

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ім. І.І. ШМАЛЬГАУЗЕНА**

ЛИКОВА ІРИНА ОЛЕКСАНДРІВНА

УДК 598.24:591.132

**МОРФОФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ТРАВНОЇ
СИСТЕМИ КУЛИКІВ (CHARADRII) ЯК МІГРАНТІВ**

03.00.08 – зоологія

Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня

кандидата біологічних наук

Київ – 2015

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана на кафедрі зоології Харківського національного педагогічного університету імені Г.С. Сковороди Міністерства освіти і науки України.

Науковий керівник: доктор біологічних наук, професор
Харченко Людмила Павлівна,
Харківський національний педагогічний
університет імені Г.С. Сковороди,
завідувач кафедри зоології.

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Ковтун Михайло Фотійович,
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена
НАН України, головний науковий співробітник
відділу еволюційної морфології хребетних;

кандидат біологічних наук
Давиденко Ігор Валентинович,
Київський національний університет
імені Тараса Шевченка, Навчально-науковий центр
«Інститут біології», науковий співробітник
Науково-дослідної лабораторії «Ботаніки та зоології».

Захист відбудеться «8» грудня 2015 року о 10-00 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.153.01 Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01601, м. Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15.

Із дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01601, м. Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15.

Автореферат розісланий «6» листопада 2015 року.

Вчений секретар

спеціалізованої вченої ради



Ю. К. Куцоконь

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. 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 (Дольник, 1975, 1995, 2004, 2009; Гаврилов, 2001, 2012; King, 1974; Lindstrom, Kvist, 1996; Jehl, 1997; Cherel, 1998; Anderson, Jetz, 2005; Piersma et al., 2005; Vaillancourt, 2007; Weber., 2009). Результати інших досліджень показали, що пластичність травної системи птахів-мігрантів забезпечує швидке накопичення жирових запасів перед міграцією і їхнє відновлення на міграційних зупинках (McWilliams, Karasov, 2001, Харченко та ін., 2009).

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 (Замосковський, 1989; Харченко, 2004, 2005, 2006, 2007, 2011, 2014; Коц, 2009, 2010). Поряд із цим, практично не досліджувалася морфофункціональна організація травної системи птахів-мігрантів. У зв'язку з цим актуальними є дослідження органів травної системи куликів, які здійснюють довготривалі перельоти, швидко переключаються на корми різного походження і за короткі терміни відновлюють енергетичні запаси.

На сьогодні, травна система куликів досліджена фрагментарно, комплексні дослідження морфофункціональної організації травної системи куликів відсутні. Не досліджувалися і не аналізувалися взаємозв'язки між морфологічними структурами стінки травного тракту птахів-мігрантів і швидкістю процесу жиронакопичення; жирнокислотний склад ліпідів у тканинах і органах куликів; джерела надходження незамінних полієнових жирних кислот до організму куликів на міграційних зупинках.

Це і стало мотивацією для постановки мети і завдань дослідження.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота виконана на кафедрі зоології природничого факультету Харківського національного педагогічного університету імені Г.С. Сковороди в складі проблеми "Тваринний світ: вивчення і раціональне використання" відповідно до теми "Закономірності розвитку й адаптивних перебудов органів в онтогенезі й філогенезі хребетних" (шифр 2.3.4.1.20, державний реєстраційний номер 0103U000498).

Мета і завдання дослідження.

Мета – з'ясувати особливості морфофункціональної організації травної системи куликів як мігрантів.

Для досягнення поставленої мети необхідно було вирішити такі *завдання*:

1. Дослідити анатомічну і гістологічну будову травної системи куликів.
2. Оцінити пластичність травної системи куликів за зміною морфометричних показників тіла і органів травної системи куликів на міграційних зупинках.
3. Виявити і дослідити захисні структури травного тракту куликів.
4. Проаналізувати особливості будови травної системи куликів як мігрантів.
5. Дослідити жирнокислотний склад ліпідів тканин і органів куликів на

міграційних зупинках в Азово-Чорноморському регіоні та показати їх значення у підтримці міграційного стану куликів.

6. Визначити вміст незамінних жирних кислот в основних кормових об'єктах куликів на міграційних зупинках в Азово-Чорноморському регіоні.

Об'єкт дослідження – представники класу Aves, ряду Сивкоподібні (Charadriiformes), підряду кулики (Charadrii).

Предмет дослідження – особливості морфофункціональної організації травної системи куликів як мігрантів.

Методи дослідження. Анатомічні, морфометричні, макро-мікроскопічні, гістологічні, біохімічні, статистичні.

Наукова новизна одержаних результатів. Уперше проведено комплексні дослідження і порівняльний аналіз анатомо-гістологічної організації травної системи птахів-мігрантів: куликів та представників ряду горобцеподібних (Passeriformes). Установлено загальні закономірності і особливості морфофункціональної організації травної системи куликів. З'ясовано механізми, які забезпечують високу інтенсивність процесу травлення і жиронакопичення на міграційних зупинках на біохімічному рівні.

Уперше проведено комплексні дослідження захисних та імунокомпетентних структур стінки травного тракту куликів. Уперше виявлено і досліджено на анатомічному і гістологічному рівнях дивертикул Меккеля як орган периферичної імунної системи куликів.

Уперше досліджено вміст загальних ліпідів і їх жирнокислотний склад у тканинах і органах куликів на міграційних зупинках в Азово-Чорноморському регіоні. У 9 видів літоральних безхребетних – основного корму куликів на міграційних зупинках в Азово-Чорноморському регіоні – досліджено вміст незамінних жирних кислот у складі загальних ліпідів і з'ясовано їхнє значення в інтенсифікації процесу травлення.

Теоретичне і практичне значення отриманих результатів. Результати досліджень істотно поглиблюють знання щодо морфофункціональної організації травної системи куликів як мігрантів; захисних структур травної системи птахів-мігрантів; особливостей процесу жиронакопичення в куликів на міграційних зупинках; трофічних зв'язків птахів-мігрантів з кормовими об'єктами на місцях міграційних зупинок.

Обґрунтовано положення про пластичність травної системи куликів як мігрантів і підтверджено відносну універсальність будови, що забезпечує птахам можливість переключатися на корми різного походження.

Результати дослідження вмісту ліпідів і їх жирнокислотного складу в тканинах і органах куликів можуть бути використані як один із чинників оцінки енергетичної готовності птахів до далеких міграцій. Отримані результати щодо вмісту незамінних жирних кислот в основному кормі куликів на міграційних зупинках можуть слугувати екологічними маркерами в моніторингу трофічних зв'язків куликів з кормовими об'єктами і стану водно-болотних угідь Азово-Чорноморського регіону.

Результати досліджень використовуються в навчальному процесі кафедри зоології Харківського національного педагогічного університету імені

Г.С. Сковороди (дані досліджень увійшли в програми навчальних дисциплін: "Зоологія хребетних", "Зоологія безхребетних", "Цитологія. Гістологія з основами ембріології", "Екологія тварин").

Особистий внесок здобувача. Дисертантом особисто сформульовано і обґрунтовано наукову концепцію, яка покладена в основу дисертаційної роботи, і виконано весь комплекс досліджень з усіх розділів роботи. Автором отримано і опрацьовано морфометричні дані; виготовлено гістологічні препарати; визначено вміст ліпідів і їх жирнокислотний склад у деяких тканинах і органах досліджених видів куликів і в організмах їх основних кормових об'єктів; проведено статистичну та комп'ютерну обробку, фотографування, аналіз, узагальнення й інтерпретацію отриманих результатів. Отримані наукові результати, що виносяться на захист, є особистим досягненням здобувача. У тій частині, що стосується науково-практичної новизни, висвітлено дані, отримані автором. У роботах, опублікованих у співавторстві, фактичний матеріал, основні положення та висновки належать дисертантові.

Апробація результатів дисертації. Матеріали дисертаційної роботи були заслухані на засіданнях кафедри зоології Харківського національного педагогічного університету імені Г.С. Сковороди. Основні положення дисертаційної роботи та її результати доповідалися і обговорювалися на конференціях різного рівня: на IX-й Міжнародній конференції орнітологів країн СНД "Кулики в изменяющейся среде Северной Евразии" (Кисловодск, 2012); на XII-й Міжнародній науково-практичній екологічній конференції «Структурно-функциональные изменения в популяциях и сообществах на территориях с разным уровнем антропогенной нагрузки» (Белгород, 2012); на III-й Міжнародній конференції студентів, аспірантів та молодих учених "Фундаментальні та прикладні дослідження в біології" (Донецьк, 2014); на Міжнародній науково-практичній конференції до 30-річчя Шацького національного природного парку «Національні природні парки – минуле, сьогодні, майбутнє» (Світязь, 2014); на XIV Міжнародній орнітологічній конференції Північної Євразії (Алмати, 18-24 серпня 2015 р.).

Публікації за темою дисертації. Результати дисертаційного дослідження викладено у 14 публікаціях, із яких 9 – у фахових виданнях, рекомендованих ДАК МОН України, із них 3 – у журналах, що входять до міжнародних наукометричних баз даних; 5 – тези і матеріали конференцій.

Структура та обсяг дисертації. Дисертація складається зі вступу, переліку умовних позначень, основної частини (4 розділи), висновків, додатку, списку використаних джерел, який нараховує 297 найменувань (163 – надруковані кирилицею, 134 – латиницею). Повний обсяг дисертації складає 207 сторінок, із них основного тексту 132 сторінки. Робота ілюстрована 75 рисунками, 23 таблицями (6 в основному тексті й 17 в додатку).

Подяки. Автор щиро вдячна за рекомендації та консультації в процесі виконання й написання дисертаційної роботи науковому керівнику д.б.н., професору Л.П. Харченко. Щира вдячність за всебічну допомогу в роботі співробітникам Азово-Чорноморської орнітологічної станції – д.б.н. Черничко Й.І.,

к.б.н. Черничко Р.М., к.б.н. Попенко В.М., Сучкову С.І. Автор щиро вдячна за допомогу колегам з інших наукових установ – к.б.н. Лісциній О.І., к.б.н. Жуковій Н.Ф., к.б.н. Кудлай О.С., к.б.н. Гребень О.Б. (Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України), к.б.н. Антоновському О.Г. (Таврійський державний агротехнологічний університет), к.вет.н. Рулі О.М., к.вет.н. Музиці Д.В. (Національний науковий центр Інституту Експериментальної і клінічної ветеринарної медицини), к.вет.н. Бирці В.С. (Харківська державна зооветеринарна академія), к.б.н. Воліній В.В. (Інститут проблем кріобіології і кріомедицини НАН України), к.хім.н. Шаповаловій І. (УкрНДІОЖ НААН України), викладачам та співробітникам кафедри зоології ХНПУ імені Г.С. Сковороди.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

У розділі проаналізовано стан досліджень анатомічної і гістологічної будови травної системи птахів і куликів, зокрема, представлено аналіз наукової літератури щодо особливостей трофіки птахів-мігрантів, енергетики польоту мігруючих птахів і значення жирових запасів для організму птахів-мігрантів; проаналізовано наукові матеріали з екології живлення куликів і їх кормових об'єктів на міграційних зупинках в Азово-Чорноморському регіоні. Аналіз наявних літературних джерел свідчить, що травна система куликів і її адаптації до тривалих міграцій досліджені фрагментарно і лише на анатомічному рівні. Практично не досліджені біохімічні характеристики жирів, які запасуються куликами у передміграційний період і на міграційних зупинках та шляхи надходження незамінних полієнових жирних кислот до організму птахів.

МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Матеріал для дисертаційної роботи зібрано протягом 5-ти років під час спільних експедиційних виїздів з орнітологами Азово-Чорноморської орнітологічної станції до водно-болотних угідь Запорізької, Херсонської областей та Криму і мисливських виїздах під час сезону полювання у цьому регіоні.

Будова травної системи куликів досліджена на анатомічному, макромікроскопічному та гістологічному рівнях у 105 особин, які належать до 3 родин, 10 родів, 18 видів: сивка морська *Pluvialis squatarola* (Linnaeus, 1758), пісочник великий *Charadrius hiaticula* Linnaeus, 1758, 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).

У процесі дослідження виготовлено понад 250 гістологічних препаратів.

У 6 видів куликів досліджено вміст загальних ліпідів і їх жирнокислотний склад у печінці, абдомінальному жири й грудних м'язях. Вміст загальних ліпідів і їх жирнокислотний склад визначено у 9 видів безхребетних: *Nereis zonata* Malmgren, 1867, *Hediste diversicolor* (Müller, 1776), *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931), *Idotea balthica* (Pallas, 1772), *Artemia salina* (Linnaeus, 1758), *Chironomus salinarius* (Kieffer, 1915), *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758), *Theodoxus astrachanicus* Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994, *Hydrobia acuta* (Draparnaud, 1805), які є основним кормом досліджених видів куликів на міграційних зупинках в Азово-Чорноморському регіоні.

Під час проведення досліджень біоетичні норми порушені не були.

Методи дослідження. *Морфологічні.* Дослідження анатомічної будови травної системи птахів проводили на свіжому або фіксованому в 5-6% водному розчині нейтрального формаліну матеріалі. Морфологічні дослідження, крім препарування птахів, передбачали визначення морфометричних показників тіла птахів (Busse, 2000) та органів травної системи (Давлетова та ін. 1986). Ступінь жирності птахів визначали за методикою Т.І. Блюменталю, В.Р. Дольника (1962).

Морфометрію відділів травного тракту проводили за допомогою штангенциркуля ГОСТ 166-89 і лінійки ГОСТ 17485-72. Біометричну обробку отриманого матеріалу проводили за загальноприйнятими методиками (Добринський, 1962, 1981, Замосковський, 1989).

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

Гістологічні дослідження проводили відповідно до загальноприйнятих методик, викладених у керівництвах із гістологічної техніки (Лилли, 1969; Меркулов, 1969; Саркисов, Петров, 1986). Морфометрію оболонок стінки травного тракту проводили за допомогою окуляр-мікрометра АМ-9-2.

Матеріал для ілюстрацій фотографували під тринокулярним мікроскопом ХSP-139TP JNOEC (Японія) із використанням цифрової камери DCM300 (USB 2,0).

Біохімічні. Для визначення вмісту загальних ліпідів і їх жирнокислотного складу відбирали у птахів зразки тканин (печінка, грудний м'яз і абдомінальний жир), які заморожували в рідкому азоті при $t = -190^{\circ}\text{C}$ (Folch, 1957).

Для визначення вмісту загальних ліпідів і їх жирнокислотного складу в безхребетних тварин (основний корм куликів на міграційній зупинці) відбирали представників одного виду, промивали, просушували фільтрувальним папером і фіксували у 90% етанолі, до аналізу зберігали при $t = +4^{\circ}\text{C}$ (Ткач, 2007). Дослідження вмісту загальних ліпідів і їх жирнокислотного складу (ЖКС) проводили методом газової хроматографії (Folch, 1957, Рівіс, 1997) на газовому

хроматографі GC-14В, фірми «SHIMADZY» з полум'яно-іонізуючим детектором, програмуванням температури і розрахунком даних на інтеграторі G-6. Дослідження проводили на базі експериментальної лабораторії інструментальних досліджень УкрНДІОЖ НААН (м. Харків).

Отримані дані обробляли статистично з використанням t-критерію Ст'юдента (Лакин, 1990; пакет програм Microsoft Office; Statistica 8.0).

МОРФОФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ ТРАВНОЇ СИСТЕМИ КУЛИКІВ

Анатомічна будова органів травного тракту куликів. *Стравохід.* Найбільші відносні розміри стравоходу від загальної довжини травного тракту виявлені у *H. himantopus* (18,11%). У інших досліджених видів куликів стравохід складає 10-15% від загальної довжини травного тракту. У всіх досліджених куликів рельєф слизової оболонки стінки стравоходу має гофровану складчасту поверхню, що зумовлює здатність до розтягування.

Справжнє воло у досліджених куликів відсутнє, за винятком *Ph. pugnax*, у якого зафіксовано волоподібне розширення, що пов'язано із трофічною спеціалізацією даного виду.

Основна особливість макрорельєфу слизової оболонки стравоходу куликів – наявність нерозгалужених складок. Установлено, що у досліджених куликів складки стравоходу за структурою – суцільні; за розташуванням – поздовжні; за формою – округлі й ребристі. На основі порівняльного аналізу рельєфу слизової оболонки стравоходу досліджених куликів встановлено міжвидову мінливість складок стравоходу.

Шлунок куликів двокамерний (залозистий, м'язовий), відносна маса шлунка складає 3,3-4,4% від загальної маси тіла досліджених куликів.

Характерна особливість слизової оболонки залозистого шлунка – складчастість і наявність отворів вивідних протоків залоз різного діаметра. Виділено два типи рельєфу слизової оболонки залозистого шлунка: рельєф з концентрично розташованими пластинками навколо отворів вивідних протоків (*R. avosetta*, *G. gallinago*, *T. nebularia*, *T. erythropus*, *T. ochropus*, *T. glareola*, *T. totanus*, *H. himantopus*); з гладкою поверхнею рельєфу навколо вивідних протоків (*C. minuta*, *C. temminckii*, *C. ferruginea*, *C. alpina*, *L. falcinellus*).

У всіх досліджених куликів м'язовий шлунок має еліпсоподібну форму, на протилежних боках якого розташовані сліпі мішки. Слизова оболонка м'язового шлунка формує поздовжні складки і вистелена міцною кутикулою, при виході в дванадцятипалу кишку у всіх досліджених куликів виявлено слизово-м'язову складку.

Порівняльний аналіз із птахами-мігрантами ряду горобцеподібних (на прикладі *Sylvia nisoria* (Bechstein, 1795), *Fringilla coelebs* (Linnaeus, 1758), *Riparia riparia* (Linnaeus, 1758)) показав, що у зазначених представників ряду горобцеподібних шлунок має аналогічну будову (Харченко, 2007).

Довжина *кишечнику* досліджених видів куликів перевищує довжину тулубової частини тіла в 2,2-4,8 рази, розташування петель кишечнику в

черевній порожнині – циклоцельне, що зумовлює компактність його розташування біля центру маси тіла і забезпечує аеродинамічність птахів – особливість, яка важлива для куликів як мігрантів. Для всіх досліджених куликів характерний пластинчастий тип рельєфу слизової оболонки кишечника. Просторове розташування пластинок утворює складну систему лабіринтів, де затримується хімус і ферменти.

Результати макро-мікроскопічних досліджень архітекtonіки рельєфу дванадцятипалої кишки дозволили виділити різновиди пластинчастого типу рельєфу: 1) пластинки клиноподібної форми із загостреним краєм (*T. ochropus*, *T. erythropus*, *T. stagnatilis*); 2) пластинки пірамідальної форми із гладким краєм (*T. nebularia*, *T. glareola*, *G. gallinago*, *A. hypoleucos*); 3) пластинки лопатоподібної форми з округлим краєм, які розташовуються під кутом 80–90° одна до одної, утворюючи зигзагоподібні лабіринти (*C. alpina*, *C. ferruginea*, *C. temminckii*, *C. minuta*, *Ph. pugnax*, *R. avosetta*, *L. falcinellus*).

Порівняльний аналіз будови і відносних розмірів кишечника куликів (за власними дослідженнями) з будовою і аналогічними параметрами кишечника птахів-мігрантів ряду горобцеподібних (Харченко, 2007), показав, що співвідношення довжини кишечника до довжини тулубової частини тіла у досліджених куликів і у горобцеподібних птахів практично не відрізняються.

У каудальному напрямку у кишечнику всіх досліджених куликів відмічено зменшення розмірів пластинок і щільності їхнього розташування. У порожньо-клубовій кишці зигзагоподібне розташування пластинок стає більш вираженим, пластинки зростаються між собою, утворюючи суцільні зигзагоподібні звивини.

Порівняльний аналіз архітекtonіки рельєфу слизової оболонки тонкого кишечника куликів і зазначених вище представників ряду горобцеподібних показав, що для кишечника куликів характерний пластинчастий тип рельєфу зі складною зигзагоподібною лабіринтовою системою на відміну від ворсинчасто-пластинчастого рельєфу інших птахів-мігрантів.

На антимезентеріальній поверхні петлі порожньої кишки у всіх досліджених куликів нами був виявлений дивертикул Меккеля (постійний орган у куликів), який за походженням є трансформованою жовтковою протокою і представлений сліпим відростком. Дивертикул Меккеля у досліджених куликів – трубчастий орган, довжиною від 4,8 мм (*C. minuta*) до 18,5 мм (*Ph. pugnax*) і діаметром – 2,1-4,2 мм, складається з трьох відділів: основи, середнього відділу і верхівки.

Сліпі кишки у більшості досліджених куликів складають 10,9 - 18,2% загальної довжини кишечника. У деяких представників роду *Tringa* (*T. erythropus*, *T. glareola*, *T. nebularia*) сліпі кишки складають 4,65-0,72% загальної довжини кишечника. На анатомічному рівні у досліджених куликів не виявлено диференціації сліпих кишок на відділи. Винятком є будова сліпих кишок *Ph. pugnax*, які мають ампулоподібне розширення.

Товстий кишечник у куликів представлений прямою кишкою, її довжина складає 2,8-3,3% від загальної довжини кишечника. Рельєф слизової оболонки прямої кишки, як і вздовж усього кишечника, пластинчастий. Установлено, що збільшення об'єму прямої кишки відбувається за рахунок утворення

поздовжніх складок.

Травні залози. Печінка досліджених куликів складається з двох часток, із яких ліва частка значно менша, огинає по дорсальній поверхні шлунок і налягає краєм на його вентральну поверхню. Права частка печінки розташована контрлатерально відносно лівої, налягає на петлі кишечника і верхівкою направлена каудально. Відносна маса печінки складає 2,77 - 5,27% загальної маси тіла птахів.

Таким чином, встановлено, що анатомічна будова травної системи досліджених куликів має типову для птахів будову. Відносні розміри і будова відділів травного тракту куликів відображають їхню трофічну спеціалізацію і кормодобувний стереотип. На фоні спільних ознак у будові травної системи досліджених куликів, можна виділити особливості анатомічної будови травної системи у *Ph. pugnax* (наявність псевдовола, товсті стінки м'язового шлунка, наявність ампулоподібного розширення в сліпих кишках), що можна пояснити вмістом у кормі цих птахів великої кількості рослинних компонентів.

Аналіз результатів дослідження анатомічної будови травної системи куликів, які гніздяться на дослідженій території (*T. totanus*, *H. himantopus*, *R. avosetta*) порівняно з видами, які продовжують міграцію (більшість досліджених видів) показав, що відносні розміри відділів травного тракту відповідають зазначеним показникам для досліджених видів тундрових куликів, тобто дальність міграційних перельотів не впливає на анатомічну будову травної системи куликів.

Пластичність травної системи куликів на міграційних зупинках. Для підтвердження висунутої тези про пластичність травної системи куликів нами досліджені показники маси тіла і морфометричні показники травної системи та проаналізовано їх зміни унаслідок жиронакопичення за період міграційної зупинки у трьох видів тундрових куликів (*C. alpina*, *C. ferruginea*, *Ph. pugnax*) під час весняної міграції в Азово-Чорноморському регіоні.

Для досліджень було відібрано травну систему трьох особин куликів одного виду (окремо ♂ і ♀) з приблизно однаковими показниками довжини тіла і довжини крила, але з різним ступенем жиронакопичення. Мінімальну масу тіла куликів вираховували як середню у птахів із мінімальним ступенем жиронакопичення і використовували надалі як еталон стану птахів на початку міграційної зупинки (Davidson, 1984). Максимальну масу тіла куликів вираховували, як середню у птахів із максимальним ступенем жиронакопичення і використовували як еталон стану птахів у кінці міграційної зупинки.

Найбільші зміни в бік збільшення маси тіла на міграційній зупинці зафіксовано у самців *C. alpina* і *C. ferruginea* – 55,9% і 75,7% відповідно, найменші – у самок *C. ferruginea* (22,3%). У самців і самок *Ph. pugnax* різниця в збільшенні показників маси тіла була несуттєва (♂ – 33,1%, ♀ – 36,4%).

Аналіз морфометричних показників травної системи досліджених куликів на різних етапах жиронакопичення показав, що за весь термін міграційної зупинки встановлено достовірне ($p < 0,05$) збільшення маси травної системи у межах 14,1-37,7%. У *C. alpina* і *C. ferruginea* встановлено різницю між самцями

й самками щодо збільшення цього показника ($\sigma^{\text{♂}}$ – 33-36%, $\sigma^{\text{♀}}$ – 14%). У самців і самок *Ph. pugnax* такої принципової різниці не зафіксовано ($\sigma^{\text{♀}}$ – 25%, $\sigma^{\text{♂}}$ – 20%).

Установлено, що абсолютна маса травної системи у досліджених видів куликів збільшується, переважно за рахунок збільшення маси шлунка, кишечника і печінки. Так, у самців *C. alpina* і *C. ferruginea* маса шлунка збільшується на 5-10%, у самок – на 2-6%. У *Ph. pugnax*, як у самців, так і у самок, маса шлунка збільшується на 33-35%, що пояснюється значним потовщенням стінок м'язового шлунка, так як у *Ph. pugnax* у кормі виявлено велику кількість зерен злакових культур.

Установлено, що за період міграційної зупинки у всіх досліджених куликів відбувається збільшення маси кишечника. У самців і самок *C. ferruginea* і *C. alpina* відмічено суттєву різницю у збільшенні маси кишечника, у самців вона складає 28-43%, у самок – 9-14%. У *Ph. pugnax* і у самців і у самок маса кишечника збільшується на 8%. З'ясовано, що збільшення маси кишечника відбувається за рахунок збільшення довжини кишечника на 5,8-12,3%. Ускладнення архітекtonіки рельєфу слизової оболонки у порожньо-клубовому відділі кишечника відбувається унаслідок збільшення висоти і щільності розташування пластинок слизової оболонки. Зазначені особливості зумовлюють збільшення загальної поверхні слизової оболонки кишечника, що забезпечує більш ефективне травлення і всмоктування поживних речовин і дає можливість кулікам на міграційних зупинках за короткий проміжок часу засвоїти максимальну кількість доступного корму.

Аналіз морфометричних показників загальної маси печінки у птахів на початку і в кінці міграційної зупинки показав, що за період міграційної зупинки значно збільшується загальна маса печінки. У всіх досліджених видів куликів відзначено достовірну ($p < 0,05$) різницю цих показників між особинами обох статей. Так, у самців *C. ferruginea* і *C. alpina* маса печінки збільшується на 60-64%, а у самок – на 25-28%. У *Ph. pugnax* таких суттєвих відмінностей не виявлено, у самців маса печінки збільшується на 26%, у самок – на 35%.

Установлена різниця у морфометричних показниках маси тіла і органів травної системи між самцями і самками *C. alpina* і *C. ferruginea* на міграційних зупинках пов'язана з різними термінами їх прольоту під час весняної міграції, самки прилітають у регіон пізніше (Черничко, 2010), тому на момент досліджень самки ще не накопичили максимальної кількості жирових запасів.

Загальною характеристикою і водночас особливістю травної системи птахів-мігрантів, зокрема і куликів, є пластичність травної системи. Підтвердженням цього положення є результати досліджень С. Мак Уильямса (S. Mc Williams) та У. Каразова (W. Karasov) проведені на птахах-мігрантах із ряду горобцеподібних. Зміни маси і розмірів органів травного тракту досліджених птахів автори пояснюють високою пластичністю їх травної системи (Mc Williams, Karasov, 2001). Наші дослідження травної системи куликів, проведені на міграційній зупинці в Азово-Чорноморському регіоні показали, що унаслідок активного живлення відбувається збільшення морфометричних показників органів травної системи та зміна макрорельєфу слизової оболонки кишечника в досліджених видів на міграційній зупинці за

відносно короткий термін (7-10 днів). Тому пластичність травної системи куликів можна розглядати, на нашу думку, як реакцію на швидку зміну кількості і якості корму.

Таким чином, отримані результати щодо зміни морфометричних показників травної системи куликів на міграційній зупинці є переконливим підтвердженням високої пластичності травної системи куликів, що забезпечує інтенсивність процесу травлення і, як наслідок, швидке відновлення і накопичення енергетичних запасів на міграційних зупинках для продовження міграцій до місць гніздування.

Гістологічна будова стінки травного тракту куликів. *Стравохід.* Слизова оболонка стінки стравоходу досліджених куликів вистелена багат шаровим плоским епітелієм. Товщина епітеліального шару слизової оболонки і ступінь його зроговіння залежать від трофічної спеціалізації птахів. Найбільша товщина епітеліального шару відмічена для куликів, у кормі яких переважають безхребетні з твердим хітиновим покривом (*G. gallinago*, *T. glareola*, *T. ochropus*, *Ch. hiaticula*) та корми рослинного походження (*Ph. pugnax*). Власна пластинка слизової оболонки представлена пухкою сполучною та ретикулярною тканинами, де розташована велика кількість езофагальних залоз, які виділяють слиз, що сприяє просуванню корму по стравоходу. М'язова пластинка слизової оболонки представлена шарами міоцитів, які при механічному подразненні стінки стравоходу кормом скорочуються та сприяють розширенню просвіту стравоходу.

М'язова оболонка стінки стравоходу у досліджених куликів двошарова (внутрішній шар – поздовжній, зовнішній – коловий), пронизана прошарками сполучної тканини, що сприяє розтягуванню стінок стравоходу. У *Ph. pugnax* відмічено різницю у взаємному розташуванні шарів м'язової оболонки у стінці стравоходу (внутрішній шар – коловий, зовнішній – поздовжній), що можна пояснити наявністю несправжнього вола і особливостями трофічної спеціалізації *Ph. pugnax*.

М'язова оболонка стінки стравоходу у птахів-мігрантів ряду горобцеподібних – тришарова і складається із зовнішнього і внутрішнього поздовжніх, середнього – колового шарів. На нашу думку, двошаровість м'язової оболонки стінки стравоходу куликів як мігрантів пов'язана з полегшенням передньої частини тіла (при довгому дзьобі і довгій шиї) для більш ефективної аеродинамічності при польоті.

У всіх досліджених куликів серозна оболонка складається з пухкої волокнистої сполучної тканини з кровоносними судинами й нервовими пучками.

У ділянці переходу стравоходу в залозистий шлунок епітеліальний шар слизової оболонки стає тонким, багат шаровий епітелій переходить в одношаровий. У слизовій оболонці езофагальні залози зникають і з'являються глибокі складні залози.

Шлунок. Слизова оболонка залозистого шлунка досліджених куликів утворює багаточисельні прості поверхневі трубчасті залози. Слизова оболонка вистелена одношаровим призматичним залозистим епітелієм, клітини якого

виділяють в'язкий секрет, що покриває внутрішню поверхню залозистого шлунка.

Найбільш товстим шаром слизової оболонки залозистого шлунка є підслизова основа, у якій розташовані глибокі складні залози, характерною особливістю яких є складна система вивідних протоків. В одних видів глибокі складні залози розташовані у декілька шарів і мають переважно багатокутну форму (*C. alpina*, *C. minuta*, *Ph. pugnax*); в інших – в один шар і мають видовжену (*T. glareola*, *T. ochropus*, *T. nebularia*, *C. ferruginea*, *G. gallinago*, *Ch. hiaticula*) або округлу (*Pl. squatarola*, *T. erythropus*, *R. avosetta*) форму. Секреторні відділи глибоких складних залоз утворені гландулоцитами одного типу і поєднують у собі секрецію пепсиногену і соляної кислоти, що дало підставу називати їх оксинто-пептичними (Могильна, Богатир, 1983). М'язова пластинка слизової оболонки представлена окремими міоцитами, які проникають між глибокими складними залозами, і їх скорочення збільшує ефективність виведення пепсину.

М'язова оболонка залозистого шлунка двошарова, але у різних видів досліджених куликів має неоднакове розташування шарів (поздовжнього і колового) один відносно одного.

Слизова оболонка м'язового шлунка досліджених куликів вистелена одношаровим призматичним залозистим епітелієм, який утворює прості нерозгалужені трубчасті залози. Внутрішня поверхня стінки м'язового шлунка куликів вистелена товстим шаром кутикули, яка утворена секретом простих трубчастих залоз і залозистих клітин поверхневого епітелію і захищає слизову оболонку від механічних пошкоджень.

Механічній обробці корму сприяє товста двошарова м'язова оболонка стінки м'язового шлунка. Зовнішній коловий шар на дорсальному і вентральному боках шлунка утворює два головних трикутних м'язи, між головними м'язами лежать проміжні м'язи, які формують стінки сліпих мішків.

Кишечник. У всіх досліджених видів куликів виявлено складний рельєф слизової оболонки тонкого кишечника, що пояснюється складним просторовим розташуванням пластинок, які вкриті одношаровим призматичним облямованим епітелієм. В епітеліальному шарі стінки кишечника зафіксовано збільшення бокалоподібних клітин у каудальному напрямку.

Результати досліджень гістологічної будови стінки дванадцятипалої кишки дозволили з'ясувати особливості будови різновидів пластинчастого рельєфу її слизової оболонки. У *T. erythropus*, *T. glareola*, *C. ferruginea*, *C. alpina* пластинки зростаються і утворюють майже суцільний шар, у *T. nebularia* і *T. ochropus* – пластинки зростаються біля основи, у *G. gallinago*, *Ch. hiaticul*, *C. minuta*, *Ph. pugnax*, *Pl. squatarola* пластинками мають видовжену форму з гладкою поверхнею або розсіченими верхівками.

Основні особливості гістологічної будови стінки порожньої і клубової кишок пов'язані зі змінами в архітектоніці рельєфу слизової оболонки, який ускладнюється, утворюючи складні звивисті лабіринти.

У більшості досліджених куликів крипти у власній пластинці слизової оболонки тонкого кишечника розташовані у декілька шарів на відміну від

птахів-мігрантів із ряду горобцеподібних, у яких крипти вздовж усього кишечника розташовані одним шаром. В епітелії крипт виявлена велика кількість фігур мітозів у камбіальних клітинах, що свідчить про регенерацію ентероцитів кишечника і високу інтенсивність процесу травлення. Винятком є кишечник *R. avosetta* (гніздовий вид для досліджуваного регіону), крипти якого у власній пластинці розташовані в один шар.

На нашу думку, у процесі еволюції інтенсивність процесу травлення у куликів і птахів-мігрантів ряду горобцеподібних забезпечується різними морфофункціональними структурами: кулики еволюційно закріпили багат шарове розташування крипт у власній пластинці слизової оболонки стінки тонкого кишечника, що забезпечує високу регенераційну і секреторну активність ентероцитів, підвищує інтенсивність процесів травлення на міграційних зупинках і сприяє швидкому жиронакопиченню; у птахів-мігрантів ряду горобцеподібних інтенсивність процесу травлення у тонкому кишечнику забезпечується великою контактною поверхнею ворсинок слизової оболонки з хімузом при пристінковому травленні.

М'язова оболонка стінки тонкого кишечника по всій його довжині двошарова (внутрішній шар – поздовжній – тонкий, зовнішній шар – коловий).

Уперше у куликів було виявлено дивертикул Меккеля і досліджено його гістологічну будову, який у процесі еволюції трансформувалася в периферичний орган імунної системи. Слизова оболонка дивертикула вистелена одношаровим циліндричним епітелієм. Рельєф слизової оболонки дивертикула пластинчастий. У власній пластинці слизової оболонки крипти розташовані одним шаром або фрагментарно. Усі шари слизової оболонки щільно інфільтровані лімфоїдною тканиною, яка утворює великі лімфоїдні вузлики з вираженими гермінативними центрами. Лімфоїдні вузлики виявлені також у м'язовій і серозній оболонках стінки дивертикула Меккеля.

Гістологічні дослідження будови стінки сліпої кишки куликів показали, що сліпа кишка є лімфоїдно-епітеліальним органом. Локалізація у слизовій, м'язовій і серозній оболонках скупчень лімфоїдної тканини вказує на функціональну причетність сліпої кишки до системи органів імунного захисту травного тракту куликів, а наявність у складі поверхневого епітелію переважно облямованих ентероцитів свідчить про її осморегуляторну функцію.

Гістологічні дослідження будови стінки прямої кишки показали, що у всіх досліджених видів куликів слизова оболонка вистелена одношаровим залозистим епітелієм, у складі якого переважають бокалоподібні клітини, які активно секретують слиз. Крипти розташовані в один шар. М'язова пластинка заходить глибоко у складки слизової оболонки. У м'язовій оболонці стінки прямої кишки у всіх досліджених куликів відзначено зміну взаємного розташування шарів м'язової оболонки (внутрішній шар – коловий, зовнішній – поздовжній) порівняно з тонким кишечником. Зміна взаємного розташування і значна товщина шарів м'язової оболонки стінки прямої кишки забезпечують посилення перистальтики і сприяють швидкому виведенню неперетравлених решток корму. Зазначена особливість м'язової оболонки має велике значення для куликів як мігрантів.

Захисні структури травного тракту куликів. У результаті гістологічних досліджень стінки травного тракту куликів нами вперше виявлено і досліджено лімфоїдні імунокомпетентні структури.

У досліджених видів куликів у стінці стравоходу лімфоїдні структури представлені дифузно розташованими лімфоцитами, найбільша їх кількість сконцентрована біля езофагальних залоз, секрет яких має властивість виносити і утримувати на поверхні слизової оболонки імуноглобуліни, формуючи захисний бар'єр.

У ділянці переходу стравоходу у залозистий шлунок у власній пластинці слизової оболонки виявлені лімфоїдні вузлики – езофагальні мигдалики, до складу яких входять різні клітини лімфоїдного ряду (лімфоцити, плазмоцити, макрофаги).

Стінка залозистого і м'язового шлунків помірно інфільтрована лімфоцитами. У *T. nebularia*, *Ph. pugnax*, *C. ferruginea*, *C. alpina* нами відзначено інтенсивну інфільтрацію лімфоїдними структурами підслизової основи між глибокими складними залозами стінки залозистого шлунка. У *Ch. hiaticula*, *T. nebularia* установлено формування неоформлених лімфоїдних вузликів між простими трубчастими залозами.

У тонкому кишечнику унаслідок взаємодії хімусу з травними ферментами утворюються токсичні для організму птахів речовини. Першим захисним бар'єром стінки тонкого кишечника від проникнення антигенів у кров слугують облямовані ентероцити, мембрани яких мають специфічні рецептори. Бокалоподібні клітини епітеліального шару стінки тонкого кишечника виділяють муцин, який ускладнює прикріплення бактерій до клітин епітелію і блокує їхню здатність адсорбуватися на поверхні ентероцитів (Сапін, 1987). У м'язовій і серозній оболонках стінки кишечника відзначена наявність дифузно розташованих лімфоцитів і лімфоїдних вузликів.

Установлено, що у всіх досліджених видів куликів стінка тонкого кишечника, переважно власна пластинка слизової оболонки, помірно інфільтрована лімфоцитами. У каудальному напрямку стінка тонкого кишечника набуває помірної інфільтрації лімфоїдними структурами.

У стінці сліпих і прямої кишок виявлені імунокомпетентні структури, які представлені дифузно розташованими лімфоцитами, неоформленими та оформленими лімфоїдними вузликами, що розташовані у власній пластинці слизової оболонки і у м'язовій оболонці.

Проведені нами гістологічні дослідження підтвердили, що дивертикул Меккеля є справжнім дивертикулом і виконує функцію периферичного органу імунної системи, тому що всі оболонки стінки дивертикула інфільтровані лімфоїдними структурами.

Порівнюючи ступінь розвитку захисних структур стінки травного тракту куликів з птахами-мігрантами ряду горобцеподібних, необхідно констатувати, що у куликів не виявлено лімфоїдних бляшок, що, на нашу думку, компенсується наявністю дивертикула Меккеля – периферичного органу імунної системи. Зазначена особливість важлива для куликів як мігрантів, тому що на міграційній зупинці за короткий проміжок часу в організм птахів потрапляє велика кількість корму разом із антигенами.

ПРОЦЕС ЖИРОНАКОПИЧЕННЯ В ОРГАНІЗМІ КУЛИКІВ НА МІГРАЦІЙНІЙ ЗУПИНЦІ В АЗОВО-ЧОРНОМОРСЬКОМУ РЕГІОНІ

Актуальність зазначених досліджень була зумовлена тим, що жирні кислоти (ЖК) є основним джерелом енергії для життєдіяльності птахів, а окремі ЖК мають першочергове значення у процесі адаптації організму до змін навколишнього середовища, що важливо для птахів-мігрантів. Друге, що спонукало нас провести біохімічні дослідження – це необхідність виявити у складі загальних ліпідів незамінні поліненасичені жирні кислоти (ПНЖК), які змінюють жирнокислотний склад (ЖКС) фосфоліпідів мембран клітин і покращують їхню проникність, прискорюючи обмін речовин в організмі.

Загальні ліпідиди і їх жирнокислотний склад у печінці, абдомінальному жири і грудних м'язах досліджених видів куликів на міграційних зупинках. Результати досліджень показали, що за період міграційної зупинки вміст загальних ліпідів у печінці досліджених куликів збільшується в 1,5-4,5 рази; у грудних м'язах – у 2,7-3,95 рази, в абдомінальному жири – в 1,6-2,4 рази.

Жирнокислотний склад ліпідів печінки досліджених видів куликів. Установлено, що у процесі жиронакопичення у ліпідах печінки відбувається достовірне ($p < 0,1$) збільшення вмісту ПНЖК на 3,6-6,5%. ПНЖК зумовлюють рівень ненасиченості ліпідів, що виражається коефіцієнтом ненасиченості (K_1) жирних кислот (ЖК). Збільшення цього показника свідчить про покращення проникності мембран клітин (Крепс, 1981). У процесі жиронакопичення коефіцієнт ненасиченості ЖК у загальних ліпідах печінки досліджених видів куликів достовірно підвищується ($p < 0,01$) в 1,44-1,75 рази (рис. 1), що свідчить про прискорення процесів метаболізму у клітинах печінки на міграційних зупинках за рахунок покращення напівпроникності мембран гепатоцитів. Виявлено, що коефіцієнт ненасиченості (K_1) ЖК ліпідів печінки досліджених куликів залежить від ступеня жирності птахів.

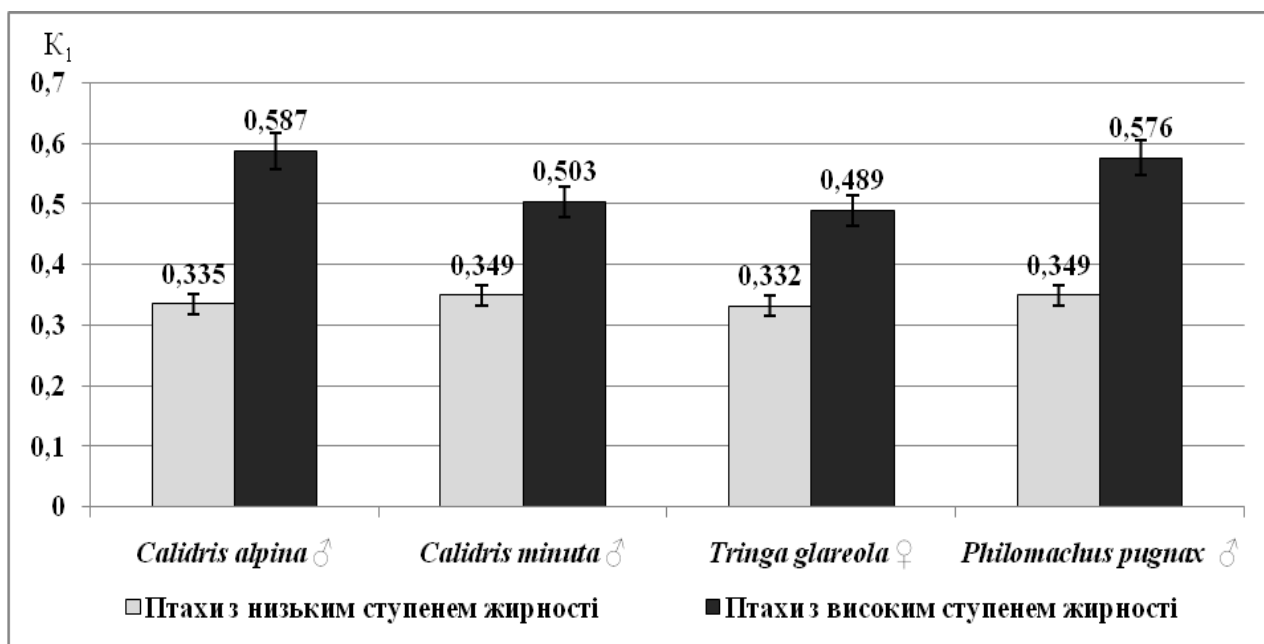


Рис. 1. Коефіцієнт ненасиченості ЖК (K_1) ліпідів печінки досліджених куликів з різним ступенем жирності

Дослідження спектру ПНЖК ліпідів печінки і співвідношення в ньому суми $\omega 3$ ЖК до суми $\omega 6$ ЖК (K_2) показали, що, на фоні загального збільшення вмісту ПНЖК, змінюється співвідношення ($\Sigma\omega 3/\Sigma\omega 6$) ЖК лінолевого і ліноленового типу. У процесі жиронакопичення куликів показник співвідношення $\Sigma\omega 3/\Sigma\omega 6$ (K_2) збільшується у 1,35-2,1 рази, що свідчить про зменшення в'язкості мембран і підвищення інтенсивності обмінних процесів у клітинах печінки (Богач та ін., 1981, Казимирко, Мальцев, 2004).

Жирнокислотний склад ліпідів абдомінального жиру досліджених видів куликів. Установлено, що вміст ПНЖК у ліпідах абдомінального жиру у процесі жиронакопичення збільшується на 6,74 –9,87%. Коефіцієнт ненасиченості ЖК (K_1) ліпідів абдомінального жиру за період міграційної зупинки достовірно ($p<0,01$) підвищується в 1,7-2,4 рази, що свідчить про інтенсивне накопичення ПНЖК в жировій тканині (рис. 2). Виявлено, що коефіцієнт ненасиченості (K_1) ЖК ліпідів абдомінального жиру залежить від ступеня жирності куликів.

Установлено, що ліпіди абдомінального жиру досліджених видів куликів мають високий показник співвідношення суми $\omega 3$ ЖК до суми $\omega 6$ ЖК (K_2). У жировій тканині депонуються $\omega 3$ ПНЖК, які надходять в організм птахів. Аналіз співвідношення $\Sigma\omega 3/\Sigma\omega 6$ ПНЖК у куликів із різним ступенем жирності показав достовірне ($p<0,05$) збільшення цього показника в 1,2-1,6 рази у процесі жиронакопичення, що свідчить про зменшення в'язкості мембран і підвищення інтенсивності обмінних процесів в адипоцитах досліджених видів куликів.

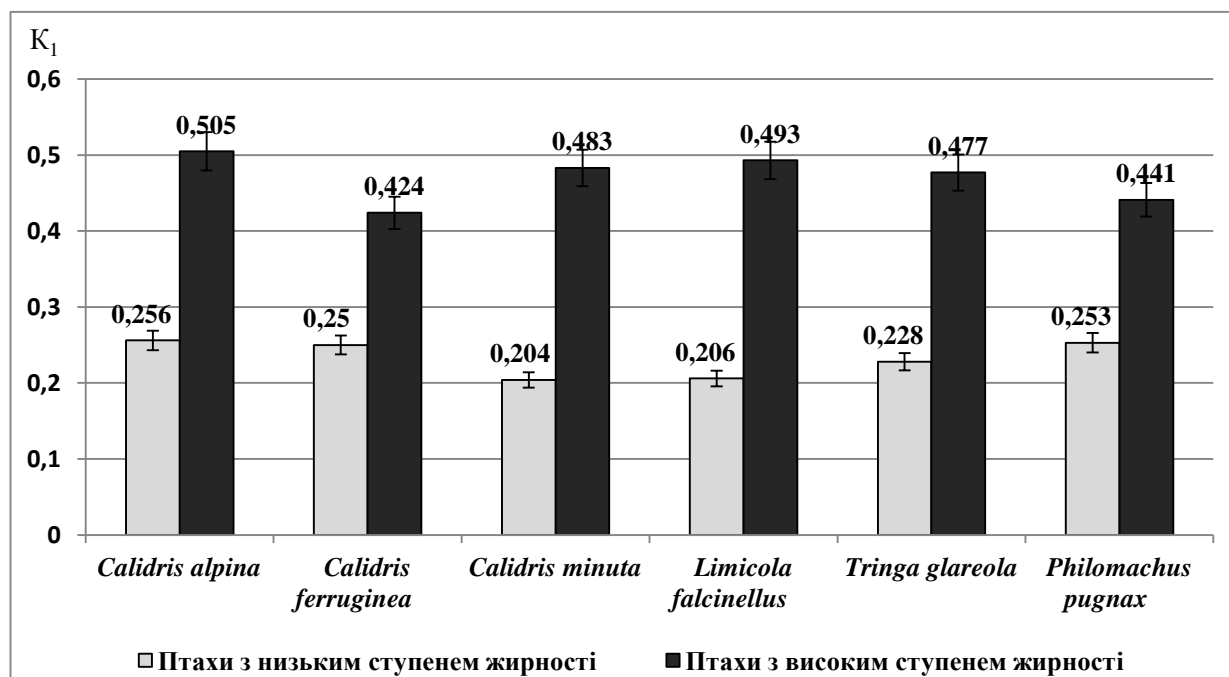


Рис. 2. Коефіцієнт ненасиченості ЖК (K_1) ліпідів абдомінального жиру досліджених куликів з різним ступенем жирності

Установлено, що у досліджених побережників показник співвідношення $\Sigma\omega 3/\Sigma\omega 6$ ПНЖК ліпідів абдомінального жиру значно вищий (1,512-1,835), ніж у інших досліджених видів куликів (0,166-0,768). На нашу думку, це пов'язано з трофічною спеціалізацією досліджених куликів. У кормі побережників

переважають водні безхребетні, які є основним джерелом незамінних $\omega 3$ ПНЖК. Найнижчий показник співвідношення $\Sigma\omega 3/\Sigma\omega 6$ ПНЖК відмічений у *Ph. pugnax* (0,166-0,272), у кормі якого велика частка рослинних компонентів.

Жирнокислотний склад ліпідів грудних м'язів досліджених видів куликів. Установлено, що вміст ПНЖК у ліпідах грудних м'язів достовірно ($p < 0,01$) збільшується на 7,94-17,45%. Коефіцієнт ненасиченості (K_1) ліпідів грудних м'язів у всіх досліджених куликів за період міграційної зупинки достовірно ($p < 0,01$) підвищується в 1,7-3,3 рази, що є найвищим показником серед досліджених тканин і органів куликів (рис. 3). Отримані результати свідчать про те, що у процесі жиронакопичення у куликів на міграційних зупинках вміст ПНЖК у складі ендоплазматичного жиру і мембран міофібрил суттєво збільшується. Залежність коефіцієнта ненасиченості (K_1) ліпідів грудних м'язів від ступеня жирності куликів дещо більша, ніж у ліпідах печінки і абдомінального жиру, що свідчить про особливе значення ПНЖК для роботи грудних м'язів під час перельоту.

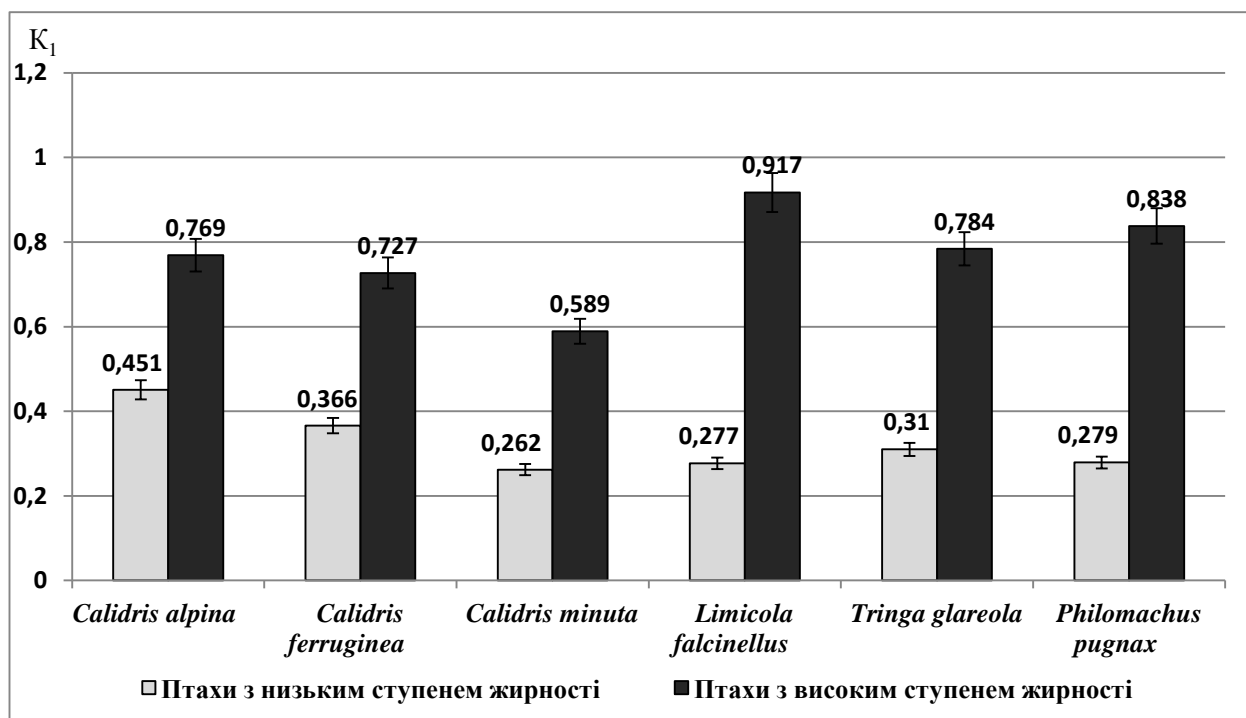


Рис. 3. Коефіцієнт ненасиченості ЖК (K_1) ліпідів грудних м'язів досліджених куликів з різним ступенем жирності

Установлено, що співвідношення суми $\omega 3$ до суми $\omega 6$ ПНЖК (K_2) в грудних м'язах досліджених куликів за період міграційних зупинок достовірно ($p < 0,01$) підвищується в 1,4-4,0 рази, що свідчить про підвищення витривалості і готовності м'язової тканини до значних навантажень під час подальших перельотів. Суттєве підвищення вмісту $\omega 3$ ПНЖК зумовлене збільшенням у ЖКС ліпідів грудних м'язів ейкозопентаєнової (C20:5) і докозагексаєнової (C22:6) ЖК, які зумовлюють низку важливих функцій у м'язах: покращують проникність мембран міофібрил, беруть участь в утворенні гормонів, виконують функції температурного стабілізатора ліпідних бішарів, що є одним

із основних способів швидкого реагування організму на будь-які зміни температури навколишнього середовища (Богач та ін., 1981; Казимирко, Мальцев, 2004). Для птахів-мігрантів ця особливість має велике значення, бо за декілька годин перельоту вони можуть потрапляти із однієї кліматичної зони в іншу, а зміни в структурі мембран міофібрил сприяють підвищенню витривалості птахів під час міграції (Maillet, Weber, 2006, 2009; Weber, 2009).

Жирнокислотний склад ліпідів в організмі літоральних безхребетних як основного корму куликів на міграційних зупинках в Азово-Чорноморському регіоні. У зв'язку із великим значенням незамінних ПНЖК у життєдіяльності птахів і, особливо в стресових ситуаціях, якими є всі етапи міграції, необхідно було виявити джерела надходження цих кислот в організм куликів. Незамінні ПНЖК надходять в організм тільки з кормом, тому був досліджений вміст загальних ліпідів і їх ЖКС в основних кормових об'єктах куликів на міграційній зупинці (9 видів літоральних безхребетних).

За результатами досліджень вмісту загальних ліпідів у досліджених видів безхребетних встановлено, що достовірно найбільша ($p < 0,01$) кількість ліпідів міститься у *N. zonata* – 4,6%, відносно високий рівень ліпідів відмічено також у *A. salina* – 4,4%, *H. diversicolor* – 4,0%, *I. baltica* – 4,0%. Достовірно найменший вміст ліпідів відзначено у *Ch. plumosus* – 1,5% і *Ch. salinarius* – 1,8%. Отже, поліхети й артемія, як джерело жирів, для куликів є найбільш продуктивними.

Аналіз ЖКС ліпідів досліджених видів безхребетних показав, що достовірно вищий ($p < 0,01$) вміст ПНЖК виявлено у ліпідах молюсків *H. acuta* і *Th. astrachanicus* – 32,87-35,73% від загальної кількості ЖК, що в 2,0-2,7 рази вище, ніж вміст ПНЖК у інших досліджених видів безхребетних.

Порівняльний аналіз вмісту ПНЖК у близькоспоріднених видів хірономусів, які мешкають у водоймах з різною солоністю води, показав достовірні відмінності ($p < 0,05$) щодо вмісту цих ЖК. Так у *Ch. plumosus*, який мешкає в слабосолоній воді (3-5‰), вміст полієнових ЖК у 1,5 рази вищий, ніж у *Ch. salinarius*, який мешкає в водоймах з високою солоністю води (86,8‰). Солоність води у водоймах впливає на якісний склад фітопланктону, а відповідно, і на вміст ПНЖК у ліпідах безхребетних, які мешкають у водоймах із різною солоністю води (Сущик, 2008; Жукова, 2009). Таким чином, живлення куликів одними й тими ж видами безхребетних, але на територіях із різним гідрологічним режимом щодо солоності води, по-різному впливає на швидкість жиринокопичення і надходження ПНЖК в організм птахів.

Установлено, що коефіцієнт ненасиченості (K_1) ЖК досліджених видів безхребетних достовірно найвищий ($p < 0,05$) у ліпідах молюсків (*H. acuta* – 1,361, *Th. astrachanicus* – 1,610), високий ступінь ненасиченості ЖК відмічено у ліпідах поліхет (*N. zonata* – 0,816, *H. diversicolor* – 0,872) і *A. salina* – 0,849 (рис. 4). Зазначені види безхребетних є основним джерелом надходження в організм куликів незамінних ПНЖК.

Установлено, що співвідношення суми ω_3 до суми ω_6 ПНЖК (K_2) у ліпідах досліджених безхребетних є достовірно найвищим ($p < 0,01$) в *A. salina* (рис. 4), тобто артемія є найбільш ефективним джерелом ω_3 ПНЖК, особливо ейкозапентаєнової (C20:5) ЖК, для куликів.

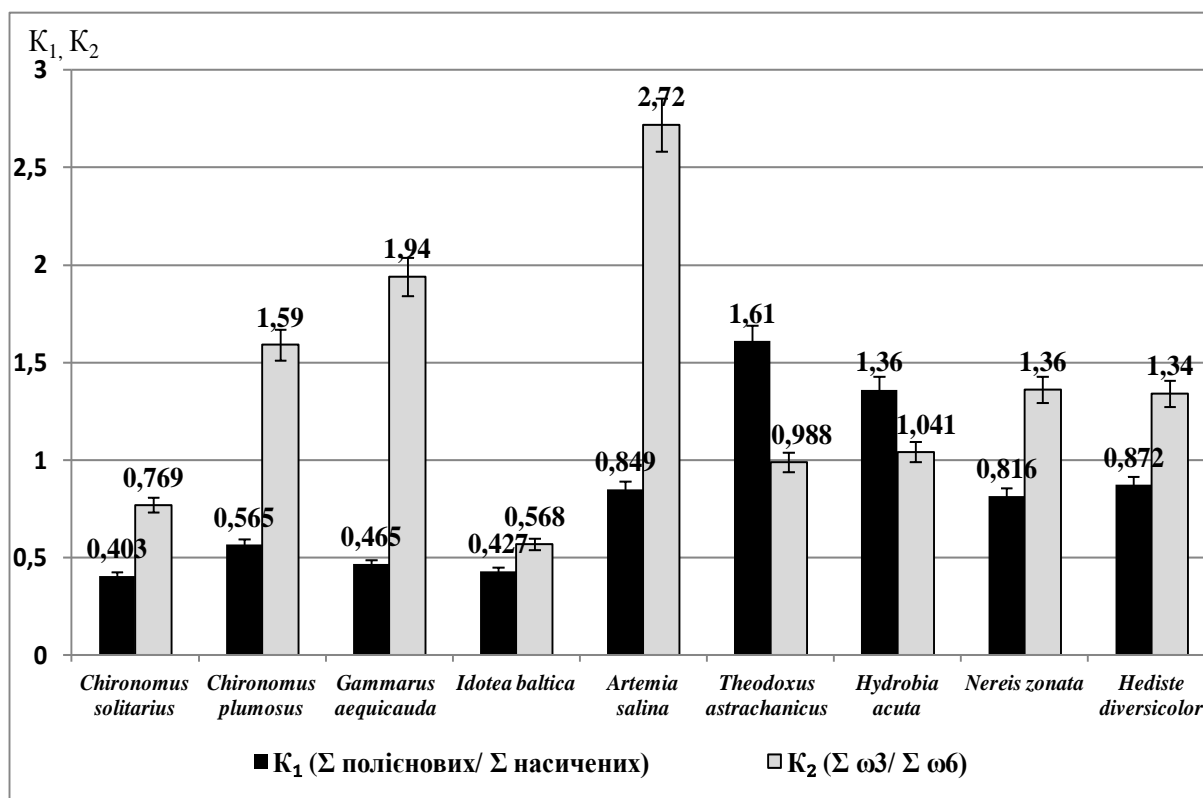


Рис. 4. Коефіцієнт ненасиченості ЖК (K_1) ліпідів і співвідношення суми ω3 і ω6 ПНЖК (K_2) в ліпідах досліджених видів безхребетних

З'ясовано, що в ліпідах різних видів літоральних безхребетних співвідношення суми ω3 і ω6 ПНЖК (K_2) може суттєво відрізнятися залежно від впливу низки чинників, зокрема спектру живлення, температури й солоності води. Так, у близькоспоріднених видів хірономусів відзначено достовірну різницю ($p < 0,05$) показника K_2 , який у *Ch. plumosus* у 2 рази вищий, ніж у *Ch. salinarius* (рис. 4).

Результати досліджень вмісту ω6 ПНЖК у ліпідах досліджених безхребетних показали, що найкращим джерелом ЖК лінолевого типу для куликів є молюски *H. acuta* і *Th. astrachanicus* і поліхети *N. zonata* і *H. diversicolor*. Найбільша кількість арахідонової (C20:4) ЖК міститься в ліпідах *Th. astrachanicus* – 10,53%, що в 11-16 разів вище, ніж її вміст у ліпідах хірономусів (0,66-0,96%). Вміст лінолевої (C18:2) ЖК достовірно найвищий ($p < 0,05$) у ліпідах *H. diversicolor* – 9,24% від кількості ЖК.

ВИСНОВКИ

Проведено комплексне дослідження травної системи куликів. Виявлено особливості морфофункціональної організації травної системи куликів як мігрантів. Уперше досліджено вміст загальних ліпідів і їх жирнокислотний склад у тканинах і органах досліджених куликів у процесі жиронакопичення. Виявлено джерела надходження в організм куликів незамінних полієнових жирних кислот, які сприяють ефективному формуванню міграційного стану куликів на міграційній зупинці в Азово-Чорноморському регіоні.

1. На фоні загального плану організації травної системи птахів, травній системі куликів притаманні деякі анатомо-гістологічні особливості її

організації, що сприяють ефективному відновленню енергоресурсів організму на міграційних зупинках та підготовці до подальшої міграції. Основні із них: двошаровість м'язової оболонки стравоходу; пластинчастий рельєф слизової оболонки тонкого кишечника; багат шаровість розташування крипт у власній пластинці слизової оболонки тонкого кишечника; зміна взаємного розташування шарів м'язової оболонки у прямій кишці.

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

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 відновленню слизової оболонки та інтенсифікації процесів травлення, особливо під час активного живлення куликів на міграційній зупинці.

4. Уперше у травній системі куликів виявлено дивертикул Меккеля і досліджено його анатомічну і гістологічну будову. Установлено, що за будовою і функціональним значенням дивертикул Меккеля є справжнім дивертикулом і виконує функцію периферичного органу імунної системи. Усі оболонки стінки дивертикула і, особливо власна пластинка слизової оболонки, інфільтровані лімфоїдною тканиною, яка представлена дифузно розташованими лімфоцитами і лімфоїдними вузлики з вираженими гермінативними центрами.

5. Показано, що у травній системі куликів на міграційній зупинці має місце збільшення довжини і маси кишечника, маси шлунка і печінки, що розглядається як реакція на велику кількість кормів при інтенсивному живленні птахів. Установлено, що за термін міграційної зупинки загальна маса травної системи збільшується на 14,1-37,7%. Зокрема, маса шлунка збільшується на 2-35%; маса кишечника – на 8-43%, що обумовлено збільшенням його довжини на 5,8-12,3% і ускладненням архітекtonіки рельєфу слизової оболонки; маса печінки – на 25-64%. Виявлена різниця у швидкості процесу жиронакопичення в організмі самців і самок *Calidris alpina* і *Calidris ferruginea*, що свідчить про різні терміни їхнього міграційного старту.

6. Установлено, що у процесі жиронакопичення на міграційній зупинці в організмі досліджених куликів змінюється жирнокислотний склад загальних ліпідів і збільшується їх кількісний вміст у печінці (1,5-4,5 рази), абдомінальному жирі (1,6-2,4 рази) і грудних м'язах (2,7-3,95 рази). У складі ліпідів зазначених тканин і органів збільшується кількість незамінних полієнових жирних кислот, що сприяє інтенсифікації метаболізму, швидкому жиронакопиченню в організмі куликів на міграційній зупинці і забезпечує витривалість м'язів при подальших перельотах.

7. Уперше, за результатами біохімічних досліджень жирнокислотного складу загальних ліпідів в організмі літоральних безхребетних, які є основними об'єктами живлення куликів на міграційних зупинках в Азово-Чорноморського

регіону, встановлено, що найбільша кількість незамінних жирних кислот міститься в ліпідах організмів молюсків *Theodoxus astrachanicus* і *Hydrobia acuta*, поліхет *Hediste diversicolor* і *Nereis zonata* і рачка *Artemia salina*. З'ясовано, що на жирнокислотний склад ліпідів літоральних безхребетних впливає температура і солоність води.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Ликова І.О. Сезонні коливання жирнокислотного складу ліпідів м'язової тканини деяких видів куликів / І.О. Ликова, Л.П. Харченко // Біологія та валеологія : Збірник наукових праць / Харків : ХНПУ, 2011. – Вип. 13. – С. 38–43. (особистий внесок здобувача: збір та обробка матеріалу, написання тексту)
2. Ликова І.О. Зміни жирнокислотного складу ліпідів у тканинах різних органів куликів у передміграційний період / І.О. Ликова // Бранта : Зб. науч. трудов Азово-Черноморской орнит. станции. – 2012. – Вип. 15. – С. 94–101.
3. Харченко Л.П. Изменения жирнокислотного состава липидов в тканях самцов турухтана (*Philomachus pugnax* L.) на промежуточных миграционных остановках Азово-Черноморского региона / Л.П. Харченко, **И.А. Лыкова** // Вісник Черкаського ун-ту. (Серія "Біологічні науки"). – 2012. – Вип. 39. – № 252. – С. 131–139. (особистий внесок здобувача: збір та обробка матеріалу, аналіз результатів, написання тексту)
4. Ликова І.О. Морфо-гістологічна будова травного тракту коловодника великого (*Tringa nebularia* Gun.) і коловодника лісового (*Tringa ochropus* L.) / І.О. Ликова, Л.П. Харченко // Біологія та валеологія : Збірник наукових праць / Харків : ХНПУ, 2012. – Вип. 14. – С. 42–56. (особистий внесок здобувача: збір та обробка матеріалу, написання тексту)
5. 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. (особистий внесок здобувача: збір та обробка матеріалу, аналіз результатів, написання тексту)
6. Харченко Л.П. Анатомічна і макро-мікроморфологічна будова травного тракту куликів як далеких мігрантів / Л.П. Харченко, **І.О. Ликова** // Біологія та валеологія : Збірник наукових праць / Харків : ХНПУ, 2013. – Вип. 15. – С. 62–77. (особистий внесок здобувача: збір та обробка матеріалу, написання тексту)
7. Харченко Л.П. Литоральные беспозвоночные в питании куликов на миграционных остановках в Азово-Черноморском регионе / Л.П. Харченко, **И.А. Лыкова** // Экология и ноосферология. – 2014. – Вып. 25. – №1-2. – С. 69–82. (особистий внесок здобувача: збір та обробка матеріалу, написання тексту і формулювання висновків)
8. Харченко Л.П. Гістологічна будова травного тракту куликів (Aves, Charadrii) / Л.П. Харченко, **І.О. Ликова** // Вісн. Дніпроп. ун-ту. (Серія "Біологія, екологія"). – 2014. – Вип. 22. – №2. – С. 122–132. (особистий внесок здобувача: збір та обробка матеріалу, аналіз результатів, написання тексту)
9. Ликова І.О. Динаміка морфометричних показників органів травлення куликів на міграційних зупинках / І.О. Ликова // Біологія та валеологія : Збірник наукових праць / Харків : ХНПУ, 2014. – Вип. 16. – С. 29–36.

10. Лыкова И.А. Способы оценки энергетической готовности перелетных птиц к дальним миграциям на примере некоторых видов куликов / И.А. Лыкова, Л.П. Харченко // М-лы XII Междунар. науч.-практ. конф. «Структурно-функциональные изменения в популяциях и сообществах на территориях с разным уровнем антропогенной нагрузки» (Россия, Белгород, 9-12 октября 2012 г.). – БелГУ, 2012. – С. 123–124.
11. Лыкова І.О. Дивертикул Меккеля – захисна імунокомпетентна структура травного тракту куликів / І.О. Лыкова // Мат-ли III міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів та молодих учених "Фундаментальні та прикладні дослідження в біології" (Донецьк, 24-27 лютого 2014). – Донецьк: Вид-во "Ноуліж", 2014 – С. 53.
12. Лыкова И.А. Макрозообентос мелководий Азово-Черноморского региона, как источник незаменимых жирных кислот для далекомигрирующих куликов / И.А. Лыкова, Л.П. Харченко // М-ли міжнар. наук.-практ. конф. до 30-річчя створення Шацького національного природного парку "Національні парки – минуле, сьогодні, майбутнє" (Світязь, 23-25 квітня 2014 р.). – К. : ЦП "Компринт", 2014. – С.495–501. *(особистий внесок здобувача: збір та обробка матеріалу, написання тексту)*
13. Харченко Л.П. Морфология пищеварительного тракта турухтана / Л.П. Харченко, **И.А. Лыкова** // М-лы IX Междунар. науч. конф. "Кулики в изменяющейся среде Северной Евразии" (Кисловодск, 4-6 февраля 2012 г.). – М. : ТЕЗАУРУС, 2014. – С. 43–45. *(особистий внесок здобувача: збір та обробка матеріалу, написання тексту)*
14. Харченко Л.П. Защитные структуры пищеварительного тракта куликов / Л.П. Харченко, **И.А. Лыкова**// М-лы XIV Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии (Алматы, 18-24 августа 2015 г.). – Алматы, 2015. – С. 506–507. *(особистий внесок здобувача: збір та обробка матеріалу, написання тексту)*

АНОТАЦІЯ

Лыкова І.О. Морфофункціональні особливості травної системи куликів (Charadrii) як мігрантів. – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. – Київ, 2015.

Дисертаційна робота присвячена дослідженню особливостей морфофункціональної організації травної системи куликів як мігрантів.

Уперше на анатомічному та гістологічному рівнях проведені комплексні дослідження будови травної системи 18 видів куликів. Установлено, що шлунок у куликів двокамерний, рельєф слизової оболонки кишечника – пластинчастий. Уперше досліджена анатомічна та гістологічна будова дивертикула Меккеля у куликів. У всіх оболонках стінки травного тракту куликів виявлені імунокомпетентні структури: езофагальні мигдалики, дифузно розташовані лімфоцити, оформлені та неформлені лімфоїдні вузлики.

Проведена порівняльна характеристика будови травної системи куликів із птахами-мігрантами ряду горобцеподібних. На фоні універсальної будови

травної системи птахів і порівняльної характеристики виділені особливості організації травної системи куликів: висока пластичність травної системи, яка зумовлена швидкою зміною кормів під час міграцій; велика кількість крипт у власній пластинці слизової оболонки, що сприяє інтенсивному процесу травлення; наявність дивертикула Меккеля – периферичного органу імунної системи, який бере участь у захисті травної системи від антигенів, що потрапляють у травний тракт разом із кормом при інтенсивному живленні, особливо на міграційних зупинках.

Досліджено вміст загальних ліпідів і їх жирнокислотний склад у тканинах і органах куликів на міграційній зупинці в Азово-Чорноморському регіоні. Визначено збільшення вмісту незамінних полієнових жирних кислот (НПЖК) унаслідок жиронакопичення птахів. Установлено, що джерелом надходження НПЖК до організму куликів є літоральні безхребетні лагун і лиманів Азово-Чорноморського регіону. Найбільша кількість НПЖК виявлена у ліпідах організмів молюсків *Theodoxus astrachanicus* і *Hydrobia acuta*, поліхет *Hediste diversicolor* і *Nereis zonata*, а також рачка *Artemia salina*.

Ключові слова: кулики, мігранти, травна система, морфофункціональні особливості, незамінні жирні кислоти.

АННОТАЦИЯ

Лыкова И.А. Морфофункциональные особенности пищеварительной системы куликов (Charadrii) как мигрантов. – Рукопись.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.08 – зоология. – Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины. – Киев, 2015.

Диссертационная работа посвящена исследованию особенностей морфофункциональной организации пищеварительной системы куликов как мигрантов.

У 18 видов куликов исследовано анатомическое и гистологическое строение пищеварительной системы и установлены адаптивные механизмы к интенсивному питанию на миграционных остановках в Азово-Черноморском регионе. Установлено, что пищеварительная система куликов имеет типичное для птиц строение, соответствующее трофической специализации данной группы птиц: желудок – двухкамерный; кишечник в 2,2-4,8 раза превышает длину туловищного отдела; рельеф слизистой оболочки кишечника – пластинчатый, пластинки срастаются и образуют зигзагообразные лабиринты; слепые кишки у большинства изученных видов развиты, выполняют функцию лимфоидно-эпителиального органа; прямая кишка укорочена. Проведен сравнительный анализ строения пищеварительной системы куликов с мигрирующими видами отряда воробьинообразных (на примере *Sylvia nisoria*, *Fringilla coelebs*, *Riparia riparia*).

Установлено, что в результате интенсивного питания куликов на миграционных остановках увеличивается масса и морфометрические показатели органов пищеварения: общая масса пищеварительной системы увеличивается на 14,1-37,7%; масса желудка у *C. alpina* і *C. ferruginea* увеличивается на 2-10%, у *Ph. pugnax* – на 33-35%, что связано с утолщением

стенок мышечного желудка; масса кишечника увеличивается на 8-45%, что связано с увеличением его длины и усложнением рельефа слизистой оболочки в тощей и подвздошной кишках; масса печени увеличивается на 25-60%. Полученные результаты свидетельствуют о высокой пластичности пищеварительной системы куликов.

Особенностью стенки тонкого кишечника большинства исследованных куликов является многослойное расположение крипт в собственной пластинке слизистой оболочки и большое количество фигур митозов в камбиальных клетках. Установленная особенность обуславливает высокую скорость пролиферации энтероцитов тонкого кишечника и выделение большого количества пищеварительных ферментов, что интенсифицирует процессы расщепления и всасывания питательных веществ.

Впервые у куликов выявлен и исследован дивертикул Меккеля на анатомическом и гистологическом уровне. Установлено, что дивертикул Меккеля у куликов – слепой отросток на антимезентериальной поверхности тощей кишки. Гистологическое исследование дивертикула Меккеля позволило установить, что все оболочки стенки дивертикула инфильтрованы лимфоидными структурами (диффузно расположенными лимфоцитами, лимфоидными узелками с выраженными герминативными центрами), что свидетельствует о выполнении им функции периферического органа иммунной системы.

Впервые исследованы лимфоидные структуры стенки пищеварительной трубки куликов, которые представлены: диффузно расположенными лимфоцитами, оформленными и неоформленными лимфоидными узелками, эзофагальной миндалиной. Инфильтрация лимфоидными структурами оболочек стенки пищеварительной трубки куликов менее интенсивна, в сравнении с мигрирующими видами отряда воробьинообразных.

Впервые был проведен комплекс биохимических исследований по определению содержания общих липидов в тканях и органах куликов и их жирнокислотного состава при жиронакоплении на миграционных остановках. Установлено, что за период миграционной остановки у исследованных куликов увеличивается содержание общих липидов в печени (1,5-4,5 раза), абдоминальном жире (1,6-2,4 раза) и грудных мышцах (2,7-3,95 раза), в их составе значительно повышается количество незаменимых полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК). Установленная закономерность способствует улучшению проницаемости мембран клеток всех систем и органов организма куликов, что приводит к интенсификации обменных процессов и ускоряет процесс жиронакопления.

Установлено, что основным источником незаменимых ПНЖК для куликов на миграционных остановках являются литоральные беспозвоночные лагун и лиманов Азово-Черноморского региона. Анализ жирнокислотного состава общих липидов 9 видов литоральных беспозвоночных, составляющих основу корма куликов, показал, что наиболее продуктивными по содержанию ПНЖК для куликов являются моллюски *Theodoxus astrachanicus* и *Hydrobia acuta*, полихеты *Hediste diversicolor* и *Nereis zonata* и рачок *Artemia salina*. Исследованные моллюски содержат наибольшее количество ПНЖК, особенно арахидоновой (C20:4), полихеты являются для куликов источником кислот как

линолевого ($\omega 6$), так и линоленового ($\omega 3$) ряда. Содержание в липидах *Artemia salina* большого количества эйкозапентаеновой (C20:5) и докозагексаеновой (C22:6) кислот и массовость этого вида на кормовых полях Азово-Черноморского региона способствует тому, что в организм куликов за короткий промежуток времени поступает необходимое количество ПНЖК. Установлено, что на жирнокислотный состав липидов литоральных беспозвоночных влияет ряд факторов окружающей среды: температура и соленость воды.

Ключевые слова: кулики, мигранты, пищеварительная система, морфофункциональные особенности, незаменимые жирные кислоты.

SUMMARY

Ly'kova I.O. Morphofunctional features of waders digestive system (Charadrii) as migrants. – Manuscript.

Dissertation for degree of Candidate of Biological Sciences on speciality 03.00.08 – zoology. – Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Ukraine. – Kyiv, 2015.

The dissertation is dedicated to investigation of particularities in morphofunctional organization of migrant waders digestive system.

For the first time, complex investigations of 18 waders species digestive system structure were performed at anatomical and histological levels. The results reveal waders stomach to be bilocular and intestinal mucous membrane relieve to be lamellar. For the first time, anatomical and histological structure of waders Meckel's diverticule was investigated. All the membranes of waders digestive tract wall reveal immunocompetent structures: esophageal glands, diffusely localized lymphocytes, mature and immature lymphoid nodules.

The research also represents comparative characteristics of structures of waders digestive system and that of passerines migrant birds. On the background of birds digestive system structure the comparison defines particular features of waders digestive system, i.e. its high plasticity, which is explained by rapid changes in feeds spectrum during migrations; high amount of crypts in mucous membrane plate, which facilitates intensity of digestion process; occurrence of Meckel's diverticule – peripheral organ of immune system, which participates in protection of digestive system against invasion of antigens. The latter may invade the waders organism in food composition during intensive feeding especially at migration stops.

Apart from the above mentioned, the work presents the results of investigation on general lipids contents and their fatty acid composition in organs and tissues of waders at their migration stop in Azov-Black Sea region. The results reveal increase in essential polyunsaturated fatty acids contents (PUFA) in newly accumulated fat. The natural nutritional source of PUFA for waders organism was established to be littoral invertebrates of lagoons and firths in Azov-Black Sea region. The highest contents of PUFA were found in *Theodoxus astrachanicus* and *Hydrobia acuta* mollusks, as well as in *Hediste diversicolor* and *Nereis zonata* polychaete and *Artemia salina* crayfish.

Key words: waders, migrants, digestive system, morphofunctional features, essential fatty acids.

Підп. до друку 3.11.15. Формат 60×84 1/16. Спосіб друку – ризографія.
Умов. друк. арк. 1,4. Тираж 100 прим.
Зам. 1/3. Ціна договірна.

Віддруковано в типографії ФОП Андреев К.В.
61166, Харків, вул. Серпова, 4
Свідоцтво про державну реєстрацію
Серія В00 № 966085 від 30.05.2003 р.