

УДК591.4+591.132:598.2

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

## МАКРОСКОПІЧНА БУДОВА ШЛУНКА ПТАХІВ РІЗНИХ ТРОФІЧНИХ СПЕЦІАЛІЗАЦІЙ

Харченко Л.П.

*Харківський національний педагогічний університет імені Г.С. Сковороди*

Установлена залежність будови шлунка птахів від трофічної спеціалізації. У порівняльно-анатомічному аспекті досліджені шлунки птахів з різними типами живлення: м'ясоїдний, комахоїдний, зерноїдний, рослиноїдний, всеїдний. У результаті досліджень встановлено, що всіх досліджених птахів за камерністю шлунків можна розділити на кілька груп: 1) анатомічно однокамерний шлунок з пілоричним мішком і анатомічно однокамерний без пілоричного мішка; 2) анатомічно двокамерний шлунок. Установлені особливості будови слизової оболонки м'язового шлунка, пов'язані з консистенцією корму і його фізичними властивостями. З'ясовано, що у птахів, які живляться малокалорійною їжею, збільшення розмірів м'язового шлунка відбувається за рахунок розвитку дорсальної, вентральної і проміжної мускулатури.

**Ключові слова:** птахи, шлунок, трофічна спеціалізація, типи живлення.

**The macroscopic building of stomachs of birds of different trophic specializations.**  
**Kharchenko L.P.** – The article defines the dependence of birds' stomachs on their trophic specialization. In accord with the comparative-anatomic aspect the stomachs of birds of different types of feeding (carnivorous, insectivorous, granivorous, herbivorous and omnivorous) are analyzed. As the result of the research it has been clarified that the birds under analysis can be classed into several groups according to the stomach cameras: 1) anatomically unicameral stomach with the pyloric bag and anatomically unicameral stomach without the pyloric bag; 2) anatomically bicameral stomach. The peculiarities of the structure of the muscle stomach mucous tunic that are presupposed by the thickness of food and its physical properties are established. It is found out that the birds that feed on subcaloric food may increase the muscle stomach size depending on the development of dorsal, ventral and intermediary musculature.

**Key words:** birds, stomach, trophic specialization, types of feeding.

### ВСТУП

У середині ХХ століття кількість робіт з морфології травної системи птахів почала зростати. Більшість із них виконувалася на сільськогосподарській птиці й була спрямована на вивчення процесів живлення, травлення, засвоєння різних видів кормів. Вивчення морфології органів травного тракту було підпорядковане саме цим питанням.

Найбільш фундаментальною роботою цього періоду (щодо диких птахів) була монографія П.Г. Дементьєва [3], присвячена різним аспектам біології й морфології птахів. Основна увага в ній була приділена різноманітності будови шлунка птахів. Зокрема, П.Г. Дементьєв зазначає залежність розмірів і форми залозистого шлунка від кількості й величини об'єктів живлення, що надходять до нього.

А.М. Уголев [5; 6] зазначає, що в процесі еволюції в прашурів зерноїдних птахів послаблювалась секреторна і підсилювалась рухова функція каудального відділу шлунка. У результаті останній перетворився в м'язовий шлунок з товстими стінками й зроговілою внутрішньою поверхнею – кутикулою.

Автори [9], які на прикладі хижих птахів вивчали м'ясоїдний тип живлення, дійшли висновку, що ці птахи мають порівняно короткий травний тракт, добре розвинений залозистий шлунок і слабо виражений м'язовий з тонким шаром м'язів. Дослідження М.Б. Аманової і Н.М. Мамедової [2] не підтверджують зазначених вище даних про будову шлунка в хижих птахів. Автори вважають, що хижі птахи мають анатомічно однокамерний шлунок.

Деякі дослідники [8] встановили, що розвиток м'язового шлунка перебуває в прямій залежності від фізичних властивостей корму. Розвиток м'язової оболонки корелює з консистенцією кормів. Дослідження М.Б. Аманової [1] підтверджують це положення: у саксаульної сойки, яка живиться жорсткими, сухими і твердими кормами, значної товщини досягає стінка м'язового шлунка. М'язовий шлунок галки, що живиться більш м'якою їжею, автор відносить до категорії порівняно тонкостінних.

Основна мета проведених досліджень – установити залежність будови шлунка птахів різних трофічних спеціалізацій на макроскопічному рівні від консистенції, калорійності, фізичних властивостей корму.

## МАТЕРІАЛИТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Будову шлунка досліджено у 57 видів птахів, що представляли 33 родини, 15 рядів представників класу птахів (*Aves*), а саме: пірникозоподібні (*Podicipediformes*), пеліканоподібні (*Pelecaniformes*), лелекоподібні (*Ciconiiformes*), гусеподібні (*Anseriformes*), соколоподібні (*Falconiformes*), куроподібні (*Galliformes*), журавлеподібні (*Gruiformes*), сивкоподібні (*Charadriiformes*), голубоподібні (*Columbiformes*), совоподібні (*Strigiformes*), серпокрильцеподібні (*Apodiformes*), дрімлюгоподібні (*Caprimulgiformes*), ракшеподібні (*Coraciiformes*), дятлоподібні (*Piciformes*), горобцеподібні (*Passeriformes*).

Дослідження анатомічної будови шлунка проводилося на свіжому, замороженому або фіксованому в 5-6% нейтральному водному розчині формаліну. Макроморфологічні дослідження включали вивчення морфометричних показників; дослідження макро- та мікрорельєфу внутрішньої поверхні слизової оболонки шлунка. Дослідження макрорельєфу внутрішньої поверхні шлунка проводили на фіксованих препаратах з використанням стереоскопічного мікроскопа МБС-10. Фотографування проводили цифровим фотоапаратом "Samsung".

## РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Для порівняльно-морфологічного дослідження шлунка птахів нами були виділені такі основні параметри, або ознаки: 1) камерність шлунка; 2) форма шлунка (залозистого і м'язового); 3) будова і макрорельєф слизової оболонки

залозистого і м'язового шлунків (шлункових ямок, кутикулярного шару), наявність сліпих мішків й інших морфологічних структур; 4) товщина стінок м'язового шлунка.

Анатомічне дослідження шлунка птахів показало, що за камерністю шлунка всіх досліджених птахів можна розділити на кілька груп:

1. Птахи, для яких характерний анатомічно однокамерний шлунок або шлунок залозистого типу. Однокамерний шлунок за деякими особливостями будови має відмінності в різних груп птахів:

а) шлунок залозистого типу з добре вираженим пілоричним міхуром: представники рядів лелекоподібні, веслоногі. Макроморфологія пілоричного міхура дозволяє зробити висновки, що вхід і вихід з нього регулюється замикаючими слизово-м'язовими кільцевими складками, тому їжа надходить у наступні відділи травного тракту порційно, що є пристосуванням для більш тривалої затримки її в шлунку, тобто для більш ефективного травлення [4];

б) шлунок залозистого типу без пілоричного міхура: представники рядів соколоподібні, совоподібні. Особливістю будови шлунка цих птахів є відсутність анатомічного розподілу на дві камери (рис. 1, 2).

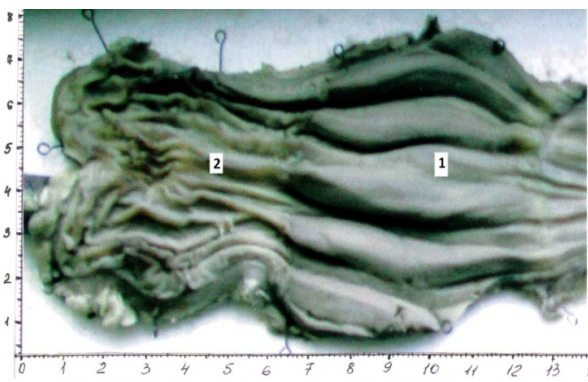


Рис. 1 Однокамерний шлунок беркута (*Aquila chrysaetos* L.). Макропрепарат.  
1 – кардіальний відділ шлунка;  
2 – пілоричний відділ шлунка

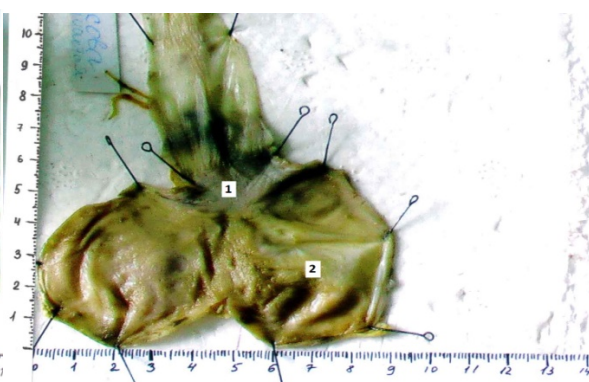


Рис. 2 Однокамерний шлунок сови вухатої (*Asio otus* L.). Макропрепарат.  
1 – кардіальний відділ шлунка;  
2 – пілоричний відділ шлунка

Наші дослідження показали, що група м'ясоїдних птахів за анатомічною будовою шлунка дуже неоднорідна.

Особливий інтерес являє шлунок у беркута. Форма шлунка веретеноподібно витягнута. На поздовжньому розрізі в порожньому шлунку чітко виділяються дві складчасті зони. Перша зона відповідає залозистому шлунку і її слизова оболонка утворює великі поздовжні складки, велику кількість шлункових ямок, в які відкриваються протоки глибоких складних залоз і виділяється пепсин. Друга зона відповідає м'язовому шлунку, в якій складки дуже глибокі, ребристі.

У каудальній частині шлунка рельєф слизової ускладнюється за рахунок утворення поперечних складок, комірок і відбувається потовщення стінки цієї

частини шлунка за рахунок значного розвитку бокових і вентральних м'язів. Очевидно, це пов'язано з більш ефективною пролонгацією хімуса з ферментами шлунка, а також зворотною перистальтикою при закиданні хімусу із дванадцятипалої кишки в м'язовий шлунок, що сприяє ефективному процесу травлення.

Для сови вухатої характерний великий за розмірами однокамерний шлунок, що має округлу форму, дуже тонкі стінки, вся поверхня шлунка має гладенький рельєф. У кардіальній частині шлунка, яка топографічно і, очевидно, функціонально відповідає залозистому шлунку двокамерних шлунків, виділяється світла зона, що має велику кількість отворів вивідних протоків секреторних залоз. Пілорична частина шлунка, яка відповідає м'язовому шлунку, займає значно більший об'єм від загального об'єму шлунка (до 70 %); уся поверхня пілоричної частини шлунка вистелена досить товстою кутикулою (0,3 – 0,5 мм).

Як відомо, погадки в птахів формуються в м'язовому шлунку. При розтині шлунків, заповнених їжею, можна було побачити велику кількість вовни й кісток, з яких і формуються погадки, а також уже сформовані, але не виведені погадки.

2. Птахи, для яких характерний анатомічно виражений двокамерний шлунок, представники рядів: горобцеподібні, куроподібні, голубоподібні, сивкоподібні, ракшеподібні, дятлоподібні, журавлеподібні, норцеподібні, гусеподібні, дятлоподібні, серпокрильцеподібні (рис. 3, 4, 5, 6).

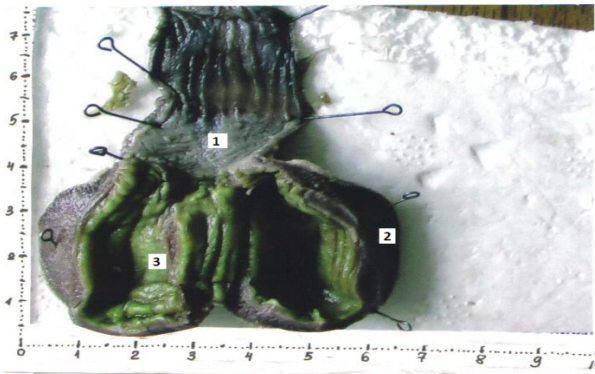


Рис. 3 Двокамерний шлунок грака (*Corvus frugilegus* L.). Макропрепарат.  
1 – залозистий шлунок,  
2 – м'язовий шлунок, 3 – кутикула

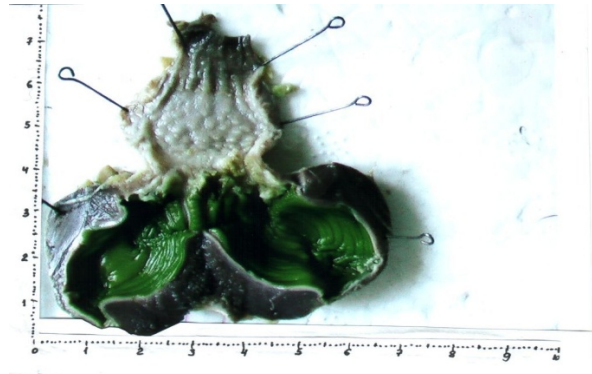


Рис. 4 Двокамерний шлунок фазана (*Phasianus colchicus* L.). Макропрепарат.  
1 – залозистий шлунок;  
2 – м'язовий шлунок; 3 – кутикула

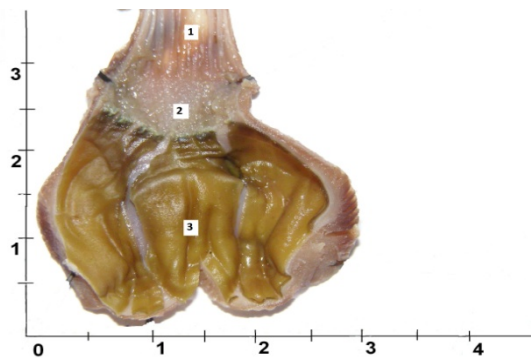


Рис. 5 Двокамерний шлунок сорокопуга сірого (*Lanius exubitor* L.) Макропрепарат.

- 1 – стравохід;
- 2 – залозистий шлунок;
- 3 – м'язовий шлунок

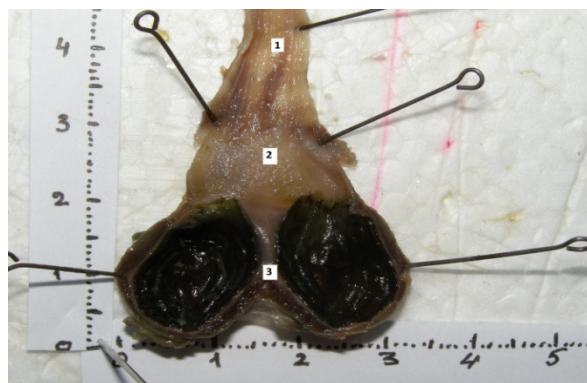


Рис. 6 Двокамерний шлунок серпокрильця чорного (*Apus apus* L.) Макропрепарат.

- 1 – стравохід;
- 2 – залозистий шлунок;
- 3 – м'язовий шлунок

Двокамерний шлунок птахів поділяють на залозистий і м'язовий. Залозистий шлунок має відносно малу (0,1% – 0,5% від загальної маси тіла) масу і відрізняється різноманіттям форм: 1) веретеноподібний шлунок – крижень, голуб сизий, дрізд співочий, дрохва, сорока, слуква, водяна курочка, вівчарик, перепілка, ластівка берегова, горобець хатній, посмітюха, бджолоїдка; 2) бочкоподібний – грак, сиворакша, сойка, зяблик, чирянка мала, пастушок, жовна зелена, мартин звичайний, мартин срібlistий, норець, коловодник лісовий, куріпка біла, фазан; 3) форма, що нагадує зрізаний конус (каудальна частина залозистого шлунка розширена) – лиска, вивільга, жайворонок польовий, щиглик.

Корм із стравоходу проходить через залозистий шлунок транзитом, майже не затримуючись. Шлунковий сік, який виділяють глибокі складні залози залозистого шлунка разом з кормом потрапляє в м'язовий шлунок, де і відбуваються основні процеси механічної обробки корму і шлункового травлення.

Дослідження слизової оболонки залозистого шлунка показали, що її характерною ознакою є складчастість і наявність отворів вивідних протоків різного діаметра, які відкриваються в шлункові ямки. Така будова слизової оболонки залозистого шлунка характерна для переважної більшості досліджених птахів – мартин срібlistий, вівчарик, кропив'янка сіра, щиглик, чирянка мала, перепілка японська, куріпка сіра, коловодник лісовий, водяна курочка, посмітюха, жайворонок польовий, бджолоїдка, сорока, крижень, ластівка берегова, сиворакша, мартин звичайний, боривітер звичайний, балобан, сова вухата, сапсан, чапля сіра, норець, голуб сизий, яструб малий, горлиця кільчаста, грак, куріпка біла. Найбільш високі складки виявлені в голуба сизого – 0,5-0,8 мм; сірої куріпки – 0,3-0,4 мм; бджолоїдки – 0,6 мм.

Ускладнення рельєфу слизової оболонки залозистого шлунка у птахів відбувається також за рахунок концентричних пластинок, що в основному розташовуються навколо сосочків отворів вивідних протоків залоз у вигляді

кругових складок. Гіллястозвивисті складки, які розташовані навколо отворів залоз, виявлені у вивільги звичайної, луна польового, яструба великого, кропив'янки сірої, куріпки білої, норця, коловодника лісового, боривітра звичайного, мартина звичайного, дрозда співочого, лиски; дугоподібні складки відзначені в канюка звичайного, пастушка, баклана великого, щиглика, чирянки малої. Крім складок різної форми навколо отворів вивідних протоків залоз трапляються вирости у вигляді "ворсинок". Найбільш високі "ворсинки" відзначені у ворони сірої.

М'язовий шлунок за розмірами і формою більш різноманітний порівняно із залозистим. На основі аналізу дослідженого матеріалу були виділені такі форми м'язового шлунка: 1) еліпсоподібна – жайворонок рогатий, жайворонок польовий, коловодник лісовий, лиска, горобець польовий; 2) овальна – грак, сорока, слуква, пастушок, вівчарик, сиворакша, крижень, куріпка біла, фазан, бджолоїдка, горобець хатній; 3) дископодібна – голуб сизий, крижень, перепілка японська, ластівка берегова, жайворонок рогатий, горобець хатній; 4) яйцеподібна – жовна зелена, вивільга; 5) округла – горобець хатній і польовий, грак, бджолоїдка, куріпка біла, фазан, дрізд співочий, щиглик, водяна курочка, чирянка мала, зяблик, сойка; 6) мішкоподібна – норець, дрохва, мартин звичайний, мартин сріблястий.

Виявлені внутрішньовидові варіації форми м'язового шлунка, особливо у птахів зі змішаним типом живлення. Найменші варіації форми м'язового шлунка відзначені у зерноїдних, комахоїдних, рослиноїдних, у яких форма шлунка залишається практично постійною.

У досліджених птахів різної трофічної спеціалізації відносна маса м'язового шлунка складає 1,5–10 % від загальної маси тіла. У процесі досліджень виявлені також внутрішньовидові варіації маси м'язового шлунка в залежності від сезонності, використання кормів різного походження і їх консистенції (на прикладі представників роду воронових).

Особливий інтерес має м'язовий шлунок у представників ряду гусеподібних. При відносно великій масі тіла цих птахів м'язовий шлунок у них має відносно невелику масу (1,1%-1,5% від маси тіла) і у 1,5 рази менший, ніж у представників ряду куроїдних, які мають практично таку ж масу і розміри тіла.

Порівняльний аналіз будови шлунків птахів різних трофічних груп дозволяє стверджувати, що розміри й форма м'язового шлунка в них залежать, в першу чергу, від трофічної спеціалізації. Відносно незначні розміри м'язового шлунка в гусеподібних, мабуть, можна пояснити частково тим, що хімічна обробка їжі в них починається вже в каудальному відділі стравоходу, що підтверджують гістологічні дослідження. Різні варіації форми м'язового шлунка горобця хатнього і польового, певно, пояснюються дуже швидким переключенням на корми різного походження та зміною корму в різні сезони року.

Особливістю будови м'язового шлунка птахів є наявність так званих сліпих мішків. Бокові м'язи м'язового шлунка відділені між собою сухожильними перемичками і сухожильним дзеркальцем. Сліпі мішки завжди розташовані на протилежних боках м'язового шлунка. Стінки сліпих мішків дуже тонкі і еластичні. При цьому кожен із сліпих мішків має зв'язок з відповідними боковими м'язами. Функціонально сліпі мішки за рахунок еластичності стінок забезпечують перемішування корму в замкненому об'ємі м'язового шлунка, тобто є «резервом» збільшення його об'єму. Як показали результати наших досліджень, розвиток сліпих мішків у м'язовому шлунку різних видів птахів неоднаковий: сильно виражені сліпі мішки мають грак, голуб сизий, коловодник лісовий, куріпка біла, сорока, щиглик, водяна курочка, пастушок, жайворонок польовий, вівчарик, посмітюха; середньо виражені – крижень, ластівка берегова, перепілка японська, сойка, чирянка мала, слуква; слабо виражені або взагалі відсутні – вивільга, сиворакша, зяблик, жовна зелена, норець, мартин срібlistий, мартин звичайний. Краніальний і каудальний сліпі мішки однаково розвинені в куріпки білої, голуба сизого, бджолоїдки, коловодника лісового, крижня. У фазана краніальний сліпий мішок сильно розвинений, зміщений на вентральний бік й утворює своєрідний «рукав». У грака і дрохви ступінь вираженості сліпих мішків дуже варіює, але в більшості випадків каудальний сліпий мішок виражений сильніше, а в коловодника лісового й куріпки білої сильніше виражений краніальний сліпий мішок.

Слизова оболонка сліпих мішків формує поперечні складки. Найдрібніші складки, зазвичай, розташовуються біля пілоруса. Крижень має найбільш сітчасту поверхню слизової в сліпих мішках, де поздовжні складки розгалужуються і разом з поперечними складками утворюють неправильний сітчастий рельєф.

Слизова оболонка м'язового шлунка вкрита кутикулою, що має пошарову будову. Найбільш чітко пошаровість кутикули виявлена у фазана і грака (5–7 шарів). Спостерігається залежність між товщиною кутикулярного шару і типом живлення. У птахів, що живляться рослинною їжею, багатою на клітковину, вона найбільш міцна, тверда і товста (крижень – 1-1,5 мм; фазан – 0,8-1,1 мм). Серед комахоїдних птахів у ластівки берегової товщина кутикули дорівнює 0,2-0,3 мм, у бджолоїдки – 0,3-0,4 мм.

У більшості двокамерних шлунків на межі між залозистим і м'язовим шлунками знаходиться перешийок, де одночасно відзначені поперечні і поздовжні складки.

На межі між виходом зі шлунка і входом в дванадцятипалу кишку в птахів є слизово-м'язова складка – пілорус, – що навіть у розслабленому стані перешкоджає потраплянню гастролітів або неперетравленої їжі у кишечник. Пілорус у більшості досліджених птахів покритий кутикулою і має гладкий або сітчастий рельєф.

У досліджених видів птахів з різною трофічною спеціалізацією нами виділено 4 типи пілорусів: 1) кільцеподібний складчастий у м'ясоїдних птахів,

для яких характерний анатомічно однокамерний шлунок; 2) щілиноподібний або шлюзовий – дві гладенькі або сітчасті складки у птахів з добре вираженим м'язовим шлунком, і з різним ступенем розвитку сліпих мішків – зерноїдні, комахоїдні, рослиноїдні, всеїдні; 3) проміжний тип будови пілоруса характеризується вузьким просвітом виходу у дванадцятипалу кишку і зміщенням краніального сліпого мішка на вентральний бік, зовні пілорус має вигляд виступу над тілом шлунка (фазан, дрохва, норець); 4) пілорус, якому передують пілоричний мішок (рибоїдні).

### ВИСНОВКИ

Порівняльно-анатомічне вивчення шлунка в досліджених птахів з різною трофічною спеціалізацією дозволяє зробити висновки, що його будова залежить від типу живлення. Так, відносно м'яка білково-ліпідна їжа птахів іхтіофагів у процесі еволюції сприяла формуванню однокамерного шлунка залозистого типу, який відносно тонкостінний, з добре розвиненим залозистим апаратом. Для шлунка цих птахів характерне специфічне утворення – пілоричний мішок, що слугує для більш тривалої затримки їжі.

У птахів, які заковтують відносно велику здобич або відривають великі її шматки (м'ясоїдні) в процесі еволюції сформувався також анатомічно однокамерний шлунок, але без пілоричного мішка. Спеціалізація птахів до живлення більш грубими концентрованими кормами рослинного походження, а також комахами з твердим хітиновим покривом привела до диференціації шлунка на два чітко виражених відділи: залозистий і м'язовий (рослиноїдні, зерноїдні, комахоїдні, всеїдні). Як наслідок пристосування до живлення малокалорійною їжею в рослиноїдних птахів збільшуються розміри переважно м'язового шлунку за рахунок розвитку дорсальної, вентральної і проміжної мускулатури, з'являються додаткові структури (сліпі мішки), ускладнюється рельєф слизової оболонки, утворюється кутикулярний шар різної товщини.

### Література

1. Аманова М.Б. Эколого-морфологические и физиологические адаптации водного обмена птиц Каракумов / М.Б. Аманова. – [Под. ред. А.К. Рустамова]. – Ашхабад : Илым, 1982. – 201 с.
2. Аманова М.Б. Морфологическая адаптация пищеварительного тракта птиц различной пищевой специализации / М.Б. Аманова, Н.М. Мамедова // Экология и охрана окружающей среды: Тез. докл. II Междунар. науч.-практ. конф. (Пермь, 12 – 15 сент.). – Пермь, 1995. – Ч. 2. – С. 8 – 9.
3. Дементьев Г.П. Птицы: Руководство по зоологии / Г.П. Дементьев – М. – Л. : Изд-во АН СССР, 1940. – 425 с.
4. Коц С.М. Морфологія та адаптивні особливості органів травної системи сірої чаплі (*ArdeacinereaL.*) / С.М. Коц // Біологія та валеологія. – Харків : ХДПУ, 2000. – Вип. 3. – С. 65 – 72.



5. Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций / А.М. Уголев – Л. : Наука, 1985. – 544 с.

6. Уголев А.М. Эволюционная физиология пищеварения / А.М. Уголев, Н.Н. Иезуитов, В.А. Цветкова // Руководство по физиологии. Эволюционная физиология. – Л. : Наука, 1983. – С. 301–310.

7. Харченко Л.П. Морфология желудков птиц с различным типом питания / Л.П. Харченко // Вісник Луганського державного педагогічного університету ім. Т.Шевченка. – 2000. – № 6 (26). – С. 83–87.

8. Hilton G.M. Digestive strategies in meat and fish-eating birds / G.M. Hilton, D.C. Houston, R.W. Farness // Abstr. 22<sup>nd</sup> Int. Ornithol. Congr., (Durban, 16 – 22 Aug., 1998). – Ostrich. – 1998. – 69, № 1 – 2. – P. 114.

9. Richardson K.C. The alimentary tract of a specialist frugivore, the mistletoebird, *Dicaeum hirundinaceum*, in relation to its diet / K.C. Richardson, R.D. Woller // Austral. J. Zool. – 1988. – 36, № 4. – P. 373–382.

**Макроскопическое строение желудка птиц различной трофической специализации.**

**Харченко Л. П.** – Установлена зависимость строения желудка птиц от их трофической специализации. В сравнительно-анатомическом аспекте исследованы желудки птиц с различными типами питания: плотоядный, насекомоядный, зерноядный, растительноядный, всеядный. В результате исследований установлено, что всех исследованных птиц по камерности желудка можно разделить на несколько групп: 1) анатомически однокамерный желудок с пилорическим мешком и анатомически однокамерный без пилорического мешка; 2) анатомически двухкамерный желудок. Установлены особенности строения слизистой оболочки мышечного желудка, обусловленные консистенцией корма и его физическими свойствами. Установлено, что у птиц, которые питаются малокалорийным кормом, увеличение размеров мышечного желудка происходит за счет развития дорсальной, вентральной и промежуточной мускулатуры.

**Ключевые слова:** птицы, желудок, трофическая специализация, типы питания.