

УДК 591.43 + 577.1:598

МОРФОФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ТРАВНОЇ СИСТЕМИ ПТАХІВ, ПОВ'ЯЗАНІ З ПОЛЬОТОМ І КОРМОДОБУВНИМ СТЕРЕОТИПОМ

Харченко Л.П., Скічко О.С., Ликова І.О.

Харківський національний педагогічний університет імені Г.С. Сковороди

При дослідженні морфофункціональних особливостей травної системи птахів завжди дуже важко, а в деяких випадках навіть неможливо знайти чіткі кореляції між типом живлення й структурно-адаптаційними особливостями органів травлення. Феномен нерівномірності темпів перетворення органів і принцип, який реалізується на основі компенсації функцій, відтворює тільки загальну тенденцію (при тому лише морфологічний бік) філогенетичних перетворень органів травної системи. Численні відхилення від цієї тенденції – це не що інше, як прояв інших, на сьогодні майже не вивчених зовнішніх факторів і закономірностей еволюції травної системи птахів.

Ключові слова: птахи, травна система, політ, адаптації.

Morphofunctional characteristics of digestive system of birds, which are connected with flight and feeding behavior. Kharchenko L.P., Skichko O.S., Likova I.A. – When studying morphofunctional characteristics of digestive system of birds it is always difficult or even impossible to find distinct correlations between the type of alimentation and structural-adaptational features of digestive organs. Phenomenon of inequality of organs transformation tempos and the principle realized on the basis of compensation functions shows only general tendency (and only morphological side) of digestive organs phylogenetic transformations. Numerous deviations from this tendency are nothing but manifestation of other external factors and evolution laws of digestive system of birds, which are almost unstudied now.

Key words: birds, digestive system, flight, adaptations.

Постановка проблеми. Процес змін в органах травної системи птахів, на нашу думку, відбувався відповідно до принципів поліфункціональності органів, інтенсифікації функцій, компенсації функцій, сформульованих О.М. Северцовим (1967) і М.М. Воронцовим (1962). Виходячи з цього, ми зробили спробу проаналізувати морфофункціональні особливості травної системи представників класу *Aves* різної трофічної спеціалізації, пов'язані з пристосуванням до польоту.

Аналіз актуальних досліджень. Еволюція птахів як самостійної екоморфи йшла трьома основними напрямками: адаптація до життя в повітрі – атмобіонти; на землі – ксеробіонти; у воді – гідробіонти [6].

У літературі є дані про морфофункціональні особливості будови скелету птахів, включаючи і скелет кінцівок, у зв'язку з пристосуванням до польоту [2; 6; 9; 12], щелепного апарату [4; 7]. Однак у науковій літературі практично не висвітлене питання про морфофункціональні адаптації внутрішніх органів птахів, у тому числі й травної системи.

На нашу думку, факторів, які б могли впливати на формування травної системи птахів, значно більше порівняно з тими, якими оперує сучасна зоологічна наука. Але можна стверджувати, що в числі головних мали б бути корм і кормодобувний стереотип. Останнє, значною мірою, пов'язане з особливостями локомоції птахів (польотом), кормодобувною стратегією того чи іншого виду.

Мета роботи – встановити і узагальнити морфофункціональні особливості травної системи птахів різних трофічних спеціалізацій, пов'язані з польотом.

Виклад основного матеріалу. В еволюції птахів, зокрема в процесі пристосування до польоту, важливе значення має відношення маси тіла до площі. При цьому маса тіла є лімітуючим фактором, що знайшов своє відображення в особливостях морфології птахів, перш за все в пневматизації кісток скелету. Саме з пристосуванням до польоту й зменшенням маси тіла пов'язують адаптивні перебудови в скелеті птахів, розвиток повітряних мішків, втрату зубної системи, відносно короткий кишечник та інше.

Матеріали наших досліджень дозволяють віднести до особливостей будови органів травної системи птахів, які склалися у зв'язку з вимогами до зменшення маси тіла, крім зубної системи й довжини кишечника, ще ряд прямих або опосередкованих ознак. До них можна віднести такі: слабко виражену анатомічну й функціональну диференційовку кишечника на відділи; утворення й переміщення м'язового шлунка до центру маси тіла, що впливає на аеродинамічні властивості; особливості розвитку травних залоз; особливості гістологічної будови стінки кишечника; високу активність травних ферментів. Деякі із цих особливостей прямо пов'язані із зменшенням маси тіла, інші виникли як компенсаторна реакція на перші.

Очевидним є факт, що птахи, які виробили різну тактику в добуванні кормів і живляться різними об'єктами, мають відрізнитися й особливостями польоту. Екологічна сутність цих особливостей пов'язана, перш за все, з попереднім оглядом кормової території, наявністю об'єктів живлення і їх кількістю та економією енергії при добуванні корму. Тому природно, що різні типи польоту еволюційно склалися під дією корму.

Процес змін в органах травної системи, очевидно, відбувався відповідно до принципів поліфункціональності органів, інтенсифікації функцій, компенсації функцій, сформульованих О.М. Северцовим (1967) та М.М. Воронцовим (1962). Реалізація цих принципів відбувалась на морфологічному, фізіологічному й біохімічному рівнях. Виходячи з цього, ми робимо спробу проаналізувати морфофункціональні особливості травної системи представників класу *Aves* різної трофічної спеціалізації, пов'язані з пристосуванням до польоту і кормодобуванням.

У науковій літературі не розглядається питання щодо формування компенсаторних факторів травної системи птахів у процесі пристосування до польоту.

Спробуємо ці логічні посилення підтвердити фактичним матеріалом, який ми отримали у процесі дослідження.

Як уже згадувалося, маса тіла є важливим фактором для повітряної функції локомоції – польоту. Вважається, що втрата зубів представниками класу птахів сприяла зменшенню маси тіла, а тому прямо пов'язана з пристосуванням до польоту [13]. На наш погляд, редукція зубів сама по собі мало що дала для полегшення маси тіла, більш важливими були її наслідки – часткова редукція вісцерального черепа, і, зокрема, щелепного апарату, редукція жуйної мускулатури та стоншення кісток черепа, до яких ця мускулатура прикріплювалась. Втрата зубів у процесі еволюції птахів призвела до змін і в інших органах травного тракту. Практично загальноприйнятою є думка, що м'язовий шлунок у птахів, де відбувається механічна обробка їжі, розвинувся як компенсація втрати зубів. Зменшенню маси тіла сприяли й інші особливості будови і функції органів травної системи. Ми вважаємо, що зменшення об'єму і маси травного тракту реалізувалися в укороченні кишечника і також сприяли зниженню маси тіла птахів.

Зокрема, відносна укороченість кишечника і зменшення його ємкості обмежують, з одного боку, масу корму, який може одночасно перебувати в травному тракті, а з другого – сприяють зменшенню часу проходження їжі через травний тракт. Останнє компенсується високою швидкістю процесу травлення й всмоктування поживних речовин. Швидкість травлення забезпечується високою активністю травних ферментів та загальнокишкових залоз (крипт), швидкість всмоктування – особливостями будови слизової оболонки стінки кишечника, про які говорилося вище. Активність травних ферментів досягається шляхом збільшення концентрації ферментів у одиниці

об'єму травного соку підшлункової залози. Це унікальне пристосування травної функції підшлункової залози птахів дозволило їм за коефіцієнтом перетравлювання кормів перевершити ссавців. Слід також звернути увагу на ту обставину, що відносна маса підшлункової залози птахів значно більша порівняно із ссавцями. Печінка у птахів, як травна залоза, має великі розміри. Відносно до маси тіла жовчі у птахів утворюється й виділяється більше, ніж у ссавців. Так, у курей на 1 кг маси тіла за добу виділяється 37 мл жовчі, а у собаки – 10 мл, особливістю травлення птахів є також постійне виділення жовчі [5].

Загальновідоме положення про укороченість довжини кишечника у птахів у зв'язку з пристосуванням до польоту в більшості випадків декларується без аналізу морфофункціональних особливостей, які забезпечують високоефективний процес травлення і швидке проходження їжі по короткому кишечнику. Як наслідок відносно короткого кишечника, відзначається слабка морфологічна та функціональна диференційовка кишечника птахів. Незважаючи на те, що з позицій класичних уявлень це є анцестральною ознакою, такий стан диференційовки кишечника цілком узгоджується, на нашу думку, з пристосуванням до польоту. По-перше, відносно короткий кишечник робить неможливим і непотрібним його диференціацію; по-друге, відсутність диференціації кишечника на спеціалізовані відділи робить його універсальним органом, здатним виконувати функцію травлення і всмоктування по всій його довжині; по-третє, відносна укороченість кишечника і зменшення його ємкості обмежують, з одного боку, масу корму, який може одночасно перебувати в травному тракті, а з іншого – сприяють зменшенню часу проходження їжі через травний тракт.

Короткий кишечник птахів компенсується складною архітектонікою слизової оболонки, яка обумовлена складчастістю рельєфу, поліморфною формою ворсинок, які “анастомозують” між собою і характеризуються розсіченими верхівками. Для пластинчастого рельєфу характерне складне просторове розташування пластинок, що утворюють лабіринти, комірочки, камери. Архітектоніка рельєфу прямої кишки дає підставу стверджувати, що всмоктування поживних речовин продовжується і в цьому відділі кишечника. Наші макро-мікроморфологічні дослідження слизової оболонки птахів різної трофічної спеціалізації наочно демонструють всі зазначені вище положення [11].

При укороченому кишечнику відбулася інтенсифікація активності травних ферментів у птахів, яка забезпечила ефективний про-

цес травлення при швидкому проходженні їжі. Видова специфічність ферментативних систем і ступінь її лабільності закріплені генетично. Травні ферменти дуже консервативні, практично не піддаються еволюції і на всіх її етапах мають приблизно однакові кінетичні константи [10], але, з іншого боку, вони можуть мати досить широкий діапазон варіацій у процесі онтогенезу.

Нами вперше на диких птахів різної трофічної спеціалізації в лабораторних умовах досліджені комплекси амілаз, протеаз і ліпаза. Порівняльний аналіз активності амілолітичних ферментів підшлункової залози птахів, які живляться майже винятково кормами тваринного походження, з активністю амілолітичних ферментів рослино-зерноїдних, комахоїдних і всеїдних птахів дає можливість констатувати, що у м'ясоїдних і комахоїдних активність амілолітичних ферментів тільки дещо нижча, ніж у рослиноїдних, всеїдні займають проміжне положення.

Порівняльний аналіз активності панкреатичних ферментів і їх якісного складу, на нашу думку, свідчать про те, що у птахів у природних умовах відсутній крайній ступінь кормової спеціалізації, що узгоджується з особливостями живлення птахів і відносною універсальністю будови травної системи. При порівнянні активності панкреатичних ферментів у птахів (за результатами наших досліджень) з аналогічними ферментами ссавців за даними Ц.Ж. Батоева (1972) можна стверджувати, що у птахів активність ферментів у 8 – 10 разів вища.

Підвищенню інтенсивності травлення при укороченому кишечнику сприяє також значний розвиток загальнокишкових залоз (крипт), які виділяють ферменти, що беруть участь у травленні. Будова й локалізація крипт у диких птахів різної трофічної спеціалізації вивчена нами вперше. Результати досліджень показали, що у птахів крипти розташовані у власній пластинці слизової оболонки стінки кишечника, у більшості випадків у декілька рядів по всій довжині кишечника. Криптам характерна звивиста форма, донна частина крипт, де відбувається секреція ферментів, дуже розширена. У стінці крипт відмічені також бокалоподібні клітини, кількість яких у каудальному напрямку збільшується.

ВИСНОВКИ

1. Становлення морфофункціональної організації травної системи птахів у процесі еволюції відбувалося під впливом трьох основних груп факторів: польоту, трофіки і кормодобувного стереотипу.

2. На фоні загальної укороченості кишечника птахи зберігають закономірність, притаманну всім хребетним, а саме: рослиноїдні види птахів мають відносно довший кишечник порівняно з м'ясоїдними.

3. Відносна довжина кишечника у птахів, кормодобувний стереотип яких пов'язаний з атакуючим способом добування корму (м'ясоїдні, комахоїдні), на 10 – 20% менша порівняно з птахами таких самих розмірів, але з іншим кормодобувним стереотипом – збирачами.

4. Для підтримки високого рівня метаболізму, притаманного представникам класу *Aves*, відносна укороченість їх кишечника компенсується низкою пристосувань на анатомічному, гістологічному і біохімічному рівнях.

Література

1. Батоев Ц.Ж. Влияние некоторых кормов на секреторную деятельность поджелудочной железы сельскохозяйственных птиц // Птицеводство. – 1972. – № 8. – С. 17-18.
2. Бородулина Т.Л. Морфологические приспособления птиц к водному образу жизни // Орнитология. – 1963. – №6. – С. 456-460.
3. Воронцов Н.Н. Неравномерность темпов преобразования органов и принцип компенсации функций // Зоологический журнал. – 1962. – Т. XLII, Вып. 9. – С. 1289-1305.
4. Корзун Л.П., Держинский Ф.Я. Что делает зоолог-морфолог в тропическом лесу // Природа. – 2001. – № 2. – С. 57-64.
5. Ли В.В. Пищеварительная функция печени у птицы. – Кыргызстан, 1974. – 164с.
6. Мордвинов Ю.Е. Функциональная морфология тазовых конечностей как движителей в водной среде у птиц в ряду атмо-гидробионты // Вестник зоологии. – 2001. – Т. 35. – №2. – С. 61-64.
7. Некрасов Б.В. Морфологические особенности челюстного аппарата вьюрковых (Fringillidae), связанные с зерноядностью // Труды Зоологического ин-та. – 1978. – Т. 68. – С. 35-175.
8. Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. – М.: Изд-во МГУ, 1967. – 202 с.
9. Сыч В.Ф. Морфология летательного аппарата тетеревиных и фазановых птиц: Мускулатура и ее экстра- и интраорганный иннервация // АН УССР. Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена. – К.: Наук. думка, 1985. – 172 с.
10. Уголев А.М., Митюшова Н.М., Егорова В.В. и др. Распределение адсорбированных и собственно-кишечных ферментов между клетками слизистой тонкой кишки и отделенным от нее апикальным гликокаликсом // Труды ДАН СССР. – 1978. – № 241. – С. 491-495.

11. Харченко Л.П. Гістологічна будова стравоходу птахів різної трофічної спеціалізації // Природничий альманах. Біол. Науки. —Херсон: Персей, —2006. — Вип. 7 — С. 270-282.

12. Шатковська О.В. Формування скелета кінцівок в ембріогенезі нагнізних та виводкових птахів: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / НАН України, інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена. — К., 2001. — 18с.

13. Юдин К.А. О механизме нижней челюсти ржанкообразных, трубконосых и некоторых других птиц // Труды Зоологического ин-та АН СССР. — 1961. — №29. — С. 257-302.

Морфофункциональные особенности пищеварительной системы птиц, связанные с полетом и кормодобывающим стереотипом. Харченко Л.П., Скичко О.С., Лыкова И.А. — В процессе исследований морфофункциональных особенностей пищеварительной системы птиц всегда очень тяжело, а в некоторых случаях даже невозможно, найти четкие корреляции между типом питания и структурно-адаптивными особенностями органов пищеварения. Феномен неравномерности темпов превращения органов и принцип, который реализуется на основе компенсации функций, отображает только общую тенденцию (причем только морфологическую сторону) филогенетических преобразований органов пищеварительной системы. Множественные отклонения от этой тенденции — это не что иное, как проявление других, в настоящий момент, почти не изученных внешних факторов и закономерностей эволюции пищеварительной системы птиц.

Ключевые слова: птицы, пищеварительная система, полет, адаптации.