

УДК 591.43+577.1:598

<http://orcid.org/0000-0003-1347-2077>

<http://orcid.org/0000-0003-4948-2744>

АНАТОМО-ГІСТОЛОГІЧНА БУДОВА КИШЕЧНИКУ КУЛИКІВ (CHARADRII) ЯК МІГРАНТІВ

Ликова І.О. к.б.н., Харченко Л.П. проф., д.б.н.

Харківський національний педагогічний університет імені Г.С. Сковороди, м. Харків, Україна

irina.lykova@yandex.ua

harchenko.lp@yandex.ua

Досліджена анатомічна та гістологічна будова кишечника куликів. Проаналізовано зміни рельєфу слизової оболонки тонкого кишечника при інтенсивному живленні куликів на міграційних зупинках. Установлено, що на міграційній зупинці збільшується довжина і маса кишечника як реакція на велику кількість кормів при інтенсивному живленні птахів, збільшуються морфометричні показники ворсинок слизової оболонки тонкого кишечника і щільність їх розташування. На гістологічному рівні встановлено багат шаровість розташування крипт у власній пластинці слизової оболонки; висока проліфераційна здатність камбіальних клітин крипт яка забезпечує високу секреторну та регенераційну активність ентероцитів, що сприяє відновленню слизової оболонки кишечника. Виявлено зміну взаємного розташування шарів м'язової оболонки у стінці прямої кишки, що пов'язано з активізацією її перистальтики і швидким виведенням неперетравлених решток корму.

Ключові слова: кулики, кишечник, морфологічна та гістологічна будова.

Anatomy-histological structure of intestine of waders (Charadrii) as migrants. Lykova I.A., Kharchenko L.P. – The given article represents the results of research in anatomical and histological structure of waders' intestine. It analyses the alterations of waders when they intensively feed during migrational stops. The investigation results displayed the increase in length and mass of the intestine during birds' migration stops. Morphometric indexes of small intestine mucous membrane cells get increase as density of their localization. This could be explained as an organism compensatory reaction to the large quantity of nutriments during the intensive birds feeding. Histological investigation established multilayer distribution of crypts in their own lamella of mucous membrane; high proliferative capacity of crypts cambial cells. That provides for high secretory and regenerative activity of enterocytes, which, in turn, facilitates renovation of intestinal mucous membrane. The investigation also discovered the alteration of reciprocal distribution of muscular membrane layers in rectum wall, which is connected with peristaltics activation and rapid excretion indigested nutriments particles.

Key words: waders, intestine, anatomical and histological structure.

ВСТУП

В останні десятиліття птахи-мігранти були об'єктом багатьох досліджень. Низка робіт присвячена вивченню міграційного стану і механізмів розподілу енергетичних запасів птахів під час довготривалих перельотів [1; 2; 4; 5; 14; 15; 17; 18; 20; 23; 25]. Результати інших досліджень показали, що пластичність травної системи птахів-мігрантів забезпечує швидке накопичення жирів

запасів перед міграцією і їхнє відновлення на міграційних зупинках [21]. Кулики – основні модельні об'єкти для цих досліджень [16; 19; 22].

У будові і функціях травної системи птахів закладені ще до кінця не розкриті потенційні можливості. Дослідження останніх десятиліть показали універсальність будови травної системи птахів, її високу морфофункціональну пластичність на анатомічному, гістологічному і біохімічному рівнях [6; 7; 9; 10; 11; 12]. Поряд із цим, практично не досліджувалася морфофункціональна організація травної системи птахів-мігрантів. У зв'язку з цим актуальними є дослідження на анатомічному і гістологічному рівнях кишечника куликів, які здійснюють довготривалі перельоти, швидко переключаються на корми різного походження і за короткі терміни відновлюють енергетичні запаси. У процесі еволюції сформувалися особливості у будові кишечника куликів.

Морфофункціональна організація кишечника куликів реагує на вище зазначені фактори, що і стало метою дослідження.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Матеріалом для даних досліджень була травна система 105 особин різних видів куликів. Матеріал був зібраний в експедиційних виїздах до Азово-Чорноморського регіону в продовж 2011-2012 рр. Морфометрію відділів травного тракту проводили за допомогою штангенциркуля ГОСТ 166-89 і лінійки ГОСТ17485-72. Біометричну обробку отриманого матеріалу проводили за загальноприйнятими методиками [3; 6]. Отримані результати обробляли статистично з використанням програм Microsoft EXCEL.

Дослідження макрорельєфу внутрішньої поверхні кишечника проводили на фіксованих препаратах з використанням стереоскопічного мікроскопу МБС-10. Фотографування проводили цифровим фотоапаратом "Samsung".

Матеріал для гістологічних досліджень кишечника фіксували у 10% водному нейтральному розчині формаліну. Гістологічні зрізи виготовляли за загальноприйнятою методикою [8], фарбували – гематоксиліном і еозином. Матеріал для ілюстрацій фотографували за допомогою мікроскопа "Jenamed" фірми "Carl Zeiss" (Німеччина) фотоапаратом "Canon Power Shot G5"(США).

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Результати морфометричних досліджень кишечника куликів підтверджують, що для них, як і для більшості птахів, характерний укорочений кишечник. У досліджених видів куликів довжина кишечника перевищує довжину тулубової частини тіла в 2,2-4,8 рази. Діаметр просвіту кишечника змінюється по довжині травної трубки і досягає найбільших показників у ділянці клубової кишки, найменший діаметр просвіту мають сліпі і пряма кишки.

Петлі тонкого кишечника куликів підвішені на довгій брижі, що забезпечує вільне положення їх у порожнині тіла, так як між стінкою порожнини тіла і кишечником розташовані повітряні мішки, а вентрально і каудально – жирова подушка. Розташування чотирьох основних петель кишеч-

нику – циклоцельне. Перша петля – закрита, спірально закручена, утворена дванадцятипалою кишкою, яка 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.

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

Передній відділ тонкого кишечника представлений дванадцятипалою кишкою, відносна довжина якої складає 11,97% (*Tringa nebularia* (Gunnerus, 1767) – 24,15% (*Calidris minuta* (Leisler, 1812) від загальної довжини кишечника.

Установлено, що для всіх досліджених видів куликів характерний пластинчастий рельєф слизової оболонки дванадцятипалої кишки. Пластинки слизової оболонки утворюють складну лабіринтову систему, в порожнинах якої може затримуватись хімус і ферменти (рис. 1).

Результати досліджень архітекτονіки рельєфу слизової оболонки дванадцятипалої кишки дозволили виділити три різновиди пластинчастого рельєфу.

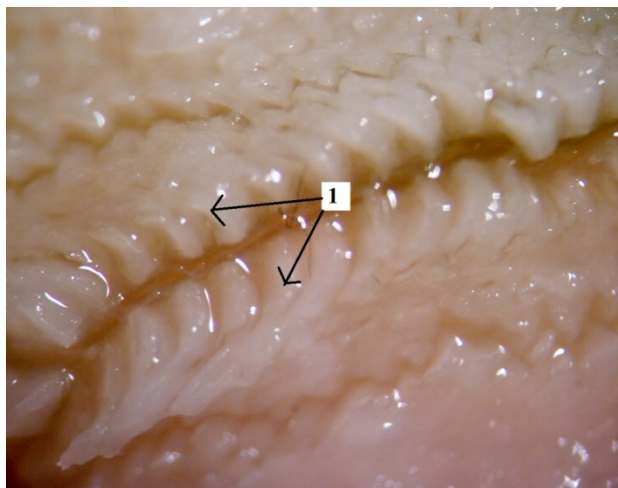


Рис. 1. Пластинчастий рельєф слизової оболонки стінки дванадцятипалої кишки побережника червоногрудого (*Calidris ferruginea* (Pontoppidan, 1763), каудальний відділ.

Макро-мікропрепарат (x56).

1 – пластинки слизової оболонки.

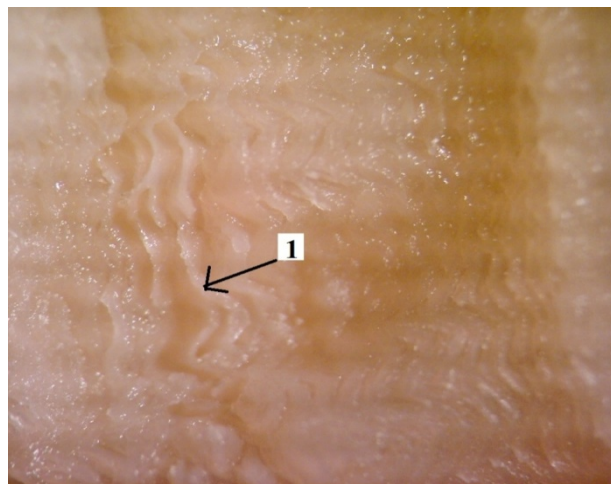


Рис. 2. Пластинчасто-лабіринтовий рельєф слизової оболонки стінки клубової кишки побережника чорногрудого (*Calidris alpina* (Linnaeus, 1758), каудальний відділ.

Макро-мікропрепарат (x28).

1 – зигзагоподібне розташування пластинок слизової оболонки.

Порожня і клубова кишки складають 69,5-72,3% загальної довжини тонкого кишечника. Чітка межа між цими двома відділами відсутня. Установлено, що пластинчастий рельєф слизової оболонки зберігається по всій

довжині порожньої кишки. Пластинки щільно прилягають одна до одної (12-14 на 1 мм²). У каудальному відділі порожньої кишки висота пластинок зменшується (0,5-0,7 мм), ширина – збільшується (0,6-0,7 мм). Щільність розташування пластинок зменшується до 9-10 на 1 мм².

Вище зазначена тенденція зберігається і в клубовій кишці. Висота пластинок зменшується (0,4-0,5 мм), а в каудальному відділі – не перевищує 0,3 мм. Проте, ширина пластинок у каудальному напрямку збільшується і в середній третині клубової кишки складає 0,8-1,0 мм, а в каудальному відділі – 1,0-1,2 мм.

У зв'язку зі зменшенням щільності розташування пластинок слизової оболонки кишечника в каудальному напрямку, зигзагоподібний рельєф стає більш вираженим (рис. 2). Пластинки розташовуються під кутом 80-90°, зростаються між собою, утворюючи суцільні зигзагоподібні звивини.

Таким чином, у результаті досліджень тонкого кишечника куликів було встановлено, що пластинчастий рельєф слизової оболонки вздовж тонкого кишечника мінливий за формою, розмірами і щільністю розташування пластинок. У всіх досліджених птахів відмічено зменшення розмірів і щільності розташування пластинок слизової оболонки тонкого кишечника та утворення зигзагоподібних лабіринтів у каудальному напрямку кишечника. Результати досліджень архітекτονіки рельєфу слизової оболонки тонкого кишечника дають підстави стверджувати, що процеси травлення і всмоктування поживних речовин відбуваються по всій довжині тонкого кишечника.

На нашу думку, зигзагоподібне розташування пластинок слизової оболонки сприяє затримці у тонкому кишечнику травних ферментів, що пролонгує їх контакт з хімусом. Зазначена особливість рельєфу тонкого кишечника забезпечує куликам як мігрантам інтенсивне травлення і всмоктування поживних речовин, особливо під час міграційних зупинок, коли час на добування корму і поповнення енергетичних запасів організму обмежений.

Товстий кишечник у куликів, як і інших птахів, представлений прямою кишкою, а на межі між тонким і товстим кишечником розташовані сліпі кишки. У більшості досліджених видів сліпі кишки складають 11,2% (*Gallinago gallinago* (Linnaeus, 1758) – 18,2% (*C. alpina*) від загальної довжини кишечника. У *Tringa erythropus* (Pallas, 1764) сліпі кишки складають 4,6% від загальної довжини кишечника, у *Tringa glareola* Linnaeus, 1758 – 2,1%, у *T. nebularia* – 0,7%.

У куликів сліпі кишки є лімфоїдно-епітеліальним органом [13]. На макро-мікроскопічному рівні встановлена мінливість рельєфу слизової оболонки стінки сліпих кишок досліджених видів куликів. У шийці сліпої кишки зберігається пластинчастий рельєф слизової оболонки, пластинки слизової оболонки розташовуються поздовжньо, звивини відсутні, висота пластинок – 0,5-0,7 мм, ширина – 0,8-1,2 мм, щільність розташування – 4-5 на 1 мм².

Результати морфометричних досліджень прямої кишки показали, що її довжина є більш стабільною серед усіх відділів кишечника. Зокрема, довжина прямої кишки у всіх досліджених видів складає 1,7-4,4 см (2,8-9,3%) загальної довжини кишечника.

Рельєф слизової оболонки прямої кишки, як і вздовж усього кишечника, пластинчастий. На основі результатів дослідження встановлено, що збільшення поверхні прямої кишки відбувається за рахунок утворення поздовжніх складок слизової оболонки. Нами виділено три типи рельєфу слизової оболонки прямої кишки досліджених видів куликів.

Результати досліджень гістологічної будови стінки дванадцятипалої кишки куликів дозволили з'ясувати особливості будови різновидів пластинчастого рельєфу її слизової оболонки. У *T. erythropus*, *T. glareola*, *C. ferruginea*, *C. alpina*, *Recurvirostra avosetta* Linnaeus, 1758 пластинки зростаються і утворюють майже суцільний шар (рис. 3), у *T. nebularia* і *Tringa ochropus* Linnaeus, 1758 – пластинки зростаються біля основи (рис. 4), у *G. gallinago*, *Charadrius hiaticula* Linnaeus, 1758, *C. minuta*, *Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758), *Pluvialis squatarola* (Linnaeus, 1758) пластинки мають видовжену форму з гладкою поверхнею або розсіченими верхівками (рис. 5). Висота кишкових пластинок варіює в межах від 258,2 мкм до 685,7 мкм. Морфометричні показники кишкових пластинок, локалізація анастомозів між пластинками і їх кількість є видоспецифічними і не залежать від міграційної стратегії птахів.

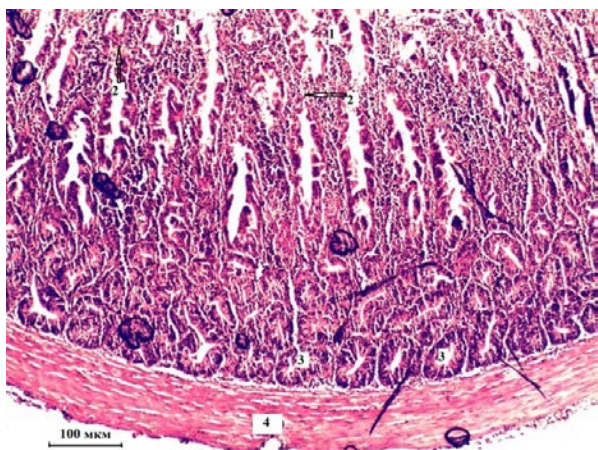


Рис. 3. Стінка дванадцятипалої кишки коловодника болотного, (*T. glareola* L.), поперечний зріз, краніальний відділ. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, x100).

- 1 – пластинки слизової оболонки;
- 2 – анастомози між пластинками;
- 3 – кишкові крипти;
- 4 – м'язова оболонка.

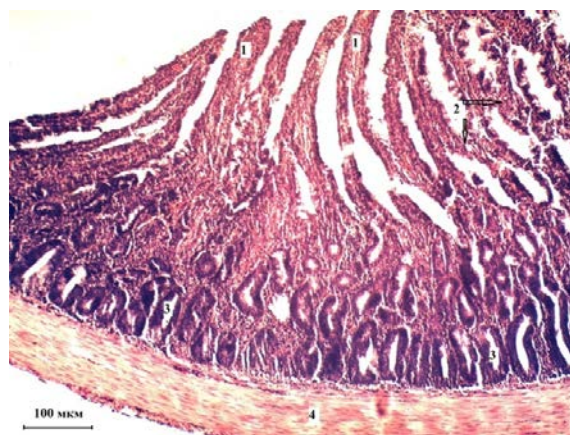


Рис. 4. Стінка дванадцятипалої кишки коловодника великого (*T. nebularia* Gun.), поперечний зріз, каудальний відділ. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, x100).

- 1 – пластинки слизової оболонки,
- 2 – анастомози між пластинками,
- 3 – кишкові крипти,
- 4 – м'язова оболонка.

Покривний епітелій біля основи пластинок слизової оболонки дванадцятипалої кишки утворює інвагінації у власну пластинку слизової оболонки, утворюючи, таким чином, кишкові крипти (ліберкюнові залози). Кишкові крипти досліджених видів куликів, як і крипти інших птахів, мають дно, тіло і перешийок, вистелені циліндричним епітелієм, до складу якого входять облямовані і бокалоподібні ентероцити. Альвеолярне розширення донної частини крипт вказує на їх секреторну функцію. На дні крипт

розташовані залозисті клітини Панета, які продукують компоненти кишкового соку, в тому числі й ферменти пептидази [1212].

За даними Д. Старка (J. Starck) [24], проліферація ентероцитів кишечника прискорюється завдяки зменшенню інтервалу S-фази, під час якої відбувається реплікація ДНК, що зумовлює прискорення мітотичного поділу камбіальних клітин. Зазначені зміни обумовлюють швидку адаптацію кишечника до сезонних змін якості і кількості кормів. У досліджених куликів в епітелії крипт виявлена значна кількість фігур мітозів у камбіальних клітинах. На нашу думку, високий мітотичний індекс камбіальних клітин на дні кишкових крипт свідчить про високу швидкість проліферації ентероцитів, яка забезпечує постійне оновлення епітелію кишкових пластинок. Швидкий процес регенерації епітелію кишечника забезпечується багат шаровим розташуванням крипт, що сприяє інтенсивному процесу травлення під час міграційних зупинок.

У більшості досліджених куликів крипти у власній пластинці слизової оболонки тонкого кишечника розташовані у декілька шарів (рис. 6). Середній діаметр крипт складає 20,18 – 111,43 мкм. У *R. avosetta* крипти розташовані в один шар, мітотичний індекс камбіальних клітин менший, ніж у інших досліджених видів. На нашу думку, зазначені особливості пов'язані з менш інтенсивним процесом живлення *R. avosetta* на момент гніздування.

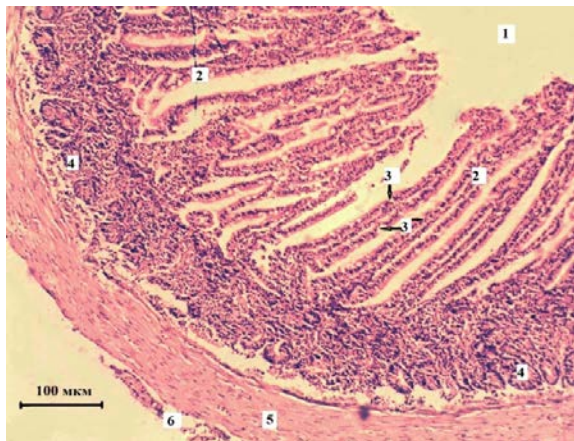


Рис. 5. Стінка дванадцятипалої кишки баранця звичайного, (*G. gallinago* L.), поперечний зріз, краніальний відділ. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, x100).

- 1 – просвіт кишки;
- 2 – пластинки слизової оболонки;
- 3 – бокалоподібні клітини;
- 4 – кишкові крипти;
- 5 – м'язова оболонка;
- 6 – серозна оболонка.

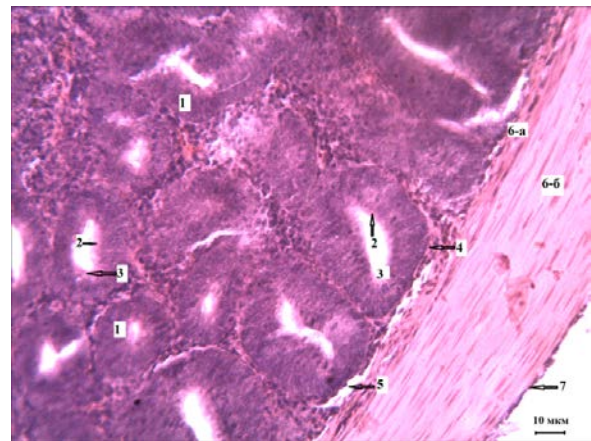


Рис. 6. Крипти в стінці дванадцятипалої кишки коловодника великого (*T. nebularia* Gun.), поперечний зріз. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, x250).

- 1 – крипти;
- 2 – облямовані ентероцити;
- 3 – альвеолярне розширення донної частини крипт;
- 4 – окремі міоцити м'язової пластинки;
- 5 – підслизова основа;
- 6 – м'язова оболонка (а – внутрішній поздовжній шар, б – зовнішній коловий);
- 7 – серозна оболонка.

М'язова пластинка слизової оболонки дванадцятипалої кишки у досліджених видів куликів майже не виражена і представлена окремими міоцитами, які розташовані між криптами.

М'язова оболонка стінки дванадцятипалої кишки двошарова, внутрішній шар – поздовжній – дуже тонкий, у деяких видів представлений окремими міоцитами (*C. ferruginea*, *C. alpina*, *C. minuta*), добре виражений лише у *Ch. hiaticula*. Зовнішній шар – коловий, добре розвинений, міоцити якого забезпечують перистальтичні скорочення стінки дванадцятипалої кишки, що сприяє пересуванню хімусу у каудальному напрямку, і антиперистальтичні скорочення, що сприяє зворотній перистальтиці і надходженню хімуса до шлунка.

Гістологічна будова стінки порожньої і клубової кишок у всіх досліджених видів куликів схожа з гістологічною будовою стінки дванадцятипалої кишки. Слизова оболонка вкрита одношаровим залозистим епітелієм, у якому в каудальному напрямку відмічено збільшення кількості бокалоподібних клітин. Рельєф слизової оболонки залишається пластинчастим. При аналізі морфометричних показників гістологічних структур стінки порожньої і клубової кишок відмічено тенденцію до зменшення висоти пластинок у каудальному напрямку. У краніальному відділі порожньої кишки пластинки слизової оболонки видовжені, тому у одних видів (*T. nebularia*, *T. ochropus*, *T. glareola*, *T. erythropus*, *R. avosetta*) збільшується кількість анастомозів між пластинками, у інших (*Ph. pugnax*, *Pl. squatarola*, *C. ferruginea*, *C. alpina*, *C. minuta*) – утворюються зигзагоподібні лабіринти, що збільшує загальну площу всисної поверхні.

Дослідження гістологічної будови стінки сліпої кишки показали, що у всіх досліджених видів куликів слизова оболонка сліпих кишок вистелена одношаровим облямованим епітелієм. Рельєф слизової оболонки в різних ділянках сліпої кишки неоднорідний. У шийці сліпої кишки рельєф слизової оболонки пластинчастий, висота пластинок складає 75,5 – 307,1 мкм. Крипти у власній пластинці слизової оболонки розташовані переважно в один шар, діаметр крипт коливається від 22,4 мкм до 84,7 мкм (рис. 7). М'язова пластинка слизової оболонки представлена окремими міоцитами, підслизова основа виражена слабо. М'язова оболонка двошарова, внутрішній шар – поздовжній (12,8-20,4 мкм), зовнішній – коловий (32,9-164,3 мкм). У м'язовій оболонці відмічені лімфоїдні вузлики.

У більшості досліджених куликів спостерігається нерівномірний розвиток гістологічних структур стінки сліпої кишки. У ділянці тіла сліпої кишки, яка прилягає своєю поверхнею до клубової кишки, у слизовій оболонці збільшується концентрація лімфоїдної тканини (рис. 8). У складі поверхневого епітелію відзначено переважно облямовані ентероцити. Крипти розташовані в один шар, відзначено наявність в криптах клітин з фігурами мітозів, розміри крипт і щільність їх розташування зменшуються. Власна пластинки слизової оболонки інфільтрована дифузно розташованими лімфоцитами. Підслизова основа слабо виражена. У м'язовій оболонці виявлені лімфоїдні вузлики.

М'язова оболонка – двошарова, внутрішній шар – поздовжній, тонкий і у більшості досліджених видів представлений окремими міоцитами: зовнішній шар – коловий, добре розвинений.

У верхівці сліпої кишки досліджених куликів слизова оболонка заповнена лімфоїдною тканиною, крипти відсутні. У власній пластинці слизової оболонки виявлені скупчення лімфоїдної тканини, яка виконує захисну функцію травного тракту куликів, а наявність у складі поверхневого епітелію переважно облямованих ентероцитів свідчить про її осморегуляторну функцію. Зазначені вище особливості характерні для всіх досліджених видів куликів. М'язова оболонка тонка. Зовнішня серозна оболонка сліпої кишки представлена одношаровим мезотелієм.

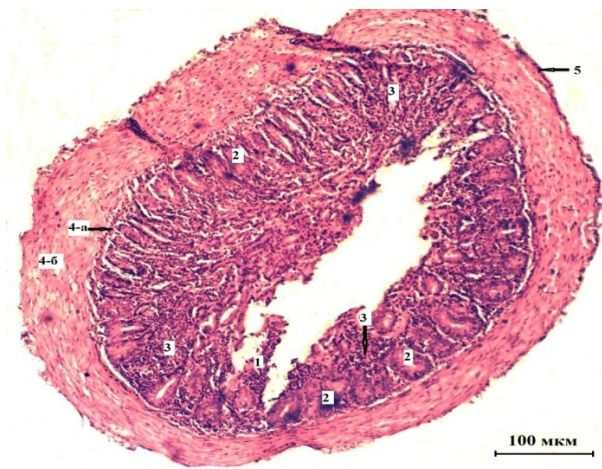


Рис. 7. Стінка сліпої кишки побережника червоногрудого (*C. ferruginea* Pontop.), поперечний зріз у ділянці шийки. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, x100).

- 1 – пластинки;
- 2 – крипти;
- 3 – дифузні скупчення лімфоцитів у власній пластинці слизової оболонки;
- 4 – м'язова оболонка (а – внутрішній поздовжній; б – зовнішній коловий шар);
- 5 – серозна оболонка.

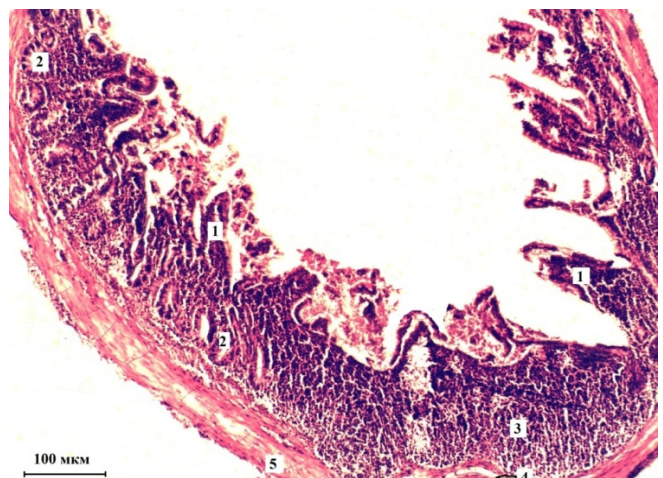


Рис. 8. Стінка сліпої кишки брижача (*Ph. pugnax* L.) у ділянці тіла, поперечний зріз. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, x 100).

- 1 – пластинки;
- 2 – крипти;
- 3 – лімфоїдна тканина;
- 4 – підслизова основа;
- 5 – м'язова оболонка.

Результати досліджень гістологічної будови прямої кишки показали, що кількість складок слизової оболонки, їхня форма і розміри у прямій кишці досліджених куликів мінливі:

1) у *Pl. squatarola*, *Ch. hiaticula*, *Ph. pugnax*, *T. ochropus*, *T. nebularia*, *T. erythropus* слизова оболонка утворює 4-6 добре виражених складок, які мають листоподібну або язиковоподібну форму, висота їх складає від 216,2 мкм до 600,3 мкм, м'язова пластинка заходить глибоко в складки, її товщина складає від 19,4 мкм до 48,6 мкм (рис. 9);

2) у *T. glareola*, *C. ferruginea*, *C. alpina*, *C. minuta*, *R. avosetta*, *G. gallinago* слизова оболонка прямої кишки утворює 2-4 невисокі складки (від 102,6 мкм до 196,5 мкм) округлої форми, пучки міоцитів м'язової пластинки фрагментарні, між складками і на їх поверхні слизова оболонка утворює широкі пластинки (рис. 10).

Рельєф слизової оболонки прямої кишки, як і в тонкому кишечнику, пластинчатий. Пластинки слизової оболонки прямої кишки розширюються біля основи. У більшості досліджених видів висота пластинок складає 141,4 – 70,7 мкм. У *R. avosetta*, *T. nebularia*, *T. erythropus*, *Ph. pugnax* пластинки залишаються високими (277,1 – 372,2 мкм), іноді утворюють звивини. Щільність розташування пластинок у всіх досліджених видів зменшується в каудальному напрямку, анастомози між пластинками не утворюються.

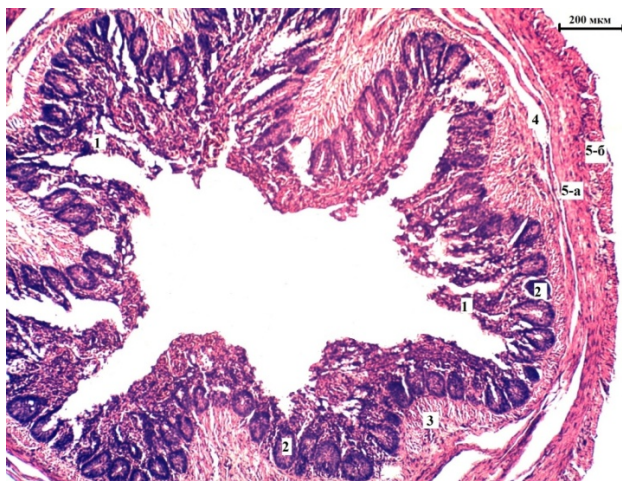


Рис. 9. Стінка прямої кишки пісочника великого (*Ch. hiaticula* L.) у каудальному відділі, поперечний зріз. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, х 40).

- 1 – пластинки;
- 2 – крипти;
- 3 – м'язова пластинка;
- 4 – підслизова основа;
- 5 – м'язова оболонка (а – внутрішній коловий; б – зовнішній поздовжній шар).



Рис. 10. Стінка прямої кишки коловодника болотяного (*T. Glareola* L.) у краніальній частині, поперечний зріз. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, х 100).

- 1 – складка;
- 2 – пластинки;
- 3 – крипти;
- 4 – м'язова пластинка;
- 5 – підслизова основа;
- 6 – м'язова оболонка (а – внутрішній коловий; б – зовнішній поздовжній шар).

Слизова оболонка прямої кишки у куликів вистелена одношаровим залозистим епітелієм, у складі якого переважають бокалоподібні клітини (рис. 11). У власній пластинці слизової оболонки крипти розташовуються в один шар, мають альвеолоподібну форму, діаметр крипт коливається від 12,7 мкм до 88,5 мкм. У криптах відмічено наявність клітин з фігурами мітозів, що свідчить про активну секреторну функцію крипт і постійні регенераційні процеси в епітелії прямої кишки. Збільшення кількості бокалоподібних клітин у складі

поверхневого епітелію сприяє підвищенню секретії слизу. М'язова пластинка заходить глибоко у складки слизової оболонки.

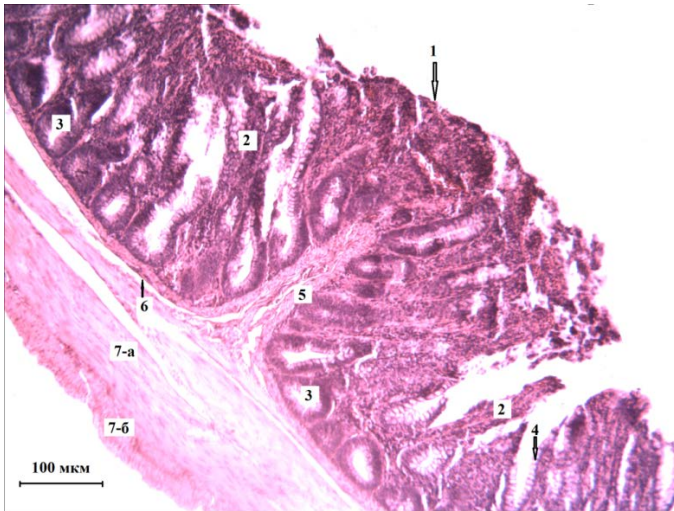


Рис. 10. Стінка прямої кишки коловодника великого (*T. nebularia* Gun.), поперечний зріз, краніальний відділ. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, x100).

- 1 – складка;
- 2 – пластинки;
- 3 – крипти;
- 4 – бокалоподібні клітини;
- 5 – м'язова пластинка;
- 6 – підслизова основа;
- 7 – м'язова оболонка (а – внутрішній коловий; б – зовнішній поздовжній шар).

У всіх досліджених куликів у стінці прямої кишки відмічено зміну взаємного розташування шарів м'язової оболонки, порівняно з тонким кишечником (внутрішній шар – коловий, а зовнішній – поздовжній), що сприяє прискоренню виведення неперетравлених решток корму. Товщина шарів м'язової оболонки у досліджених куликів мінлива – у більшості досліджених видів (за винятком *P. squatarola* і *C. ferruginea*) товщина внутрішнього колового шару коливається в межах від 97,1 мкм до 271,3 мкм, зовнішнього поздовжнього – від 25,2 мкм до 97,6 мкм.

Зовнішня серозна оболонка представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною.

Установлено, що всі оболонки стінки прямої кишки інтенсивно інфільтровані лімфоцитами, які виконують захисну функцію.

Топографія і розвиток гістологічних структур стінки прямої кишки досліджених куликів вкладаються в загальну схему будови стінки прямої кишки птахів [12] і не залежать від міграційної стратегії птахів.

ВИСНОВКИ

1. На основі морфометричних досліджень кишечника куликів установлено високу його пластичність до зміни кормів та інтенсивності живлення на міграційних зупинках, що знаходить відображення у зміні маси і довжини кишечника.

2. У досліджених видів куликів установлено складну архітектуру рельєфу слизової оболонки кишечника. Слизова оболонка всіх відділів кишечника має пластинчастий рельєф різного ступеня складності – лабіринти, звивини, що сприяє збільшенню поверхні травлення і всмоктування поживних речовин.

3. Установлено, що особливістю стінки тонкого кишечника куликів є багат шарове розташування крипт у власній пластинці слизової оболонки по всій його довжині. Висока проліфераційна здатність камбіальних клітин крипт і їх багат шарове розташування забезпечують високу секреторну і регенераційну активність ентероцитів, що сприяє інтенсифікації процесів травлення, особливо під час активного живлення куликів на міграційній зупинці.

4. Двошаровість м'язової оболонки є характерною ознакою скоротливого апарату стінки травного тракту куликів (внутрішній шар – поздовжній, зовнішній – коловий). Взаємне розташування шарів м'язової оболонки у стінці прямої кишки, порівняно із стінкою тонкого кишечника, змінюється на протилежне, що пов'язано з активізацією перистальтики стінки прямої кишки і швидким виведенням неперетравлених решток корму.

Література

1. Гаврилов В.В. Алгоритм пересчета бюджета времени в бюджет энергии в экологической энергетике куликов / В.В. Гаврилов // Актуал. пробл. экол. и зоокультуры : Моск. гос. акад. вет. мед. и биотехнол. – М., 1995. – С. 122–127.
2. Гаврилов В.М. Экологические, функциональные и термодинамические предпосылки и следствия возникновения и развития гомойотермии на примере исследования энергетики птиц / В. М. Гаврилов // Журнал общей биологии. – 2012. – Т. 73, № 2. – С. 88–113.
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. Дольник В.Р. Миграционное состояние птиц / В.Р. Дольник. – М., 1975. – 399 с.
5. Дольник В.Р. Сравнение энергетических расходов на миграцию и зимовки у птиц / В.Р. Дольник // Русский орнитологический журнал. – 2009. – Т. 18. – Вып. 458. – С. 82–84.
6. 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.
7. Коц С.М. Морфофункціональна характеристика травної системи птахів родини чаплевих (*Adreidae*) : автореф. дис. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук : спец. 03.00.08 "Зоология" / С. М. Коц. – Київ, 2010. – 20 с.
8. Лилли Р. Патологическая техника и практическая гистохимия / Р. Лилли; [перев. с англ. В.В. Португалова]. – М. : Мир, 1969. – 645 с.
9. Харченко Л.П. Формування різних типів живлення в філогенезі птахів / Л.П. Харченко // Біологія та валеологія : Збірник наукових праць. – Харків : ХНПУ, 2000. – Вип. 3. – С. 13–18.
10. Харченко Л.П. Порівняльно-морфологічна характеристика травного тракту птахів різної трофічної спеціалізації / Л. П. Харченко // Матеріали Всеукраїнської наукової конференції "Сучасні проблеми зоологічної науки.

Наукові читання, присвячені 170-річчю заснування кафедри зоології та 100-річчю з дня народження проф. О.Б. Кістяківського”. – К. : ВПЦ “Київський університет”, 2004. – С. 185–189.

11. Харченко Л.П. Морфофункціональні особливості травної системи птахів, пов'язані з польотом і кормодобувним стереотипом / Л.П. Харченко, О.С. Скічко, І.О. Ликова // Біологія та валеологія : Збірник наукових праць. – Харків : ХНПУ, 2009. – Вип. 11. – С. 102–108. Режим доступа к журналу: [http://nauka.hnpu.edu.ua/sites/default/files/fahovi%20vudannia/2010/Biologia%20valeologia%2011/15 Harchenko.pdf](http://nauka.hnpu.edu.ua/sites/default/files/fahovi%20vudannia/2010/Biologia%20valeologia%2011/15%20Harchenko.pdf)

12. Харченко Л.П. Закономірності морфофункціональної організації травної системи птахів різних трофічних спеціалізацій: дис. ... доктора біол. наук : 03.00.08 / Харченко Людмила Павлівна. – Дніпропетровськ, 2007. – 332 с.

13. 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.

14. Anderson K.J. The broad-scale ecology of energy expenditure of endotherms / K.J. Anderson, Jetz W. // Ecol. Lett. – 2005. – № 3. – Т. 8. – P. 310–318.

15. Calder W.A. Consequences of body size for avian energetics / W.A. Calder // Publ. Nuttalli Ornithol. Club. – 1974. – № 15. – P. 86–151.

16. 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.

17. Jehl J.R. Fat loads and flightlessness in Wilson's phalaropes / Jehl J. R. // Condor. – 1997. – № 2. – Т. 99. – P. 538–543.

18. King J.R. Seasonal allocation of time and energy resources in birds / J.R. King // Publ. Nuttalli Ornithol. Club. – 1974. – № 15. – P. 4–60.

19. Landys-Ciannelli M. Strategic size changes of internal organs and muscle tissue in the Bar-tailed Godwit during fat storage on a spring stopover site / M. Landys-Ciannelli, T. Piersma, J. Jukema // Functional Ecology. – 2003. – № 17. – P. 151–159. – Режим доступу до журн. : [http://folk.uio.no/larsejo/tits/documents/Landys-Ciannelli et al. 2003.pdf](http://folk.uio.no/larsejo/tits/documents/Landys-Ciannelli%20et%20al.%202003.pdf)

20. Lindstrom A. Basal metabolism and energy intake rates in migrating birds / A. Lindstrom, A. Kvist // Limosa. – 1996. – № 2. – Т. 69. – P. 74–75.

21. 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.

22. Piersma T. Guts don't fly: Small digestive organs in obese Bar-tailed Godwits / T. Piersma, R. E. Gill // Auk. – 1998. – Т. 115. – Vol. 1. – P. 196–203.

23. Piersma T. Is There a “Migratory Syndrome” Common to All Migrant Birds? [Електронний ресурс] / T. Piersma, J. Pйrez-tris, H. Mouritsen, F. Bairlein // New York Academy of Sciences. – 2005. – № 1046. – P. 282–293. – Режим доступу до журн.: http://www.rug.nl/research/animal-ecology/_pdf/_2005/3piersma05.pdf

24. Starck J.M. Limits to the structural plasticity of the avian intestine / J.M. Starck // Adv. Ethol. – 1998. – № 33. – P.107.

25. Weber J-M. The physiology of long-distance migration: extending the limits of endurance metabolism / J-M. Weber // J. Exp. Biol. – 2009. – № 212. – P. 593–597.

Анатомо-гистологическое строение кишечника куликов (Charadrii) как мигрантов. Лыкова И.А., Харченко Л.П. – Исследовано анатомическое и гистологическое строение кишечника куликов. Установлено, что на миграционных остановках увеличивается длина и масса кишечника как реакция на большое количество употребляемых кормов при интенсивном питании куликов на миграционных остановках. Гистологические исследования показали многослойность расположения кишечных крипт в собственной пластинке слизистой оболочки, а также высокую пролиферационную способность камбиальных клеток крипт, что обуславливает высокую секреторную и регенерационную активность энтероцитов, что способствует восстановлению слизистой оболочки кишечника. Установлено изменение взаимного расположения слоев мышечной оболочки стенки прямой кишки, что связано с активизацией ее перистальтики и ускоренным выведением не переваренных остатков корма.

Ключевые слова: кулики, кишечник, морфологическое и гистологическое строение.