диференціювання на відділи практично відсутнє. Виняток складають сліпі кишки *Ph. pugnax*, що мають розширення в ділянці тіла. Ця обставина, на нашу думку, пов'язана з тим, що сліпі кишки у *Ph. pugnax* виконують також функцію симбіотичного травлення, забезпечуючи перетравлення кормів рослинного походження.

Дослідження рельєфу слизової оболонки сліпих кишок показало, що рельєф слизової оболонки неоднорідний. Пластинчастий рельєф у ділянці шийки зберігається, пластинки слизової оболонки розташовуються поздовжньо, звивин не утворюють, висота пластинок – 0,5-0,7 мм, ширина – 0,8-1,2 мм, щільність розташування – 4-5 на 1 мм² (рис. 23).

У ділянці тіла й у верхівці сліпих кишок пластинки слизової оболонки менш виражені, зростаються між собою, висота пластинок зменшується до 0,3-0,5 мм, щільність розташування – 2-3 на 1 мм² (рис. 24). У *Ph. pugnax* у ділянці тіла сліпої кишки слизова оболонка не утворює пластинок, має однорідну складчасту поверхню.

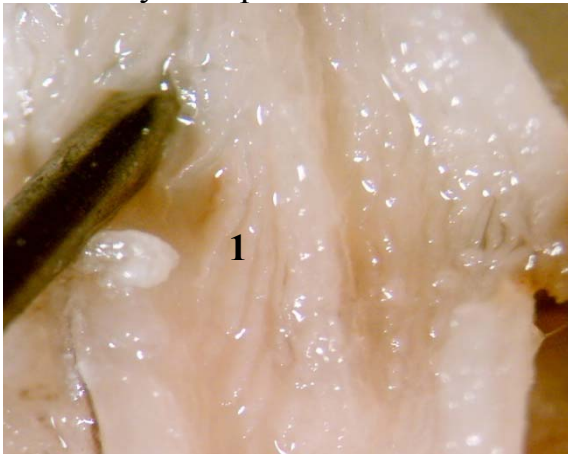


Рис. 23. Рельєф слизової оболонки сліпої кишки коловодника лісового (*Tringa ochropus* L.), ділянка шийки. Макро-мікропрепарат (x28). 1 – пластинки слизової оболонки.

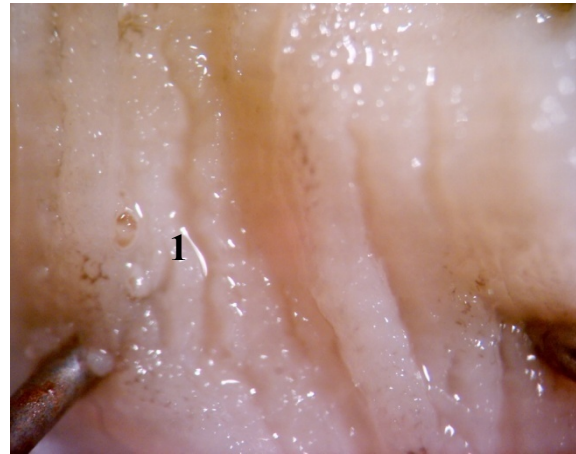


Рис. 24. Рельєф слизової оболонки сліпої кишки чоботаря (*Recurvirostra avosetta* L.), ділянка верхівки. Макро-мікропрепарат (x28). 1 – пластинки слизової оболонки.

Травні залози. Печінка досліджених видів куликів має відносно великі розміри – середня маса печінки від 0,95 г (*C. minutai* *C. temminckii*) до 6,35 г (*T. nebularia*), що складає 2,77-5,27 % від загальної маси тіла птахів.

Печінка складається з двох часток, із яких ліва частка значно менша за розмірами, ніж права, огинає по дорсальній поверхні шлунок і налягає краєм на його вентральну поверхню. Права частка печінки розташована контрлатерально

по відношенню до лівої, налягає на петлі кишечника і верхівкою направлена каудально.

Підшлункова залоза досліджених видів куликів розташована в петлі дванадцятипалої кишки, має білувато-рожеве забарвлення. Середня маса підшлункової залози складає від 0,12 г (*S. minuta* і *S. temminckii*) до 0,90 г (*T. nebularia*), що складає 0,35-0,73 % від загальної маси тіла птахів.

ВИСНОВКИ

1. Установлено, що рельєф слизової оболонки травного тракту досліджених видів куликів має складну архітектуру: у стравоході – складну гофровану складчасту поверхню; у кишечнику – пластинчастий рельєф, пластинки якого утворюють складну систему лабіринтів.

2. Шлунок досліджених видів куликів двокамерний, має залозистий і м'язовий відділи. Характерною ознакою слизової оболонки залозистого шлунка є складчастість і наявність отворів вивідних протоків різного діаметра. М'язовий шлунок має товсті стінки, слизова оболонка вкрита міцною кутикулою.

3. Установлені особливості будови травного тракту куликів у зв'язку з польотом і далекими міграціями: довжина кишечника в 3,5-4,2 рази перевищує довжину тулубової частини тіла птахів; циклоцельне розташування петель кишечника, що забезпечує компактне розміщення кишечника біля центру маси тіла і сприяє високій аеродинамічності куликів як далеких мігрантів.

Література

1. Бирка О.В. Морфофункціональні особливості дивертикулу Меккеля гусей великої сірої породи: автореф. дис. ... к.в.н.: спец. 16.00.02 «Патологія, онкологія і морфологія тварин» / О.В. Бирка. – Харків, 2012. – 23 с.

2. Бутурлин С.А. Анатомический очерк птиц / С.А. Бутурлин – М.: Вища школа, 1938. – 308 с.

3. Давлетова Л.В. Морфофункциональное изучение органов пищеварения копытных (Методические рекомендации) / Л.В. Давлетова, Л.Т. Капралова, А.Г. Термелева – М.: Наука, 1986. – 58 с.

4. Замосковский Е.М. О соотношении длины отделов тонкого кишечника у птиц разного типа питания / Е.М. Замосковский // Межвузовский сборник научных трудов. – Л.: ЛГПИ, 1989. – С. 167-173.

5. Козлова Е.В. Ржанкообразные. Подотряд кулики / Е.В. Козлова // Фауна СССР. Птицы. – М.-Л.: Из-во АН СССР, 1961. – Т. II. – Вып. 1. – Ч. 2. – 257 с.

6. Коц С.М. Мікроморфологія стравоходу та шлунку представників родини чаплеві (*Ardeidae*) / С.М. Коц, В.С. Бирка // Біологія та валеологія. – 2005. – Вип. 7. – С. 53-66.

7. Харченко Л.П. Гістологічна будова стравоходу птахів різної трофічної спеціалізації/ Л.П. Харченко // Природничий альманах. Біол. науки. – Херсон: Персей, –2006. – Вип. 7 – С. 270-282.
8. Харченко Л.П. Лімфоїдні структури травного тракту куликів (*Charadrii*) / Л.П. Харченко, І.О. Ликова // Вісник ХНУ (серія «Біологія»). – 2013. – Вип. 17 (№ 1056). – С. 137-146.
9. Харченко Л.П. Сравнительно-морфологическая характеристика желудка некоторых видов птиц с различным типом питания / Л.П.Харченко, С.М. Коц // Кавказский орнитологический вестник. – Ставрополь: СГУ, 1999. – С. 204-208.
10. Dekinga A. Time course reversibility of changes in the gizzards of red knots alternately eating hard and soft food / A. Dekinga, M.W. Dietz, A. Koolhaas, Th. Piersma // J. Exp. Biol. – 2001. – № 12. – Т.204. – P. 2167-2173.
11. Gadov G. Versuch einer vergleichenden Anatomie des Verdauungsystems der Vogel // Yenaische Ztsch. – 1897. – №13. – P. 111 – 115.
12. Groebbels F. Der Vogel // Birds. – 1932. – №1. – P. 32 – 41.
13. McWilliams S. R. Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance / S.R. McWilliams, W.H. Karasov // Comp. Biochem. Physiol. – 2001. –Т. 128A. – P. 579-593.
14. McWilliams S.R. Digestive adjustments in cedar waxwings to high feeding rate / S.R. McWilliams, E. Caviedes-Vidal, W.H. Karasov // J. Exp. Zool. –1999. – № 4-5. – Т. 283. – P. 394-407.
15. Piersma T. Guts don't fly: Small digestive organs in obese Bar-tailed Godwits / T. Piersma, R. E. Gill // Auk. – 1998. – № 1. – Т.115. – P.196-203.
16. Stein R. Digestive organ sizes and enzyme activities of refueling western sandpipers (*Calidrismauri*): Contrasting effects of season and age / R. W. Stein, A.R. Place, T. Lacourse, C.G. Guglielmo, T.D. Williams // Physiol and Biochem. Zool. – 2005. – № 3. – Т.78. – P. 434-446.

Анатомическое и макро-микроморфологическое строение пищеварительного тракта куликов, как дальних мигрантов. Харченко Л.П., Лыкова И.А.– Исследовано анатомическое и макро-микроморфологическое строение пищеварительного тракта 16 видов куликов. Установлены особенности строения пищеварительного тракта куликов в связи с полетом и дальними миграциями: длина кишечника в 3,5-4,2 раза превышает длину туловища птиц; циклоцельное расположение петель кишечника, обеспечивающее его компактное размещение возле центра массы тела, тем самым способствуя высоким аэродинамическим способностям куликов как дальних мигрантов. Изучение рельефа слизистой оболочки пищеварительного тракта исследованных куликов показали, что он имеет сложную архитектуру: в пищеводе – гофрированную складчатую поверхность; в желудке – большое количество выводящих протоков; в кишечнике – пластинчатый рельеф, пластинки которого образуют сложную лабиринтовую систему, тем самым продлевая пролонгацию химуса.

Ключевые слова: кулики, дальние мигранты, пищеварительный тракт, анатомическое строение, рельеф слизистой оболочки.