

Міністерство освіти і науки України

**Львівський національний університет ветеринарної
медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького**

**Кафедра нормальної та патологічної
морфології і судової ветеринарії
курс анатомії**

Тибінка А. М.

**Конспект лекцій з дисципліни
«Біологія та морфологія птахів»**

**Методична розробка
для здобувачів другого рівня вищої освіти (магістр),
спеціальності Н6 «Ветеринарна медицина»**

Львів – 2024

УДК: 619:577.1:579.23:636.5/.6

Укладач:

Тибінка А. М. – доктор ветеринарних наук, професор кафедри нормальної та патологічної морфології і судової ветеринарії ЛНУВМБ імені С. З. Гжицького.

Рецензент:

Головач П. І. – доктор ветеринарних наук, професор кафедри нормальної та патологічної фізіології імені С. В. Стояновського Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького.

Тибінка А. М. Конспект лекцій з дисципліни «Біологія та морфологія птахів». Методична розробка для здобувачів другого рівня вищої освіти (магістр), спеціальності Н6 «Ветеринарна медицина». – Львів : ЛНУВМБ імені С. З. Гжицького, 2024. – 56 с.

Методична розробка містить конспекти лекцій з дисципліни «Біологія і морфологія птахів». Методична розробка призначена для здобувачів другого рівня вищої освіти (магістр), спеціальності Н6 «Ветеринарна медицина». Тематика лекцій, їх послідовність та кількість відповідають робочій програмі дисципліни (Львів, 2024). Конспект кожної лекції включає достатній об'єм матеріалу для розкриття її змісту.

Розглянуто і рекомендовано до друку навчально-методичною радою факультету ветеринарної медицини Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького (протокол № 4 від 20 листопада 2024 р.).

ЗАГАЛЬНА БІОЛОГО-МОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ОРГАНІЗМУ ПТАХІВ

План

1. Біологічна класифікація птахів.
2. Сучасні види птахів.
3. Порівняння структури організму птахів та ссавців
4. Циклічність вжитті птахів.
5. Екологічні групи птахів.
6. Тривалість життя птахів

1. Біологічна класифікація птахів

Домен:	Ядерні (Eukaryota)
Царство:	Тварини (Metazoa)
Тип:	Хордові (Chordata)
Підтип:	Черепні (Craniata)
Надклас:	Щелепні (Gnathostomata)
—	Завропсиди (Sauropsida)
Клас:	Птахи (Aves)
Підклас:	Віялохвості (Neornithes)
Інфраклас:	Безкілеві (Paleognathae)
	Кілегруді (Neognathae)

Згідно інформації Міжнародного союзу орнітологів (Версія 6.3 від 20 липня 2016 р.) в світі налічується 40 рядів сучасних птахів, які поділяються на 238 родин, 2292 родів, 10,659 видів (ще 155 видів відносять до вимерлих) та 20,413 підвидів.

2. Сучасні види птахів

- *Інфраклас* Palaeognathae
 1. Struthioniformes
 2. Rheiformes
 3. Tinamiformes
 4. Casuariiformes
 5. Apterygiformes
- *Інфраклас* Neognathae
 - *Надряд* Galloanserae
 6. Galliformes
 7. Anseriformes
 - *Надряд* Neoaves
 8. Phoenicopteriformes
 9. Podicipediformes
 10. Columbiformes
 11. Mesitornithiformes
 12. Pteroclidiformes
 13. Apodiformes
 14. Caprimulgiformes
 15. Cuculiformes
 16. Otidiformes
 17. Musophagiformes
 18. Opisthocomiformes
 19. Gruiformes
 20. Charadriiformes

21. Gaviiformes
22. Procellariiformes
23. Sphenisciformes
24. Ciconiiformes
25. Suliformes
26. Pelecaniformes
27. Eurypygiformes
28. Phaethontiformes
29. Accipitriformes
30. Strigiformes
31. Coliiformes
32. Leptosomiformes
33. Trogoniformes
34. Bucerotiformes
35. Coraciiformes
36. Piciformes
37. Cariamiformes
38. Falconiformes
39. Psittaciformes
40. Passeriformes

3. Порівняння структури організму птахів та ссавців

Птахи	Ссавці
Наявність пір'я	Наявність волосся
Відсутність потових і сальних залоз	Наявність потових і сальних залоз
Наявність куприкової залози	Відсутність куприкової залози
Наявність пневматичних кісток	Відсутність пневматичних кісток
Довга шия (14-18 хребців)	Коротка шия (7 хребців)
Окремі групи хребців зрощені	Окремі групи хребців не зрощені
Ліктьова кістка довша променевої	Променева кістка більша ліктьової
Наявність пігостиля	Відсутність пігостиля
Воло здебільшого наявне	Воло відсутнє
Діафрагма рудиментарна	Діафрагма функціональна
Відсутність зубів	Наявність зубів
Присутність клоаки	Відсутність клоаки
Двокамерний шлунок	Одинарний залозистий шлунок
Відсутність молочних залоз	Наявність молочних залоз
Відсутність сечового міхура	Наявність сечового міхура
Внутрішньо розташовані сім'яники	Зовнішньо розташовані сім'яники
Всі види відкладають яйця	Лише качконіс і східна відкладають яйця
Відсутність справжнього пеніса	Наявність справжнього пеніса
Наявність повітроносних мішків	Відсутність повітроносних мішків
Відсутність голосових зв'язок	Наявність голосових зв'язок
Наявність співочої гортані для формування звуків	Відсутність співочої гортані
Наявність ядер в еритроцитах	Відсутність ядер в еритроцитах
Відсутність лімфатичних вузлів	Наявність лімфатичних вузлів

Життя птахів багато в чому відрізняється від життя інших тварин. Більш висока, ніж у ссавців (40 ° C і вище), температура тіла обумовлює велику інтенсивність обміну речовин у птахів, і, в зв'язку з цим, їх велику рухливість.

Біологія кожного виду птахів своєрідна. У загальних же рисах життя птахів протягом року складається з певного ланцюга послідовно змінюваних один одного фаз або явищ, характерних для кожного сезону. Ці сезонні фази складають в цілому річний біологічний цикл, що має багато спільних етапів для всіх птахів. Річний біологічний цикл ділиться на два великі періоди:

- позагніздовий;
- розмноження.

Линька, як складова частина повного біологічного циклу, займає ніби проміжне положення між цими періодами.

4. Циклічність вжитті птахів

Добова циклічність

У основі добових ритмів активності птахів лежать спадкові ендogenousні цикли фізіологічних процесів тривалістю приблизно 24 години. Подібні циклічні явища отримали назву «Циркадні ритми» (лат. *circa* – навколо або приблизно; *dies* – день). Чітко виражені циркадні ритми спостерігаються лише при утриманні птахів при відносно постійних умовах навколишнього середовища, тобто в неволі. У природніх умовах зміна температури, освітленості чи інших факторів призводять до зміщення циркадних ритмів на інший час доби, а також до їх вкорочення чи подовження. Якщо ж птиці різко змінити умови середовища на довгий час, це суттєво порушує циркадні ритми. Наприклад, утримання птахів при постійному освітленні «цілодобовий день» обумовлює вкорочення цього ритму, а інколи перехід від монофазного характеру активності до поліфазного, при якому протягом доби спостерігається кількаразове чергування коротких періодів активності та спокою.

Добова активність птахів також тісно пов'язана з кормовими умовами, які змінюються протягом доби. Коливання температури, інтенсивності освітлення і вологості впливають на добовий ритм життя організмів, що є об'єктом живлення птахів, і тим змінюють ступінь доступності корму. Тому, птахи ведуть активний спосіб життя в ту частину доби, коли можуть добувати собі корм.

Серед птахів відносно мало форм з цілодобовою активністю (наприклад, качки): такий тип активності може проявлятися в особливих умовах (наприклад, під час міграцій). Інший добовий режим мають птахи є Арктики, де світловий день триває протягом кількох літніх місяців. У цей час птахи активні майже цілодобово, чергуючи кормління з порівняно частими, але дуже короткими перервами для відпочинку.

Проте, більшість птахів є строго денними істотами, оскільки, при добуванні корму керуються зором і живляться рослинними кормами або денними тваринами, яких є легше добувати при хорошому освітленні. Зі зміною тривалості світлового дня змінюється і час добової активності птахів.

Діяльність денних птахів починається при цілком певному мінімумі освітлення. Цей мінімум освітлення для хатнього горобця становить, за деякими спостереженнями, 20 метричних свічок, для зяблика – 12, для кропив'янкових – 4, для великої синиці – 1,8, для зозулі – 1,0, для дроздів – 0,1, у польового жайворонка цей мінімум лежить ще нижче.

На хід добової активності впливають і місцеві умови – рельєф, рослинність і т. п. Так, на східних схилах гір птахи пробуджуються і засинають значно раніше, ніж на західних, оскільки умови освітлення на них різні; в глибині лісу сутінки настають значно раніше ніж на узліссі.

Порівняно нечисленна група птахів, що живляться нічними тваринами, є активними вночі або в сутінках. При пошуках здобичі вони керуються не тільки зором, але і слухом або дотиком. До нічних птахів відносяться сови (за винятком білої сови і горобцевого сичика), деякі чаплі (квак звичайний), лежень.

Сутінкових птахів багато більше і до того ж з різних рядів (дрімлюга, бугай, баранець, слуква, погонич).

Групи сутінкових та нічних птахів у багатьох випадках взаємно переплітаються відповідно до умов існування.

Добовий ритм птахів сильно змінюється в період розмноження, коли самці багатьох денних видів співають мало не цілодобово, та під час перельоту, який здійснюється вночі багатьма строго денними птахами.

Сезонна циклічність

Зміна тривалості світлового періоду, впливає не лише на добову активність птахів, але й обумовлює сезонну періодичність їх життєвих процесів, зокрема:

- ріст гонад та розмноження;
- передпарувальна та післяпарувальна линька;
- розвиток передміграційного стану та початок міграції.

У основі сезонних ритмів активності птахів лежать складні нервово-гуморальні механізми, що мають ендогенну приблизно річну – цирканну (лат. *circa* – навколо або приблизно; *annus* – рік) циклічність. Центральним механізмом, що регулює сезонні зміни в житті птахів є система гіпоталамус-гіпофіз. Гормони останнього впливають на функціонування інших ендокринних залоз, а через них на різні обмінні процеси.

Отже, річний цикл життєдіяльності організму птахів – це закономірна послідовність сезонних фізіологічних станів.

Сезонна циклічність птахів принципово відрізняється від представників інших класів наземних хребетних. Птахи, при настанні несприятливої пори року не знижують життєдіяльності і не впадають в сплячку, як багато тварин, а, навпаки, реагують підвищеною діяльністю. Найбільш яскравим вираженням цього явища є сезонні перельоти, або міграції, птахів.

За характером сезонних міграцій птахів можна розділити на три категорії: осілі, кочові і перелітні.

Осілі птахи – це птахи, які протягом усього року живуть в одній і тій же місцевості та будь-яких регулярних переміщень за її межі не здійснюють. Деякі з цих птахів все життя проводять у межах невеликої гніздової території, не виходячи за її межі навіть в зимовий час. Таких птахів можна назвати строго осілими. У високих і помірних широтах їх вкрай мало, і всі вони майже виключно синантропи, тобто живуть винятково поблизу поселень людини. До синантропних видів можна віднести хатнього горобця, сизого голуба, а місцями польового горобця, галку і деяких інших птахів. Поблизу житла людини вони знаходять достатньо корму протягом всього року.

Інші представники цієї групи птахів після розмноження виходять в пошуках корму та інших сприятливих умов за межі гніздової території і проводять зиму в найближчих її околицях. Безперервних кочівель ці види птахів не здійснюють, а живуть всю зиму більш-менш осіло, в одному або декількох пунктах. Цих птахів можна назвати напів-осілими. До них належать рябчик, глушець, тетерук, частина популяцій сороки, ворони, звичайної вівсянки і ін. Напів-осілість властива птахам, добре забезпеченим зимовими кормами.

Кочові птахи – це птахи, які після розмноження залишають освоєну гніздову територію і до весни переміщаються, віддаляючись на десятки, сотні і навіть тисячі кілометрів. Для кочових птахів характерна безперервність переміщень, які вони здійснюють в пошуках корму. Якщо вони і затримуються в місцях концентрації корму, то ненадовго, тому що природні запаси кормів у них взимку бувають не настільки багатими і стійкими, як у категорії осілих птахів.

Напрямок переміщень у кочових птахів не постійний. Відвідуючи під час кочівель сприятливі щодо корму і інших умов місця, птахи можуть неодноразово змінювати напрямок свого руху. Найчастіше вони тримають шлях в тепліші кліматичні зони. До кочових птахів належать синиці, повзики, сойки, шишкарі, шурі, чижі, снігурі, омелюхи та ін.

Перелітні птахи – входять птиці, які після розмноження залишають гніздову територію і на зиму перелітають в інші, порівняно віддалені райони. Для перелітних птахів характерні як фіксовані напрямки і терміни перельоту, так і досить виразно окреслені місця зимівель,

в яких вони живуть більш-менш осіло або роблять незначні кочівлі в пошуках корму. Переміщення до зимівників у таких видів проходить не у вигляді кочівель, а у вигляді добре вираженого перельоту. Зимівники, зазвичай, знаходяться на відстані багатьох сотень і навіть тисяч кілометрів від місць гніздування, в більш теплих кліматичних зонах.

До перелітним відноситься багато птахів нашої країни, в тому числі грач, дрозди, качки, гуси, ластівка, польовий жайворонок, кулики, чаплі, славки, вівчарики і ін. Всі ці птахи не можуть в зимовий час знайти звичайні для себе корми в місцях літнього проживання.

Для умов конкретної місцевості перелітних птахів, в свою чергу, поділяють на:

а) літуючих – птахи прилітають навесні, гніздяться і після виведення потомства восени відлітають;

б) пролітних – птахи зупиняються на короткий період навесні, повертаючись до місць гніздування, або восени, по шляху до місць зимівлі;

в) зимуючих – птахи прилітають з більш північних районів і переживають тут зимовий період нестачі харчів;

г) залітних – час від часу, не щорічно, з'являються поодиночки або невеликими зграйками, віддаляючись від своїх ареалів і пролітних трас.

Характеризуючи сезонні міграції, можна виділити три основні форми: післягніздові кочівлі, осінньо-зимові кочівлі і переліт (осінній і весняний).

Виділяють 4 основних причини, комбінація яких обумовлює міграцію птахів:

- зменшення тривалості дня;
- зниження температури повітря;
- виснаження кормових запасів;
- генетична схильність

5. Екологічні групи птахів

Серед птахів виробилася велика кількість різноманітних форм, пристосованих до життя в самих різних умовах навколишнього середовища. Одні птахи заселили ліс і чагарникові зарості, де для життя серед гілок у них виробилася відповідна структура лапи. Інші форми пристосувалися до життя на воді, і їх подальший розвиток пішов по шляху спеціалізації до плавання і пірнання. Деякі форми більшою мірою, ніж інші, оволоділи повітряним середовищем і більшу частину життя проводять на крилах, виявляючи різноманітні адаптації в будові крила. Степи і пустелі населені рядом видів, які пристосувалися до ходьби і бігу по твердому ґрунті.

Виходячи з характерних типів ландшафтів і особливостей пересування виділяють основні групи птахів. Слід зазначити, що, як і при будь-яких інших спробах біологічних класифікацій, досить велике число видів займає проміжне положення і віднесення їх в ту чи іншу групу виявляється досить довільним, тому межі між виділеними групами нечіткі і досить умовні.

1. Деречно-чагарникові птахи – кормляться переважно в кронах дерев і чагарників, в зарослях очерету та інших надводних рослин, де і гніздяться. Частина видів гніздиться в дуплах. Основну масу видів цієї групи складають різні сімейства горобцевих, вивільгові, деякі вороніві, синицеві, славкові, зозулеві, дятлоподібні і багато інших.

2. Наземно-деревні птахи – близькі до першої групи по зовнішнім виглядом і відрізняються лише тим, що однаково успішно збирають корм як в кронах, так і на землі. Окремі види будують гнізда в кронах дерев і чагарників, гніздяться в дуплах або влаштовують гніздо на землі. Сюди можна віднести частину тетерукових (глушець, тетерук, рябчик), багато воронівих, дроздів, кропив'яників, шпаків, багатьох ткачків, в'юрків, вівсянок.

3. Наземні птахи – збірна група птахів, багато видів яких зберігають вигляд деревно-чагарникових або наземно-деревні, але кормляться майже виключно на землі, де будують гніздо, однак для відпочинку і при небезпеці охоче сідають на дерева і кущі. Всі наземні птахи добре ходять і бігають. Це особливо характерно для більшості куроподібних, що мають сильні відносно короткі задні кінцівки (індички, цесарки, куріпки). Сюди також відносять деяких горобцевих (жаворонкові, плиски, карбівки), одудів.

Сюди ж належить ряд довгоногих видів, які по зовнішньому вигляду нагадують біляводних птахів: деякі журавлеподібні (журавель-степовий) і птиця-секретар (з денних хижих птахів).

4. Біляводні птахи – населяють різноманітні сирі ділянки: зарослі і відкриті береги водойм, великі болота. Для більшості видів цієї групи характерні подовжені кінцівки (подовжені цівка і гомілка). Недбало побудоване гніздо розташовується на землі, на заломках очерету, іноді на деревах. Сюди можна віднести: всіх лелекоподібних (чаплі, лелеки, ібіси), куликів, бакланів.

5. Водні птахи – різноманітна група птахів, які добувають корм плаваючи і пірнаючи; деякі кормляться на суші. Вони населяють узбережжя морів і різноманітні материкові водойми. Гніздяться зазвичай біля водойм, частіше – на землі, рідше – на заломках очерету і деревах. Сюди відносять пірникоз, гусеподібних, гагар, пеліканів, лисок, водяного горобця. Пірникози і лиски в заростях надводної рослинності будують плаваючі гнізда.

Дві останні групи птахів є досить спорідненими і тому, іноді буває досить складно віднести певні види птахів до котроїсь з них, оскільки ці птахи підходять до обох груп.

6. Птахи, що полюють на льоту – різнорідна і різноманітна група, куди входять представники багатьох родин, близькі родичі яких входять в попередньо описані групи. Більш характерні для відкритих ландшафтів. Найбільш звичайний спосіб полювання – політ на різній висоті і стрімке пікірування на здобич у повітрі (ластівки, серпокрильці, бджолоїдки, соколи), на поверхні землі (орли, канюки, шуліки) на поверхні чи у верхньому шарі води (скопи, багато орланів, рибалочки, мартини, крячки, альбатроси).

6. Тривалість життя птахів

Тривалість життя птахів коливається досить в значних межах.

Максимальна тривалість життя в неволі (при відповідному оптимальному утриманні) рідко буває меншою, ніж в природі, зазвичай більшою, в середньому в 1,6 рази. Таким чином, максимальна тривалість життя птахів в неволі може служити показником «потенційного довголіття».

На кожну тисячу птахів припадає від 1 до 17 особин в максимальному віці.

Максимальна тривалість життя птахів

Вид	Максимальна тривалість життя, років:		Маса тіла, г
	в природі	в неволі	
Баклан великий	19	23	1940
Чапля сіра	25	30	1350
Лелека білий	29	33	3800
Лебідь-шипун	19	21	11200
Гуска білолоба	17	27	2500
Крижень	29	29	1300
Канюк	25	25	940
Мартин сріблястий	36	44	1200
Припутень	16	20	580
Горлиця	13	16	130
Дрізд чорний	16	20	90
Дрізд співочий	14	17	65
Славка садова	7	24	19
Зяблик	13	29	22
Чиж	12	25	13
Сорока	15	21	240
Ворон	16	26	1200

Питання для самоконтролю

1. На які основні періоди поділяється річний біологічний цикл птахів?
2. Що таке циркадний ритм?
3. Що таке цирканна циклічність?
4. На які категорії поділяють птахів за характером сезонних міграцій?
5. Охарактеризуйте групу осілих птахів.
6. Охарактеризуйте групу кочових птахів.
7. Охарактеризуйте групу перелітних птахів.
8. На які підгрупи поділяють перелітних птахів відповідно до умов конкретної місцевості?
9. Вкажіть екологічні групи птахів.
10. Охарактеризуйте групу деревно-чагарникових та наземно-деревних птахів.
11. Охарактеризуйте групу наземних та біляводних птахів.
12. Охарактеризуйте групу водних птахів та птахів, що полюють на льоту.
13. Яка тривалість життя характерна для птахів?

Лекція 2

БІОЛОГІЧНІ АДАПТАЦІЇ АПАРАТУ РУХУ ПТАХІВ

План.

1. Особливості руху птахів.
2. Особливості кісток.
3. Хребетний стовбур.
4. Скелет голови (череп).
5. Скелет кінцівок.
6. З'єднання кісток.

1. Особливості руху птахів

У опорно-руховому апараті птахів порівняно зі ссавцями спостерігаються значні адаптаційні пристосування до умов життя в цілому і польоту зокрема. Зовні це проявляється у полегшених кінцівках, перетворенні грудних кінцівок у крила, двоногій локомоції, наявності пір'я. Розміщення основних, найбільш масивних м'язів крила і задньої кінцівки на відносно короткому тулубі робить тіло більш компактним, надає йому обтічної форми, підвищуючи аеродинамічну якість.

Зростання маси тіла птахів супроводжується зменшенням їх маневреності.

Характерні особливості властиві і для внутрішньої структури організму птахів. Так у скелеті зміни торкаються всіх його відділів.

2. Особливості кісток

Кістки скелета тонкі, щільні, міцні, матово-білі, містять велику кількість мінеральних речовин.

Скелет птаха характеризується, з одного боку, легкістю кісток, з іншого – міцністю як самих кісток, так і їх зчленувань одна з одною. Міцність і легкість кісток досягаються за рахунок пневматичності в результаті наявності зайнятих повітрям порожнин. Відповідно до законів механіки, при інших рівних умовах трубка є міцнішою від суцільної балки такої ж маси. Це, зазвичай, дозволяє дещо знизити відносну масу скелету птахів порівняно зі ссавцями. Наприклад, маса скелета чижа становить 6,6 % маси тіла, а у миші, такої ж маси – 8,4%. При цьому, даний показник у курей становить 9-12%, у качок – 14-15%.

У птахів, як і у ссавців, кістка сформована щільною (компактною) та губчастою кістковими речовинами, які мають остеонну будову. У курей остеони утворені 3-4 рядами кісткових пластинок, у качок – 4-6 рядами, гусей – 4-7 рядами. У кістках птахів кількість остеонів є меншою ніж у ссавців і розташовані вони більш рихло.

Важливою особливістю скелету птахів є наявність «медулярної кістки» – це різновид сильно мінералізованої губчастої кісткової тканини, яка формується в певні періоди життя (перед линькою чи яйцекладкою) та є додатковим запасом кальцію. Вона має вигляд хаотично розташованих трабекул, що починають заповнювати порожнину трубчастої кістки і можуть заповнити її повністю. За потреби кальцій медулярної кістки використовується в першу чергу, а при недостатності починає резорбуватися з основної кістки, що призводить до її ламкості.

Пневматичність кісток у птахів є найвищою серед усіх амніот. Особливо міцною повинна бути плечова кістка, щоб не зламатися під час польоту, коли птах енергійно працює крилами.

У молодих птахів кістки заповнені кістковим мозком, з віком він поступово відтісняється повітрям, розсмоктується і залишається лише в кістках нижнього відділу крил і тазових кінцівок, а також в щілинах губчастої речовини деяких плоских кісток та хребців.

Легкість кісток дозволила птахам різко подовжити передні і задні кінцівки (вони перевищують довжину тулуба в 2-3 рази, а у деяких видів – і більше), не збільшуючи відносної маси скелета.

Скелет птахів, як і ссавців поділяється на осьовий (хребетний стовбур, череп) та периферичний (скелети кінцівок).

3. Хребетний стовбур

Хребетний стовбур птиці включає кілька відділів: шийних, грудний, тазовий, хвостовий.

Птахи характеризуються довгою рухливою шиєю, яку утворюють 11-25 шийних хребців. Перші два шийні хребці – атлант (атлас) і осьовий (епістрофей) – мають типову для всіх амніот будову і забезпечують можливість значного обертання черепа. Решта шийних хребців мають сидлоподібні суглобові поверхні, що допускають велику рухливість хребців відносно один одного як в горизонтальній, так і у вертикальній площині. Разом зі складною системою шийних м'язів це забезпечує дуже велику рухливість голови і шиї. Всі птахи вільно повертають голову на 180 °, а деякі (сови) – навіть на 270 °. Рухливість голови і шиї дозволяє нерухомо сидячій птиці стежити за обстановкою навколо, без зусиль діставати дзьобом до будь-якої ділянки тіла при чищенні оперення, здійснювати складні рухи головою при схопленні здобичі або при будівництві гнізда і т. п. Підтягуючи голову до тулуба або, навпаки, дещо висуваючи її, птах може в польоті в певних межах змінювати положення центру маси.

Грудні хребці міцно сполучаються один з одним або – у багатьох видів – зростаються в грудну кістку, а поперекові, крижові і частина хвостових хребців зростаються один з одним і кістками тазу, утворюючи складні крижі (synsacrum), тому осьовий скелет тулуба жорсткий і практично нерухомий; тіло в польоті не згинається і не вібрує. Число рухливих хвостових хребців невелике (5-9), а останні хвостові хребці зливаються в пластинку – куприкову кістку, або пігостиль, до якої віялом прикріплюються стернове пір'я.

Різде збільшення розмірів груднини і утворення на ній високого виросту - кіля забезпечує місце прикріплення потужних грудних м'язів, що рухають крила.

У безкілевих птахів (страусоподібні, казуароподібні, нандуподібні, ківіподібні, тинамуподібні) кіль на груднині відсутній.

Міцні подовжені коракоїди міцними малорухомими суглобами з'єднуються з грудиною; вони теж служать місцем прикріплення грудних м'язів і помітно виносять плечовий суглоб вперед, на рівень передостанніх шийних хребців. Це дозволяє зручно складати крило збоку тіла і забезпечує кращу аеродинаміку. У польоті центри площ крил лежать на лінії, що проходить через центр маси тіла птиці, завдяки чому підвищується стійкість.

Ключиці зростаються в міцну виделку – своєрідну пружину, розташовану між плечовими суглобами що пом'якшує поштовхи при помаху крила.

4. Скелет голови (череп)

Череп птахів характеризується досить великим об'ємом мозкового відділу, великими орбітами, зміщенням донизу потиличного отвору і потиличного виростка (що збільшує рухливість голови щодо шиї), утворенням дзьоба і рухомого кісткового піднебіння, відсутністю зубів. Слухові капсули у птахів розташовуються не по боках від мозку, а під ним. Кістки черепа дуже тонкі. У той же час, завдяки складній губчатій будові вони досить міцні. Оскільки череп розташований на кінці довгого важеля з шийних хребців, зменшення його маси та характерна форма також визначаються аеродинамічними вимогами і можуть розглядатися як одне з пристосувань до польоту.

Дуже важлива особливість черепа птахів – кінетизм (рухливість) наддзьобка, що підсилює силу укусу і збільшує розміри зіву. Він характерний для більшості птахів і забезпечується тим, що в ділянці «переносиці» кістки черепа тонкі, а у деяких видів утворюють суглоб. Рухливе піднебіння також допомагає проштовхування кормову грудку в стравохід. Завдяки кінетизму дзьоб може здійснювати різноманітні, тонко диференційовані рухи:

- птах може засунути щільно стиснений дзьоб в ґрунт або щілину і, розкривши кінець дзьоба, схопити здобич;
- стиснути кінці дзьоба, залишивши посередині щілину (так птахи роблять, поправляючи перо або несучи здобич пташенят) і т. п.

Все це значно полегшує захоплення здобичі, її обробку (наприклад, розгризання насіння) і заковтування, чистку оперення, будівлю гнізда і т. п.

Захоплення і проковтування великої здобичі полегшує стрептогнатизм – здатність гілок нижньої щелепи вигинатися назовні при широкому розкритті дзьоба. Стрептогнатизм добре виражений у веслоногих, трубоносих, пінгвінів, мартинів і деяких інших птахів, що заковтують велику здобич, не розчленовуючи її. У ряду видів (чаплі, чистікові і ін.) стрептогнатизм є у пташенят (дозволяє ковтати принесену дорослими велику здобич) і послаблюється або зовсім втрачається в дорослому стані. Стрептогнатизм відсутній у хижих птахів і сов, що розривають велику здобич на шматки, а також у курячих, більшості гусеподібних, горобцевих і інших птахів, які живляться дрібними харчовими об'єктами.

Відповідно до морфо-функціональних особливостей виділяють окремі типи черепа:

1. Палеогнатний (*Palaeognathae*, древньопіднебінний) – відрізняється архаїчною будовою щелепного апарату і характерний для безкілевих птахів і тинаму.

2. Неогнатний (*Neognathae*, новопіднебінний) – характеризується наявністю рухомого піднебінно-крилоподібного зчленування, яке і дозволило неогнатам розширити розмах кінетизму. Спостерігається у черепах інших сучасних птахів.

Поряд з тим існують і інші класифікації пташиних черепів.

5. Скелет кінцівок

Грудні і тазові кінцівки птахів характеризуються принципово відмінним функціональним призначенням: грудні – для польоту; тазові – для наземного пересування чи по рослинності. В той час, як у земноводних, плазунів та ссавців також спостерігається певна спеціалізація грудних і тазових кінцівок, проте в цілому вони функціонально пов'язані і пристосовані для пересування по одному виду субстрату: ґрунт, вода, рослинність. Перевага такої універсальності кінцівок в цих класів тварин полягає у можливості пересування на трьох кінцівках у випадку травмування однієї з них. У птахів при значному травмуванні однієї кінцівки, тварина майже повністю втрачає здатність пересуватися звичним способом (літати, бігати, стрибати).

Скелет кожної кінцівки поділяється на пояс та скелет вільної кінцівки.

Скелет грудної кінцівки

Перетворення грудної кінцівки у крило разом з наявністю пір'я, є найбільш впізнаваними ознаками класу птахів.

Плечовий пояс складається з трьох кісток:

- а) лопатки, що має саблеподібну форму і розташована вздовж хребта;
- б) ключиці, яка об'єднується з іншою аналогічною кісткою у вилючку;
- в) коракоїдної кістки, що є добре розвиненою і опирається на груднину.

Грудну кістку через її тісний зв'язок з коракоїдними кістками, також можна вважати частиною плечового поясу

Основна маса кісток зап'ястка і п'ястка зрослася в єдиний блок – пряжку. Дві вільні карпальні (зап'ястні) кісточки зберігають невелику рухливість і можуть заклинювати суглоб кисті, дозволяючи утримувати його в певному положенні майже без витрати м'язових зусиль.

Головна особливість скелета крила – часткова редукція кисті, що зберегла тільки три пальці (II, III і IV) зі зменшеним, як правило, числом фаланг. Причому, в II і IV пальцях зберігається всього одна фаланга, а в III – тільки дві (1-2-1). Іноді трапляються винятки. Так, у денних хижаків, курячих, американського страуса число фаланг, рахуючи від внутрішнього пальця назовні, 2-2-1; у качок, дрохв і інших 2-3-1; у африканського страуса 2-3-2; у казуара і ківі – тільки один палець з 3 фаланг.

Пропорції скелетних елементів крила, ступінь розвитку груднини, її кіля та інших елементів плечового поясу, потужність мускулатури варіюють в різних групах птахів.

Скелет тазової кінцівки

Перетворення передніх кінцівок в крила, які виконують тільки функцію польоту, призвело до двоногості – переміщенню по землі і гілках тільки за допомогою задніх кінцівок, що призвело до посилення їх скелету і мускулатури.

Таз птахів має низку особливостей, пов'язаних, з одного боку, з необхідністю дати міцну опору заднім кінцівкам і забезпечити місце прикріплення потужної мускулатури, з іншого – з відкладанням великих яєць, покритих твердою шкаралупою. Як пристосування до останнього явища слід розглядати відсутність з'єднання кісток тазового поясу одна з одною (лобкове зчленування є лише у страусів). Такий таз отримав назву відкритого. Міцність таза досягається тим, що клубові кістки дуже великі і зрослися на всьому своєму протязі зі складними крижами. Сідничні кістки, зазвичай, також великі і зрослися з клубовими до повної втрати швів. Навпаки, лобкові кістки тонкі і мають характерну форму довгих паличок, прикріплених до зовнішнього краю сідничних кісток.

Велика гомілкорова кістка утворює єдиний комплекс з проксимальним рядом кісток заплесни і позначається спеціальним терміном – тибіотарсус. Дистальний ряд кісток заплесни і всі кістки плесни зростаються в єдине кісткове утворення – цівку, або плесну (*tarsometatarsus*). Так виникає додатковий важіль – міцна опора пальців, що одночасно збільшує і довжину кроку. Особливо подовжена цівка у навколоводних птахів (ряду куликів, голінастих, журавлів і ін.).

За кількістю пальців на ногах та їх розташуванням можна виділити три основні типи:

1. Дідактильний тип – зберігаються всього два пальці, III і IV. Властивий африканським страусам.

2. Трідактильний тип – зберігаються три пальці, II, III і IV. Зустрічається у ему, казуарів, нанду.

3. Тетрадактильний тип – зберігаються чотири пальці, при цьому можливі наступні варіанти їх розташування:

- а) анізодактильний тип – стандартний, властивий більшості птахів. Великий (перший) палець при цьому протиставляється іншим і відхиляється назад, тоді як інші три пальці спрямовані вперед;
- б) зигодактильний тип – зустрічається у папуг, дятлів, зозул, деяких сов. У даному випадку до заду спрямовані I і IV пальці, вперед – II і III.
- в) гетеродактильний тип – властивий родині трогонових. I і II пальці при цьому спрямовані назад, III і IV – вперед.
- г) пампродактильний тип – трапляється у серпокрильців, у яких всі чотири пальця спрямовані вперед.

У чотирипалих форм число фаланг зазвичай 2-3-4-5, рахуючи від внутрішнього пальця назовні, у трипалих 3-4-5. Відомий ряд винятків: у буревісників 1-3-4-5; у дрімлюг 2-3-4-4, у деяких стрижив 2-3-3-3.

У двопалого африканського страуса, у якого збереглися третій і четвертий палець, по 4 і 5 фаланг відповідно.

Довжина пальців, розвиток кігтів і рогового покриву визначаються екологічної спеціалізацією. У навколоводних птахів (чаплі та ін.) довгі пальці дозволяють рухатися по в'язкому ґрунту. У наземних бігаючих птахів пальці вкорочуються і товстішають.

6. З'єднання кісток.

Кістки черепа такі тонкі, що з'єднання їх один з одним за допомогою швів стає неможливим; тому більшість кісток у дорослих птахів зливаються одна з одною, і межі між кістками видно лише у молодій птиці із ще не повністю скостенілим черепом.

Всі кістки передньої кінцівки з'єднуються одна з одною так, що крило вільно складається і розправляється лише в одній площині. Обертальні рухи у всіх суглобах обмежені різко вираженим рельєфом суглобових поверхонь і потужними суглобовими зв'язками. Завдяки цьому при змаху крило рухається як одне ціле і тому має велику стійкість, необхідну при польоті.

Питання для самоконтролю

1. Чим характеризуються кістки птахів?
2. Які переваги надає птахам пневматичність їхніх кісток?
3. Вкажіть ключові особливості хребетного стовбуру птахів.
4. Вкажіть ключові особливості черепа птахів.
5. Що таке кінетизм черепа птахів?
6. Що таке стрептогнатизм черепа птахів?
7. На які типи поділяють череп птахів відповідно до морфо-функціональних особливостей?
8. Вкажіть ключові особливості скелету грудної кінцівки птахів.
9. Вкажіть ключові особливості скелету тазової кінцівки птахів.
10. На які основні типи поділяють птахів за кількістю пальців на ногах та їх розташуванням?
11. Вкажіть можливі варіанти розташування пальців при тетрадактильному типі.

Лекція 3

МОРФОЛОГІЯ СОМАТИЧНОЇ М'ЯЗОВОЇ СИСТЕМИ, ШКІРНОГО ПОКРИВУ ТА ЙОГО ПОХІДНИХ У ПТАХІВ

План:

1. Загальна характеристика м'язової системи
2. М'язи тулуба, шиї і голови
3. М'язи кінцівок
4. Структура шкіри.
5. Похідні шкіри.
6. Линька.
7. Крило, хвіст.
8. Політ.

1. Загальна характеристика м'язової системи

Функції пір'яного покриву, пристосування до польоту і двоногість визначають своєрідність в будові м'язової системи.

Мускулатура птахів, як і ссавців поділяється на соматичну та вісцеральну.

Соматичні м'язи походять з міотомів сомітів, іннервуються соматичною нервовою системою і в своїй більшості з'єднуються з кістками. Тому їх ще називають скелетними. Вони складаються з поперечнопосмугованої м'язової тканини. Соматичні м'язи володіють властивістю до довільного руху, тобто підпорядковані волі птиці.

Вісцеральні м'язи походять з мезенхіми і складаються головним чином з гладкої м'язової тканини. Вони входять до складу кровоносних судин, внутрішніх органів (травлення, виділення, розмноження, дихання та ін.). Рідше вони сформовані поперечнопосмуговою м'язовою тканиною (м'язи щелепного і під'язикового апаратів, язика, підшкірні м'язи і м'язи, що рухають пір'ям).

Підшкірні м'язи розвинені досить добре. Вони у вигляді тонких стрічок і пучків забезпечують рух птерилій, піднімають і опускають контурні пера. Це добре видно, коли птах «чубиться».

На відміну від ссавців, м'язи птахів бідні сполучною тканиною, більш щільні, темні (у свійських птахів світлі через малі фізичні навантаження, що обумовлює низький вміст міоглобіну), мають тонкі волокна і характеризуються інтенсивнішим кровопостачанням і обміном речовин. Умовно прийнято розділяти м'язи птахів на білі і червоні.

2. М'язи тулуба, шиї і голови

Незважаючи на зникнення у птахів, як і у інших амніот, горизонтальної септи, що з'єднує у риб бічні відростки хребців зі шкірою, для пернатих зберігає силу поділ осьової мускулатури на епаксіальну (надосьову) і гіпаксіальну (підосьову).

Конструктивні перетворення різних відділів осьового скелета птахів, які пов'язані зі специфікою їх рухливості, супроводжувалися глибокою перебудовою осьової мускулатури. В цілому, епаксіальна мускулатура тулуба представлена суцільною м'язовою масою, практично не диференційованою на окремі м'язи. Це викликано нерухомістю тулубових хребців птиці, яка є особливо повною в ділянці складних крижів, що і привело до редукції епаксіальних м'язів цієї ділянки. Скорочення площі черевної стінки, сильно потісненою великою грудниною, і негнучкість тулуба сприяли ослабленню м'язів черевного пресу. Але за ним зберіглась важлива роль в дихальних рухах, а саме у виконанні видиху. Вдих відбувається за допомогою декількох добре розвинених гіпаксіальних м'язів в ділянці грудної клітини.

Досконалою є мускулатура шиї, особливо у птахів, які видобувають рибу, вона забезпечує блискавичні удари дзьоба. М'язи довгої і рухомої шиї є складно диференційованими. Причому, перехід від шиї до тулуба в м'язах, як і в скелеті, виражений не різко. Сегментація шийних м'язів збережена на бічній поверхні шиї, де сусідні хребці з'єднані короткими пучками міжпоперечних м'язів, що керують бічними вигинами шиї. Але найбільш часті і енергійні рухи шиї відбуваються в сагітальній площині, у якій основні зусилля птаха направлені на протидію силі тяжіння. Це особливо виражено у м'язах основи шиї, де силові навантаження, пов'язані з вагою і рухами голови, є особливо суттєвими. Ці м'язи представлені відокремленими м'язовими пучками різної довжини (висхідні м'язи, двочеревцевий м'яз), або ж складними комплексами тяжів, які є цілком м'язовими (остистий м'яз шиї) чи частково сухожилковими (довгий м'яз шиї).

Вісцеральна мускулатура голови включає м'язи, які належать переважно щелепній та під'язиковій дугам і відповідно іннервуються трійчастим (V) і лицьовим (VII) нервами. У щелепній мускулатурі домінують м'язи, що притискають нижню щелепу до черепа.

Власне під'язиковою (або гіпобранхіальною) мускулатурою прийнято називати комплекс соматичних м'язів, які утворюють переднє продовження прямого м'яза живота і іннервуються під'язиковим нервом (XII).

У зв'язку зі значною рухливістю хвоста і його важливою роллю в польоті м'язи цього

відділу зазвичай добре розвинені і чітко диференційовані.

3. М'язи кінцівок

Спеціалізація передньої кінцівки у формі крила, істотно позначилася на будові мускулатури.

З м'язів, що рухають крилом, слід в першу чергу виділити два м'язи плечового суглобу, які топографічно більше належать тулубу ніж кінцівці. Насамперед – це поверхневий великий грудний м'яз (*m. pectoralis major*) розташований на груднині і її кілі, на коракоїдах і вилочці. При його скороченні плече опускається. Це найбільший м'яз птахів: у хороших літунів обидва великі грудні м'язи (правий і лівий) складають до 18-25% всієї маси птиці, або до 47% всієї мускулатури. Його антагоніст – глибокий грудний м'яз (підключичний, або надкоракоїдний (*m. subclavius seu m. suprascapuloideus*)) піднімає і злегка обертає плече лежить на груднині і основі кіля під великим грудним м'язом. Зазвичай він менше великого грудного м'яза в 5-10 разів. Сумарна маса інших м'язів, що беруть участь в русі плечового суглоба і зміцнюють плечовий пояс, є значно меншою маси грудних м'язів.

Розташування великих м'язів на тулубі, поблизу центру тяжіння тіла, вигідно аеродинамічно.

Як і у ссавців, мускулатура кінцівок птахів онтогенетично ділиться на первинно дорсальну і первинно вентральну. Первинно дорсальні м'язи – це розгиначі (екстензори) і відвідні (абдуктори) м'язи, а первинно вентральні м'язи – це згиначі (флексори) та привідні (аддуктори) м'язи.

Посилено розвинені в крилі спеціальні м'язи, які контролюють стан шкірних складок і пір'я, що беруть участь в утворенні поверхні крила.

М'язи, що змінюють положення ліктьового суглоба (розгиначі і згиначі), мають відносно малу масу і міцні сухожилки. Ще більш дрібні м'язи кисті і пальців не тільки виконують роль згиначів і розгиначів, а й дещо змінюють положення махових пір'їн.

Будова мускулатури задніх кінцівок птахів має певні варіації, які відображають властиве для птиці різноманіття в адаптації до різних субстратів і способів пересування по них. Ці варіанти стосуються навіть набору м'язів, який у багатьох груп є не повним.

На особливу увагу заслуговує механізм сидіння птахів на гілці без втрати рівноваги під час сну. Цей механізм не вимагає затрат м'язової енергії та утворений послідовною системою сухожилків вздовж майже всієї кінцівки. Початком є сухожилок стрункого м'язу, що проходить через надколінок і прямує на плантарну поверхню гомілки де об'єднується зі сухожилками глибокого та короткого згиначів пальців. Відповідно, коли птах сідає на гілку, відбувається згинання колінного суглобу і надколінок натягає описану сухожилкову систему, що обумовлює згинання пальців. Причому, чим нижче опускається птах, тим пальці згинаються сильніше. Тому, сидячий птах не може розігнути пальці. Це можна зробити лише розігнувши колінний суглоб під час вставання під дією м'язів-розгиначів.

Крім цього, сухожилки згиначів пальців в ділянці підошви мають сферичні хрящові потовщення, які під час скорочення м'язів потрапляють в відповідні заглиблення сухожилкових піхв, формуючи додатковий фіксаційний механізм. У наземних і водних птахів він дещо редукований.

4. Структура шкіри

Шкіра, тонка, легка, суха (внаслідок відсутності потових та сальних залоз (за винятком куприкової)), утворює складки та складається з трьох шарів: 1) епідермісу; 2) власне шкіри; 3) підшкірної основи.

5. Похідні шкіри

Куприкова залоза

Єдина у птахів шкірна залоза – куприкова – лежить над хвостовими хребцями. Вона найбільш розвинена у водоплавних птахів та відсутня у безкілевих птахів, у деяких дрохв,

голубів, папуг і ін. За будовою – це компактне, зазвичай двочасткове тіло з сосочком, зверненим назад. У ній знаходиться порожнина для секрету, який за консистенцією нагадує мазь. Він містить багато жиру і воску та має антимікробну активність. Виділення секрету відбувається під тиском дзьоба на залозу або під дією кільцевої мускулатури. Секретом залози птахи змащують пір'я. Раніше вважали, що це збільшує ненамокаємість пера. Зараз вважають, що ненамокаємість пера в першу чергу визначається його мікроструктурою, а секрет куприкової залози сприяє збереженню еластичності пера, запобігає його зношуванню, а також захищає від проникненню в організм патогенних бактерій і паразитарних грибків. Секрет куприкової залози містить провітамін D, який під дією світла перетворюється на вітамін D. Птах поглинає його під час поправлення і чистки пір'я. У птахів, які не мають куприкової залози, є особливі пухові пера (пудретки), які продукують тонкі рогові пластинки – пудру, що володіє гігроскопічними властивостями.

Плавальні перетинки

У багатьох птахів пальці задніх кінцівок з'єднані спеціальними складками шкіри (міжпальцевими перетинками, плавальними перетинками), які дозволяють плавати, або допомагають при ходінні на пухкому чи мулистому ґрунті. Залежно від форми виділяють кілька типів перетинок:

1. Пальчастий тип (Palmate) – перетинки з'єднують тільки передні три пальці (2-4) – качки, гуси, лебеді, мартини, крячки, фламінго, гагари, буревісники.
2. Цільнопальчастий (Totipalmate) – перетинки з'єднують всі чотири пальці (1-4) – баклани, олуші, пелікани, фрегати.
3. Напівпальчастий (Semipalmate) – невеликі перетинки з'єднують передні три пальці (2-4) – деякі пісочники і кулики, тетеруки, деякі породи курей. У чаплі так з'єднані тільки два пальці.
4. Лопатеві (Lobate) – окремі перетинки охоплюють кожний з трьох передніх пальців (2-4), формуючи лопаті, які розкриваються та складаються під час плавання – пірникози, лиски, кулики-плавунці, деякі види качок на великому пальці.

Плавальні перетинки потрібні не лише для плавання над поверхнею води чи у її товщі, вони відіграють важливу роль під час зльоту птиці з поверхні води. Качка зі зрізаними плавальними перетинками спокійно плаває, але не може злетіти.

Перетинчасті лапи допомагають водоплавним птахам і в момент посадки на воду. Вони служать хорошими гідродинамічними гальмами.

Рогові утворення шкіри

Роговими похідними епідермісу шкіри служать роговий покрив дзьоба, чохол шпор, луска на ногах, кігті, пір'я. Ці рогові утворення схильні до періодичної линьки.

Роговий покрив дзьоба (рамфотека) складається з наддзьоб'я (епітека) і піддзьоб'я (гіпотека). У більшості птахів роговий покрив дзьоба досягає великої міцності, але у куликів і гусеподібних частина рамфотеки залишається м'якою, рясно забезпечена дотиковими тільцями та служить органом дотику.

У деяких птахів (совоподібні, голубоподібні, папугоподібні, денні хижаки) основа наддзьобка утворена восковицею – потовщеною шкірою, яка містить зовнішні отвори ніздрів, нерідко яскраво забарвлена та багата дотиковими тільцями (служить органом дотику). Зазвичай восковиця позбавлена пір'я. Оперена восковиця характерна для деяких видів папуг, ягнятника. У деяких сов прикрита оберненим вперед пір'ям. Восковиця полегшує рухи наддзьобка.

За рахунок рамфотеки форма дзьоба відрізняється від його кісткової основи. Загострений кінець дзьоба іноді утворює гострий гачок, по краях дзьоба можуть розвиватися зубчики, валики або пластинки, також край може бути гострим, ріжучим і т. п. Відкладення пігменту в ороговіваючих клітинах (хроматофорах) обумовлює специфічне для кожного виду забарвлення дзьоба, колір якого може змінюватися в зв'язку з віком тварини, а іноді і з порою року.

Специфічне забарвлення також характерне для лап, кігтів, а також шкірних складок голови та шиї (гребінь, сережки, мочки, корали). Колір останніх є дещо мінливим, що обумовлюється припливом і відливом крові.

Зроговіння епітелію шкіри дистальних ділянок задніх кінцівок утворює роговий покрив – подотеку, яка покриває пальці та цівку. У частини видів подотека вкриває і нижню частину гомілки. Це типові рогові щитки і лусочки, що захищають цю частину кінцівки від механічних пошкоджень. У небагатьох птахів цівка і значна частина пальців покриті пір'ям (тетерукові, сови, деякі денні хижаки і ін.).

Лусочки на підошовній частині пальців зазвичай дрібні, досить м'які, що дозволяє щільно охоплювати гілку або відчувати характер субстрату. У видів, що живуть в кам'янистих пустельних регіонах (рябок, дрофа, страус), лусочки на підошвах грубі, міцні. У деяких сов і денних хижих птахів на підошовних лусочках розвиваються гострі шипи, які допомагають утримувати здобич. У багатьох тетерукових птахів під час осінньої линьки по краях пальців розвиваються загострені рогові пластинки – шипи.

Розташування, колір та форма рогових лусочок на ногах у птахів багатьох груп служить систематичним ознакою.

Останню фалангу кожного пальця прикриває добре розвинений кіготь. Кігті служать опорою при ходьбі, допомагають при лазінні, при чищенні оперення, при будівництві гнізда; частина видів кігтями утримує і умертвляє здобич. Відповідно до екологічного профілю виду різні і форма кігтів:

- міцні, сильно вигнуті, гострі – у лазаючих і хижих птахів;
- міцні, притуплені – у курячих птахів, що порпаються в ґрунті;
- сплюснені, копитоподібні – у садж, страусів і т. п.

Слаборозвинені рудиментарні рогові кігтики у деяких птахів є на другому пальці (деякі хижі птахи, гуси, паламедееві) і на 2-3 пальцях крила (казуари, ківі, гоацин, страуси), особливо у пташенят.

Великі гострі кісткові вирости, покриті роговим чохлом. – шпори – розвиваються на цівці багатьох фазанових птахів. Такі ж гострі шипи розвиваються на пряхці (крило) у деяких якан, паламедеевих, шпорцевих гусей, деяких куликів (шпорцевий чибіс і ін.). Шпори та шипи служать збраллядям захисту і нападу.

Пір'я

Тіло птиці, за винятком дзьоба і дистальних частин задніх кінцівок, вкрите пір'ям, яке можна вважати складним роговим утворенням, оскільки воно утворюється з клітин епітеліального шару шкіри.

За будовою виділяють кілька видів пір'я:

- 1) контурне;
- 2) пухове;
- 3) пух;
- 4) ниткоподібне;
- 5) щетинки.

У переважної більшості птахів поверхня тіла не суцільно покрита пір'ям. Останні розташовуються на певних ділянках, які носять назву птерилій (pteryla). Між ними знаходяться аптерії (apterium), покриті (не завжди) рідким пуховим або ниткоподібними пір'ям. Таке розташування пір'я полегшує рухи ніг та шиї, а під час польоту – скорочення м'язів і, крім того, зберігає рухливість шкіри.

Розташування оперених ділянок схоже у різних груп птахів. При чому, птерилії розташовані так, що контурне пір'я, яке покриває тіло птаха черепицеподібно, налягає одне на одне.

Виділяють наступні птерилії: головна (pteryla capitis), спинна (pteryla dorsalis), хвостова (pteryla caudae), плечова (pteryla humeralis), крилова (pteryla alaris), стегнова (pteryla femoralis), гомілкова (pteryla cruralis), грудна (або черевна) (pteryla gastrica), анальна (pteryla analis).

У нелітаючих птахів (страусів, казуарів, ківі, пінгвінів і ін.) аптерії відсутні і все тіло рівномірно вкрите пір'ям.

Забарвлення оперення обумовлюється пігментами і структурними особливостями пера.

Основні пігменти підрозділяються на 2 групи – меланіни і ліпохроми. Перші визначають чорний, бурий і сірий кольори, другі – червоний, жовтий і зелений. Характерний для північних птахів білий колір залежить від присутності в безбарвній роговій масі пера бульбашок повітря, які створюють теплоізоляційний шар. Синій пігмент трапляється надзвичайно рідко. Синій та фіолетовий кольори зазвичай визначаються поєднанням пігментації зі складною мікроскопічною структурою пера, що містить багатокутні призматичні клітини, які заломлюють світло. Відбивання світлових променів від поверхні пера викликає металевий відтінок, що переливається різними кольорами, що в свою чергу залежить від положення птаці по відношенню до спостерігача та джерела світла.

6. Линька

Линька – це певний стан, що характеризується специфічними особливостями морфогенезу, метаболізму, гормональної активності і певним адаптаційним значенням в загальному річному циклі життєдіяльності птахів. Зміна оперення – найбільш помітне явище під час линьки. Виділяють кілька видів линьки:

Сезонна линька. У дорослих птахів практично всіх видів (з небагатьма виключеннями) протягом року буває одна повна линька, коли змінюється все оперення, включаючи махові і хвостові пера. У цей же час змінюється лускатий роговий покрив дистальних відділів задніх кінцівок, кігті та роговий покрив дзьоба. Так як в помірних і високих широтах ця линька зазвичай йде в кінці літа-початку осені, тобто в кінці періоду розмноження, то її іноді називають осінньою або після шлюбною, а вбрання, що при цьому утворюється – зимовим, після шлюбним, перед шлюбним або між шлюбним.

Загальна тривалість повної річної линьки у різних видів варіює в досить широких межах. У дрібних горобиних птахів вона займає від 80 (горобці) до 100-120 (щиглик і ін.) діб, у ворона, соколів, глухарів – до 150, у горлиці – до 160-170, у підсокола великого – до 200 діб і т. п. Дані по тривалості линьки, що наводяться різними авторами, іноді розрізняються досить сильно, що в першу чергу пов'язано з труднощами визначення часу початку і кінця линьки.

Відзначено відмінності в ході линьки у різних популяцій одного виду.

У відносно небагатьох груп птахів (поганок, гусей, лебедів, качок, журавлів, пастушків) все першорядне і другорядне махове пір'я та криюче їх пір'я випадає одночасно. На якийсь час ці птахи втрачають здатність до польоту. Качки не здатні літати 2-4 тижні, гуси – 4-5, лебеді – 5-6 тижнів. Здатність до польоту відновлюється при ще не повністю відрослому маховому пір'ї. Журавлі змінюють махове пір'я один раз в два роки, у інших птахів подібна линька йде щорічно.

У птахів, що характеризуються лише одною повною річною линькою (денні хижаки, сови, сиворакшоподібні, дрімлюгоподібні, дятлоподібні, мабуть, більшість курячих, багато горобцевих (жайворонки, воронові, синиці, серпокрильці, шпаки)) – немає сезонної зміни забарвлення. Однак серед них є види, у яких сезонна зміна забарвлення відбувається без линьки: за зиму зношуються і обламуються зазвичай більш тьмяно зафарбовані верхівки борідок дрібного контурного пір'я і стає видимим більш яскраве забарвлення основної частини пера. Так, без линьки до весни набувають більш яскравого (в порівнянні з осінню) забарвлення шпаки, чечітки, коноплянки, вільшанки, горихвістки, чорні жайворонки та ін.

Однак частіше сезонна зміна забарвлення досягається шляхом додаткової линьки. У різні терміни у різних видів проходить передшлюбна линька, під час якої птахи надягають шлюбне вбрання. Передшлюбна линька зазвичай буває частковою – змінюється тільки дрібне контурне перо (у частині видів майже все, проте частіше – більша або менша його частина), а махове і кермове залишається від річного вбрання. У таких випадках шлюбне вбрання буде комбінованим (зберігає частину пір'я попереднього вбрання). Передшлюбна линька частіше проходить в кінці зими – початку весни, іноді завершується під час міграції, і птахи з'являються на місцях гніздування в шлюбному вбранні.

У птахів, які постійно живуть в помірних і високих широтах, набуто під час повної рі-

чної линьки (після періоду розмноження) нове річне (зимове) вбрання зазвичай володіє підвищеними теплоізоляційними властивостями за рахунок збільшення кількості пір'я (тобто більш щільного його розташування), його більшої довжини і більш сильного розвитку пухової частини. У ряду видів (тетерукові і ін.) в цьому вбранні додатковий стрижень більш довгий і пухнастий.

Линька в процесі онтогенезу. Ембріональне вбрання формується в період ембріогенезу і добре розвинене у пташенят виводкових видів та в частини нагніздних видів. В ембріональному вбранні розрізняють ембріональний пух і ембріональне перо. Зміни вбрання здійснюються в процесі линьки. Перша линька птахів – гніздова або юнацька, в якій ембріональне вбрання змінюється гніздовим або юнацьким.

Пір'я гніздового вбрання за структурою в більшій чи меншій мірі відрізняється від пір'я дорослих птахів: воно, зазвичай, більш м'яке і «рихле» - борідки і борідочки розташовуються на більшій відстані одна від одної, менш міцно зчіплюються і т. п. Особливо це помітно у справжніх сов, у яких контурне пір'я юнацького вбрання має структуру, що нагадує пігментоване пухоподібне пір'я.

Різні види носять гніздове вбрання різний час – від декількох тижнів до року. В ході післягніздової линьки юнацьке оперення замінюється першим річним вбранням, яке, в більшості випадків, за забарвленням і структурою пера схоже на вбрання дорослих птахів. Лише у птахів з пізнім настанням статевої зрілості (великі мартини, великі хижаки) остаточне забарвлення дорослих птахів формується на 3-5-й рік життя. У багатьох птахів (курячі, качки, сови, дятли, багато горобцевих і кулики) післягніздова линька починається через 1-5 тижнів після юнацького вбрання і завершується восени. У окремих видів завершення росту нового пір'я відбувається під час міграції або на зимівниках. У хижих птахів післягніздова линька проходить лише влітку наступного року.

Під час післягніздової линьки частіше змінюється тільки дрібне контурне перо, а махові і стернові пера юнацького вбрання зберігаються до наступного літа (качки, багато куликів, чорноголові славки, білі плиски, горихвістки, кам'янки і ін.). Така післягніздова линька називається частковою, а отримане після неї вбрання – першим комбінованим річним. В інших випадках післягніздова линька може бути повною, зі зміною всього оперення, включаючи все або більшу частину махового і рульового пір'я. Отримане після такої линьки вбрання називають першим повним річним вбранням (зозулі, дрімлюги, шпаки, жулани, сірі мухоловки, жайворонки).

Під час линьки у організмі птахів відбуваються специфічні особливості метаболітичних процесів, морфогенезу, гормональної активності:

- до мінімальної кількості знижується кількість жирової тканини;
- температура тіла зростає на 0,8-1,0°C;
- перед линькою кількість білків у тканинах тіла зростає, на початку линьки – знижується, у кінці линьки – знову відновлюється.

7. Крило, хвіст

Будова крила птаха відповідає суворим принципам аеродинаміки, а його форма і відносна довжина відображають характер польоту і частково місце проживання тварини. Птах може зменшувати або збільшувати площу крил шляхом розправлення або згинання, також переміщати їх відносно тулуба вперед і назад, змінюючи тим самим місце знаходження центру маси тіла. Таким способом птах може частково управляти швидкістю польоту і складними поворотами, а в цілому, забезпечувати високу маневреність.

Виділяють кілька найпоширеніших типів крил:

1. Еліптичні крила – короткі, широкі та заокруглені крила, що дозволяють птахам маневрувати в обмеженому просторі, наприклад, в умовах густої рослинності чи біля землі, а також швидко злітати. Такі крила характерні для яструбів, багатьох горобцевих, курячих, голубів, дятлів.

2. Швидкісні крила – довгі, відносно вузькі, загострені крила, що забезпечують високу

частоту змахів. Типові для невеликих птахів, які кормляться, в повітрі (сапсан, стрижі), або вчиняють тривалі міграції (крячки, качки).

3. Крила з високим відносним подовженням – дуже довгі, вузькі, стрункі крила, що характеризуються низьким навантаженням на крило. Характерні для боривітрів, дрімлюг та птахів, що здатні переходити на динамічне ширяння над хвилями (альбатроси і буревісники) для збереження енергії.

4. Щілинні крила – довгі широкі крила з безліччю щілин. Таке крило створює велику підйомну силу і дозволяє поєднувати маневреність з плавним ковзанням. Це дає можливість птахові кружляти (ширяти) у висхідних потоках теплого повітря, які утворюються над землею. Характерне для великих птахів (кондори, грифи, орли, пелікани, лелеки, сови).

Прямий зв'язок з типом польоту птахів має довжина і форма їхнього хвоста. При цьому, виділяють наступні форми хвоста:

- | | |
|--------------------|--|
| 1 – прямий; | 5 – клиноподібний; |
| 2 – закруглений; | 6 – ступінчастий; |
| 3 – виїмчастий; | 7 – ліроподібний; |
| 4 – вилкоподібний; | 8 – клиноподібний з подовженою центральною парою рульового пір'я |

8. Політ

Відповідно, поєднання певного типу крила та хвоста забезпечує конкретному виду птиці характерний тип польоту. Таких основних типів виділяють чотири:

1. Маховий політ – птах здійснює активні помаху крил, формуючи потік повітря, що обтікає крило та створює аеродинамічну підйомну силу. Під час нормального польоту внутрішня частина крила, від плеча до зап'ястка забезпечує здебільшого підйомну силу, а зовнішня, від зап'ястка до пір'я кінчика крила (кисть) – тягу, яка штовхає тіло птаха вперед та керує польотом.

Маховий політ складається з двох окремих типів руху:

- робочого ходу – крило рухається вперед і вниз;
- зворотного ходу – крило повертається у початкову позицію.

При цьому, опускання крила вимагає значно більших м'язових зусиль порівняно з його підйомом, оскільки необхідно подолати силу земного тяжіння та опір повітря.

Активний політ вимагає від організму величезних витрат сил і енергії, які дуже сильно зростають із збільшенням розміру птиці. Птахи з невеликою масою тіла можуть змінювати швидкість польоту в значно більшому діапазоні. Максимальна маса літаючих птахів не перевищує 12-15 кілограм, а більше 85% видів мають масу менше двох кілограм. Птахи масою більше 20-25 кілограм повністю втрачають здатність до польоту.

2. Переривчастий політ, коли кілька помахів чергуються з вільним польотом;

3. Зависання на місці – характерне для найдрібніших птахів (колібрі) з масою тіла 2-20 грам. Птах розташовує тіло майже вертикально та здійснює дуже швидкі (30-50 і навіть 70 на секунду) помаху крил майже в горизонтальній площині. При цьому, дрібні горобцеві птахи здійснюють 12-14 помахів, ворона – 2-5, голуб – 3-8, мартин – 2-4, лелека – 2 помаху.

Дрібні птахи крім польоту вперед та зависання на місці здатні виконувати певний політ назад.

4. Ширяння – політ на практично не рухомих розправлених крилах без їх активних помахів, використовуючи висхідні потоки повітря. Такий вид польоту особливо часто використовують великі птахи, для яких маховий політ є надто енергетично затратним. Ширяння поділяється на два види:

- статичне ширяння – птахи використовують постійні термічні висхідні потоки повітря, що піднімаються вдень від нагрітої землі, або потоки, що обтікають великі перепони (гори). Такі птахи (орли, грифи, лелеки) мають великі широкі крила на кінцях яких розходяться верхівки махового пір'я;

- динамічне ширяння – характерне для морських птахів, які мають довгі вузькі загострені на краях крила. При цьому, дрібні види (буревісники, мартини, крячки) використовують здебільшого потоки повітря, що обтікають хвилі. Птахи більшого розміру (альбатроси, сули) використовують різницю між більшою швидкістю повітряних потоків на висоті та їх меншою швидкістю безпосередньо над водою.

Багато видів, що використовують маховий політ, за можливості можуть переходити на короткочасне ширяння. Це часто спостерігається при спуску птаха на місце посадки. Поряд з тим, ширяючі птахи змушені використовувати маховий політ, поки не дістануться місця, де можуть перейти до ширяння.

Швидкість польоту птахів

Групи птахів	Швидкість польоту, км/год
Дрібні горобцеві види	30-60
Лелеки, чаплі	30-40
Качки, гуси, голуби, кулики, багато соколів	65-95
Серпокрильці	до 120

У момент пікірування на здобич великі соколи розвивають швидкість 300-360 км/год.

Питання для самоконтролю

- Охарактеризуйте м'язи тулуба.
- Охарактеризуйте м'язи кінцівок.
- Вкажіть морфо-функціональну характеристику куприкової залози.
- Які типи перетинок мають лапи птахів?
- Що належить до рогових утворень шкіри птахів?
- Охарактеризуйте рамфотеку птахів.
- На які види поділяють пір'я птахів?
- Які зміни відбуваються в організмі птахів під час линьки?
- Які види линьки існують в житті птаха?
- Охарактеризуйте найпоширеніші типи крил.
- Які форми хвоста виділяють у птахів?
- Охарактеризуйте різні типи польоту.
- На які види поділяється такий тип польоту, як ширяння?

Лекція 4

БІОЛОГІЧНІ АДАПТАЦІЇ НУТРОЩІВ ПТАХІВ. МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ АПАРАТУ ТРАВЛЕННЯ ПТАХІВ

План.

- Способи живлення.
- Способи добування корму.
- Характеристика апарату травлення.

1. Способи живлення

Високий рівень обміну речовин у птахів забезпечується споживанням великої кількості корму. Більші тепловитрати у дрібних видів призводять до того, що вони потребують відносно більше корму. Наприклад, маса корму, що споживається горобцями за добу, становить 50-80 % їхньої маси, а хижий птах масою понад 1кг потребує лише 150-200 г м'яса, але спіймавши велику здобич такий хижак може з'їсти від 500 г до 1 кг.

Птахів часто розділяють на групи відповідно до корму, що вони споживають:

1. Поліфаги – всеїдні, що живляться різноманітними рослинними і тваринними кормами (бруньками та бутонами рослин, ягодами, що дозрівають в садках, харчовими відходами, зерновими культурами на полях, безхребетними). До них належить біля третини всіх родин. У межах родини всеїдність більше притаманна тим видам, які більші за розміром. Найбільш типовими прикладами є великі воронові птахи (крук, ворона, грак, галка, сорока), великі мартини, журавлі та ін.

Всеїдні птахи з легкістю опановують нові життєві простори та краще пристосовуються до нових умов.

2. Стенофаги – види, що споживають однорідні корми та застосовують одноманітні способи добування корму. Стенофагія спостерігається серед птахів порівняно рідко. До стенофагів можна віднести:

- ентомофаги – птахи, що живляться тільки комахами (серпокрильці, мухоловки, ластівки, дрімлюги);
- іхтіофаги – птахи, що живляться переважно рибою (пелікани, скопи, гагари, великі чаплі, крехи, деякі рибалочки, деякі орлани);
- міофаги – птахи, що живляться дрібними гризунами (багато сов та соколоподібних);
- орнітофаги – птахи, що живляться іншими птахами (яструби, соколи-сапсани);
- малакофаги – птахи, що живляться переважно молюсками (гага звичайна, кулик-сорока, шуліка-слизнід);
- герпетофаги – птахи, що живляться земноводними та плазунами (птах-секретар, зміїд);
- птахи, що живляться тільки нектаром квітів (деякі види колібрі, медососи, гавайські квіткарки);
- птахи, що живляться переважно насінням рослин (ткачики, в'юрки, шишкарі);
- птахи, що живляться насінням, ягодами та плодами (багато голубів, папуг).

При цьому, птахи, які живляться переважно рослинними кормами, називаються фітофагами. А птахи, що живляться переважно тваринною їжею – зоофагами.

3. Проміжна група – сформована більшістю птахів, які вживають не всі доступні їм корми, але досить широкий їх набір. Так, багато горобцеподібних (горобці, синиці, омелюхи, снігурі, сойки) живляться як різноманітними безхребетними, так і насінням та ягодами. Цим же плюсом зеленими частинами рослин живляться куроподібні, качки, гуси, тукани, птахи-носороги. Рибою та різними водними безхребетними живляться баклани, пірникози та інші птахи.

Відносно стабільна кормова база властива тим видам, які пристосувалися до життя поряд з людиною. В містах доступність кормів є цілорічною, а в сільській місцевості – сезонною (продукція рослинництва садівництва, рибицтва).

Але з кожного правила є свої винятки, наприклад, за наявності масових легко доступних кормів, ними починають живитись і ті види, які зазвичай їх не вживають. Так, під час нашествя сарани у степу нею живляться не лише ентомофаги, а також качки, кулики, мартини, круки та багато інших птахів. Тобто, характер живлення птахів може змінюватися залежно від сезону, умов навколишнього середовища, віку. Так, шпаки навесні і на початку літа живляться комахами, влітку і восени – переважно ягодами. Більшість зерноїдних птахів пташенят вигодовують комахами.

У багатьох птахів з великими ареалами чітко виражена географічна мінливість живлення, що визначається наявністю та доступністю кормів. Доволі різкі коливання спектру живлення обумовлені доступністю кормів у різні роки. Доволі чітко виявляється індивідуальна перевага у виборі кормів. Практично у всіх птахів деякою мірою помітна вікова зміна кормів.

Деякі види птахів восени до випадіння снігу роблять запаси корму на зиму:

1. Сичик-горобець, сич волохатий складають в дупла тушки мишоподібних гризунів, інколи по кілька десятків в одному дуплі.

2. Горіхівка (кедрівка) ховає кедрові горішки в дуплах, розсипах каміння, серед моху та в інших місцях.
3. Сойка накопичує жолуді в гнилих пеньках, повалених стовбурах дерев, серед моху та в інших місцях.
4. Жолудевий дятел продовжує отвори в деревах чи дерев'яних стовпах, у які забиває жолуді. У одній жовтій сосні їх виявили біля 50 тисяч.
5. Повзики ховають кедрові та букові горіхи в тріщинах кори.
6. Сорокопуди наколюють жуків та дрібних ящірок на сухі гілки.
7. Кочуючі зграї дрібних синиць в тріщинах кори ховають насіння рослин та личинки комах, якими користуються інші особини цього виду.

2. Способи добування корму

Переважає більшість птахів здобич бере дзьобом, що впливає на його форму та розміри. Хижі птахи велику здобич схоплюють лапами, а дзьобом її умертвляють і розривають.

Деякі птахи також підтримують здобич лапами при її розкльовуванні (синиці, деякі ворони). Повзики розкльовують горіхи, а дятли – горіхи і шишки, засунувши їх в тріщини для фіксації. Сорокопуди наколюють велику здобич на сухі гострі гілки, а потім роздзьобують і розривають.

Іноді ворони і великі мартини, схопивши тверду здобич (беззубки (молюски), краби і ін.), злітають і потім кидають її на землю. Цей прийом повторюється багаторазово, поки раковина або панцир не розколеться. Стерв'ятники розбивають яйця інших птахів з допомогою каміння чи піднімаючи та кидаючи їх. Так чинять і деякі хижі птахи з черепахами (стерв'ятник) або з великими кістками (бородань). Описано також використання птахами «інструментів». Дятловим в'юрок, тримаючи в дзьобі за один кінець кактусову голку або суху гілочку, колупає нею в тріщинах кори, виганяючи комаха назовні і потім хапаючи їх дзьобом. Перелітаючи з дерева на дерево, в'юрок іноді переносить колючку зі собою.

3. Характеристика апарату травлення

Апарат травлення птахів поділяють на чотири відділи:

- головна кишка – представлена ротоглоткою;
- передня кишка – представлена стравоходом та шлунком;
- середня кишка – представлена тонким відділом кишечника та його застінними залозами (печінкою, підшлунковою залозою);
- задня кишка – представлена товстим відділом кишечника.

Дзьоб

Щелепи птахів, втративши зуби, перетворилися в покритий роговою рамфотекою дзьоб. Формуванню дзьоба певною мірою сприяла характерна для птахів слабкість органу нюху, який різко зменшив свої розміри.

За зовнішнім виглядом дзьобів можна визначити спосіб життя птахів і спосіб добування корму. Дзьоб слугує для захоплення здобичі, її розчленовування, для дотику, нападу і захисту, пересування, для довбання, риття, зондування ґрунту, а також для складних дій, пов'язаних з доглядом за оперенням і побудовою гнізда та ін.

Враховуючи форму та спосіб використання дзьоба, можна виявити їх подібність до різних предметів: щипців, ножиць, пінцетів, виделок, ложок, мішків, трубочок, щіточок ...

«Базова модель» пташиного дзьоба – це прямий гострий клин, що властивий для ворон та дроздів. Це універсальний інструмент, який дозволяє і черв'ячка з землі витягти, і дрібну поживу спіймати, і живитися фруктами чи горіхами.

Відповідно до способу живлення і добування корму виділяють наступні види дзьобів:

- Комахоїдний (гострий, тонкий, різної форми і довжини). Дзьоби куликів, які дістають комах з поверхневих шарів ґрунту, довгі, тонкі, часто нагадують пінцет. Птахи, які відшуковують комах у тріщинах стовбурів дерев (крутиголовки, підкоришник, повзики) або щілинах

грунту (одуди), мають довгий, тонкий, шилоподібний дзьоб. У дятлів дзьоб сильний, долото-подібний, що є пристосуванням до довбання стовбурів дерев. У птахів, які ловлять комах на льоту (серпокрильці, дрімлюги, ластівки, мухоловки), дзьоб короткий, але широко розкривається; його краї усіяні довгими щетинками, що формують своєрідний «сачок», який полегшує ловлю комах.

- **Зерноїдний** (короткий, конусоподібний товстий і сильний, іноді з випуклим наддзьобком). Він дозволяє розвивати значні стискаючі зусилля. Ним володіють всі птахи, що живляться насінням і зернами. Вузька спеціалізація щодо живлення властива шишкарам, які споживають лише насіння хвойних дерев. За допомогою хрестоподібного дзьоба вони вилущують насіння із шишок.

- **Цідильний** (плоский). На краях дзьоба розташовуються часті поперечні роги пластинки, в яких застряють дрібні об'єкти при проціджуванні води (фламінго і більшості гусеподібних). Зубці допомагають утримувати слизький корм.

- **Хижий** (короткий, дуже зігнутий, із гачком на кінці). Властивий хижим птахам, які живляться здебільшого іншими пернатими чи іншими тваринами (ссавцями, плазунами, земноводними, рибою). Наддзьобок у них ширший від піддзьобка і має ріжучі краї. Основне його призначення – розривати на частини здобич.

- **Рибоїдний дзьоб** – міцний гострий часто довгий (чапля, пірникоза, гагара, рибалочка). Пилкоподібні зазубрини по краях дзьоба у креха і гострий гачок на його кінці у креха та баклана допомагають цим птахам схоплювати і міцно тримати здобич. У пеліканів є шкіряний мішок на нижній щелепі, що виконує роль сачка під час ловлі риби.

- **Плодоїдний** (великий, масивний) особливо характерний для птахів, що проживають в тропічних лісах (папуги, носороги, тукани). При його допомозі вони зривають плоди з тонких гілок.

У ембріонів птахів на вершині наддзьобка утворюється яйцевий зуб, який необхідний для проколювання шкаралупи яйця при вилуплюванні.

Проте форма і розміри дзьоба нічого не можуть сказати про спосіб пиття птаха. Більшість птахів п'ють воду з озер, річок і струмків. Деякі морські птахи споживають морську воду, а надлишок солей виділяють за допомогою спеціальних залоз (прикладом є альбатроси). Птахи п'ють дощову воду і росу, а в зимовий час їдять мерзлий сніг.

Щоб напиться, частина птахів набирає воду в дзьоб і підіймає голову, щоб рідина стікала в горло. Голуби п'ють, не піднімаючи голови, при цьому вони всмоктують воду, немов через соломинку. Деякі папуги успішно об'єднують ці два методи, злизуючи воду за допомогою язика. Ластівки п'ють прямо на льоту.

Ротоглоткова порожнина

Внаслідок не розвинутого м'якого піднебіння ротова порожнина птахів об'єднується з глоткою в ротоглотку, яка, порівняно зі ссавцями, характеризується відсутністю: губ, щік, зубів, ясен, присінку ротової порожнини. Власне ротова порожнина – це простір, обмежене спереду і з боків дзьобом, зверху – твердим піднебінням, знизу – дном. Умовна задня межа між ротовою порожниною і глоткою проходить по задньому ряду піднебінних сосочків і сосочках язика. Кістки черепа формують тверду основу ротоглоткової порожнини.

У ротоглотковій порожнині містяться трубчасті слинні залози. Вони добре розвинені у птахів, що живляться сухим кормом, зокрема у зерноїдних видів. Слинні залози слабо виражені, або взагалі відсутні у птахів, що живляться вологим кормом (риба, водні безхребетні). Ця особливість також обумовлена тим, що у більшості птахів слина не бере участі у травленні корму. Лише у деяких видів у слині міститься фермент амілаза, що розщеплює вуглеводи. Також у деяких видів (дятли, деякі горобцеві) слина є липкою чим забезпечує приклеювання до язика дрібної здобичі.

У деяких птахів стінки ротоглоткової порожнини утворюють мішок, який може сильно розтягуватися. Він розташований попереду трахеї, відкривається під язиком і служить місцем тимчасового зберігання корму (воронові, в'юрки, пелікани, горіхівки та ін.). У дрохви під час току він, наповнюючись повітрям, сильно роздувається.

Язик

У більшості птахів конічний язик займає майже все дно ротової порожнини. У багатьох птахів він не тільки допомагає при ковтанні, але бере участь в маніпуляціях з кормом. У птахів, що мають цідильний апарат, м'язистий, облямований пластинками язик забезпечує виштовхування води з ротової порожнини та допомагає проштовхувати в глотку відціджений корм. У птахів, що ловлять рибу і різноманітних водних безхребетних, на язичку розташовані численні гострі, спрямовані до глотки сосочки, що полегшують утримування і заковтування здобичі (пірникоза, крех, пінгвін). М'язистий рухомий язик птахів, що живляться насінням, разом з валиками на піднебінні дозволяє утримувати насіння чи горіх на краю дзьоба при його розкушуванні. Рухомим язиком зі сплющеною зроговілою верхівкою шишкарі обрізають «летючки» насіння хвойних рослин. У птахів, що живляться квітковим соком (колібри і ін.), язик згортається в трубку, через яку засмоктується нектар. У дятлів язик сильно висувається і несе на кінці гачкоподібні сосочки, що полегшують витягування комах з їх вузьких і глибоких ходів. У видів, що ковтають здобич повністю або великими шматками, язик зазвичай малий.

Стравохід

Довжина стравоходу залежить від довжини шийного відділу хребта і, тому, є досить мінливою в межах класу птахів. Особливістю слизової оболонки стравоходу є не зроговілий, або слабо зроговілий епітелій.

У деяких птахів (курячі, голуби, хижаки, папуги та ін.) в нижній частині стравоходу утворюється об'ємне розширення – воло (зоб), який служить тимчасовим вмістилищем корму (поки нею переповнений шлунок). Корм у волі зволожується, розм'якшується і частково перетравлюється. У окремих видів хижих зоб виробляє особливий фермент, який розщеплює зроговілий епітелій шкіри жертви. Деякі птахи переносять в ньому воду для пташенят. У фламінго і голубів в період розмноження епітеліальні клітини посилено діляться, піддаються жировому переродженню та відриваються в порожнину вола. Там разом з випотом лімфи утворюється сирниста маса – «молочко» (містить понад 10 % білка і до 12-15 % жиру), яку дорослі птахи відригують в рот пташенят і цим вигодовують їх.

Шлунок

За ознакою камерності шлунки всіх досліджених птахів можна розділити на дві групи:

1. Птахи, що володіють однокамерним шлунком залозистого типу. Такий шлунок може мати добре розвинений пілоричний мішок або не мати його. Наявність пілоричного мішка характерно для представників рядів лелекоподібних і пеліканоподібних. Вхід і вихід з нього регулюються закриваючими слизисто-м'язовими кільцевими складками, що сприяє порційному надходженню корму і є пристосуванням для більш тривалої його затримки в шлунку. Відсутність пілоричного мішка спостерігається у представників рядів соколоподібних і совоподібних. Назагал група м'ясоїдних птахів дуже неоднорідна за анатомічною будовою шлунка.

2. Для другої групи птахів характерний двокамерний шлунок:

- залозистий шлунок – аналогічний шлунку інших хребетних тварин;
- м'язовий шлунок.

Розміри залозистого шлунку корелюють з розміром поїдаемого корму. Відповідно, найбільшим він є в м'ясоїдних та рибоїдних птахів. Назагал, залозистий шлунок має відносно невеликі розміри і становить 0,1-0,5 % від загальної маси тіла. Форма залозистого шлунку не відрізняється великою різноманітністю. Складні глибокі трубчасто-альвеолярні залози, що виробляють пепсиноген і соляну кислоту, розташовані в підслизовій основі слизової оболонки. Кількість вивідних проток шлункових залоз на одиницю площі у представників різних трофічних спеціалізацій є мінливою, а їх глибина залежить від типу корму.

М'язовий шлунок за розмірами і формою різноманітніший, ніж залозистий. Його розміри і форма також залежать від трофічної спеціалізації. Виявлено внутрішньовидові варіації форми м'язового шлунку, які проявляються найчастіше у всеїдних птахів. У хижих і рибоїдних м'язовий шлунок має вигляд тонкостінного мішка. Птахи, які живляться м'ясистими плодами і ягодами, мають шлунок зменшених розмірів аж до майже повного його зникнення. У зерноїдних шлунок відносно великий, і м'язи його стінок особливо потужні.

Його маса коливається в межах 1,5-10,0 % від маси тіла. Особливістю будови м'язового шлунку птахів є наявність сліпих мішків, які забезпечують збільшення його об'єму за рахунок еластичності стінок при механічній обробці корму.

У м'язовому шлунку корм обробляється механічно. У хижих і рибоїдних птахів тут відбувається і хімічна переробка корму. Слизова оболонка м'язового шлунку покрита спеціальною кератиноподібною речовиною, що формує окрему оболонку – кутикулу. Вона має пошарову будову і формується в результаті затвердіння секрету трубчастих залоз. Найбільш чітка шаруватість кутикули виявлена у рослиноїдних і всеїдних птахів, тип живлення впливає і на товщину кутикулярного шару. Так, у птахів що живляться багатими клітковиною рослинними кормами кутикула найбільш тверда і товста. Серед комахоїдних таку кутикулу мають птахи, які живляться комахами з твердим хітиновим покривом або комахами з жалючим апаратом. Це ж стосується і птахів, що живляться молюсками. При цьому, поверхня кутикули може бути горбистою або складчастою, а в деяких видів містить «кутикулярні зуби».

Рясно змочений травними ферментами корм перетирається в м'язовому шлунку завдяки ритмічним скороченням його стінок. Перетиранню корму допомагають заковтуванні птахами камінці (гастроліти), які накопичуються в порожнині шлунка і виконують роль жорен. Їх запас регулярно поновлюється. У великих рослиноїдних видів в м'язовому шлунку створюється тиск до 20-30 кг/см². Отже, м'язовий шлунок птахів виконує ту ж функцію, що і зуби ссавців при пережовуванні корму.

Особливістю травлення багатьох груп птахів є розвиток антиперистальтичних скорочень верхніх відділів апарату травлення, які забезпечують виведення пелеток (погадок) – щільних грудок, що складаються з неперетравлених залишків корму (шерсть, пір'я, частини кісток, хітин та інше). Пелетки формуються в м'язовому шлунку та виводяться через рот. На відміну від блювоти ссавців, у цьому процесі не задіяні м'язи живота. Самі ж скорочення не мають спастичного характеру та є відносно повільними. У пугача просування пелетки по стравоході триває 8-10 секунд.

Кишечник

Кишечник птахів, порівняно зі ссавцями, є укороченим. Проте, зберігається загальна для хребетних закономірність: рослиноїдні види мають більш довгий кишечник в порівнянні з м'ясоїдними.

Такі ознаки як загальна довжина кишечника, відносна довжина його відділів, число петель кишечника, їх топографія, а також рельєф слизової оболонки визначаються кількома факторами, головним серед яких є, тип живлення (трофічний фактор). До інших чинників можна віднести величину і масу птиці, особливості польоту.

У рослиноїдних птахів загальна довжина кишечника перевищує довжину тіла (від 1-го шийного хребця до кінця куприка) в 6-9 разів; у м'ясоїдних – в 1,5-2,5 рази; у комахоїдних – в 3-3,5 рази; у зерноїдних – в 3-4 рази; у всеїдних – в 3-5 разів.

У птахів, що належать до однієї трофічної групи, але характеризуються різними розмірами і масою тіла, відносна довжина кишечника також різна. У птахів з великими розмірами і масою тіла кишечник відносно довший. Тут, очевидно, можна застосувати правило співвідношення поверхні і об'єму, коли для підтримки необхідної ефективності обробки корму відбувається збільшення не тільки абсолютної, але і відносної довжини кишечника.

Тонкий кишечник поділяють на три кишки:

- дванадцятипалу кишку;
- порожню кишку;
- клубову кишку.

Товстий кишечник також утворений трьома кишками:

- двома сліпими кишками;
- прямою кишкою.

Ободова кишка у птиці відсутня, а пряма кишка, яка у інших хребетних служить резервуаром для калових мас, у птахів розвинена слабо. Ці ознаки можна розглядати як пристосування до полегшення маси тіла під час польоту.

Найбільш розвинені сліпі кишки у рослиноїдних видів. У білої куріпки їх довжина сягає 52 % загальної довжини кишечника; у звичайного фазана – 30 %. У м'ясоїдних птахів сліпі кишки рудиментарні, хоча вухатої сови їх довжина складає 17,5 % від загальної довжини кишечника. У сліпих кишках під впливом власних ферментів і за участю специфічної мікрофлори відбувається перетравлення клітковини корму.

Задній відділ прямої кишки переходить в клоаку – мішкоподібне розширення, що складається з трьох відділів. Два, що лежать більш краніально – ендодермального походження, оскільки вони є похідними кишкової трубки. Третій має ектодермальне походження – утворюється за рахунок вп'ячування зовнішніх покривів.

Передній відділ клоаки (*coprodaeum*) – служить місцем накопичення калових мас.

Середній відділ клоаки (*urodaeum*) – не дуже великий за розмірами. У нього відкриваються сечоводи і вивідні потоки статевих шляхів.

Кінцевий відділ клоаки (*proctodaeum*) – виражений добре і закінчується клоакальним отвором, оточеним м'язовими валиками, в яких лежить сфінктер клоаки.

Стінка кишечника утворена трьома оболонками:

- слизова оболонка з підслизовою основою;
- м'язова оболонка;
- серозна оболонка.

Дослідження поверхні слизової оболонки кишечника птахів різних трофічних груп дозволило виділити два типи її рельєфу:

1. Ворсинчастий тип.
2. Пластинчастий тип. Його різновидами є комірковий і лабіринтовий типи.

Ворсинчастий тип рельєфу слизової оболонки характерний для м'ясоїдних птахів; пластинчастий (лабіринтовий) – для рослинно- і зерноїдних птахів; пластинчато-комірковий – для всеїдних птахів; ворсинчасто-пластинчастий – для комахоїдних птахів.

У птахів, на відміну від ссавців, вся слизова оболонка кишечника містить ворсинки, які характеризуються поліморфною формою, що сприяє збільшенню поверхні травлення і всмоктування при відносно короткому кишечнику. Ускладнення структури слизової оболонки у формі пластинчастого типу рельєфу (лабіринти і комірки), очевидно, сприяє затриманню хімусу для пролонгації його контакту з травними ферментами, що важливо при відносно короткому кишечнику. Для всіх типів рельєфу кишечника птахів характерна загальна закономірність – в каудальному напрямку зменшується висота і збільшується ширина ворсинок і пластинок. Глибина комірок (при їх наявності) також зменшується.

М'язова оболонка по всій довжині стінки кишечника утворена двома шарами: зовнішнім – поздовжнім і внутрішнім – кільцевим. Кільцевий шар по товщині значно перевищує поздовжній. Співвідношення товщини поздовжнього і кільцевого шарів становить: у м'ясоїдних – 1 : 7,5; у комахоїдних – 1 : 3,5; у всеїдних птахів – 1 : 10,0; у рослиноїдних – 1 : 4,0; у зерноїдних – 1 : 7,0.

Стінка шлунково-кишкового тракту належить до системи імунного захисту організму, захищаючи від антигенів різного походження, що постійно потрапляють з кормом. Тому вона помірно інфільтрована лімфоцитами та містить окремі лімфатичні вузлики.

Загальна закономірність по локалізації лімфоїдних утворень в стінці травного тракту полягає у тому, що найбільша їх кількість сконцентрована в місцях переходу з одного відділу травного тракту в інший. Особливо велика кількість лімфоїдних утворень сконцентрована на межі між стравоходом і залозистим шлунком (стравохідний мигдалик), а також між тонким і товстим кишечником у місці відходження сліпих кишок. Тут у власній пластинці слизової оболонки сліпих кишок виявляється скупчення лімфоїдної тканини – лімфо-епітеліальні комплекси (сліпокишкові мигдалики), які особливо виражені у зерноїдних і всеїдних птахів, а також іхтіофагів.

У спеціальний сосок дванадцятипалої кишки впадають дві протоки печінки та три протоки підшлункової залози. Дволопатева печінка має жовчний міхур (у ряду видів, в тому числі і у голубів, відсутній).

Кількість спожитого корму визначається рівнем енергетичних витрат організму птахів. У середньому, дрібні птахи поїдають відносно більше корму ніж великі. Наприклад, у птахів масою 10-90 грам добове споживання корму становить 10-30 % маси їх тіла, а в птахів масою 100-1000 грам цей показник становить 5-20 %.

У пташенят потреба в кормі є більшою ніж в дорослих птахів.

Робота травних органів протікає енергійно, засвоєння великої кількості спожитого корму йде швидко і дуже повно. Водянисті ягоди у горобцевих птахів перетравлюються за 8-10 хвилин, гусениці – за 15-30 хвилин, комахи з міцним хітиновим покривом (жуки, коники) – протягом 1-3 годин. У шлунку чаплі, що проковтнула жабу, через 3 години виявляється лише бурий слиз. У качок за 15-30 хвилин майже повністю перетравлюються амфіподи (вищі ракоподібні), молюски, личинки двокрилих комах. Горобець перетравлює зерно за 3-5 годин, а курка – за 12-16 годин.

Висока швидкість перетравлення у птахів забезпечується інтенсивним перетиранням корму в м'язовому шлунку, високою активністю травних ферментів, що працюють при постійно високій температурі тіла, великою поверхнею слизової оболонки кишечника (завдяки розвитку ворсинок у всіх кишках), участю бактеріальної флори.

Відповідно, внаслідок швидкого процесу травлення, який проходить у вкороченому кишечнику, птахам доводиться часто випорожнюватися: перепел очищає кишечник більше 60 разів на добу.

Багато птахів здатні до тривалого голодування, яке залежить від розмірів птаха та його фізіологічного стану:

- 2-3 доби – дрібні горобцеві птахи;
- 7-9 діб – голуби;
- 20-25 діб – кури, сови, шуліки;
- 60 діб – самці великих пінгвінів (імператорський, королівський), під час насиджування

яйця.

Питання для самоконтролю

1. На які групи розділяють птахів відповідно до корму, що вони споживають?
2. На які підгрупи поділяють групу стенофагів?
3. Якими способами птахи добувають корм?
4. Вкажіть відділи апарату травлення птахів.
5. Які види дзьоба виділяють у птахів відповідно до способу живлення і добування корму?
6. Охарактеризуйте ротоглоткову порожнину птахів.
7. Якими особливостями характеризується язик птахів?
8. Охарактеризуйте воло (зоб) птахів.
9. На які частини поділяється шлунок птахів?
10. Охарактеризуйте м'язовий шлунок птахів.
11. На які кишки поділяється кишечник птахів?
12. На які відділи поділяється клоака птахів?
13. Охарактеризуйте структуру стінки кишечника птахів.
14. Як впливає вид корму на довжину кишечника птахів?

МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА АПАРАТУ ДИХАННЯ ПТАХІВ

План.

1. Загальна характеристика апарату дихання.
2. Носова порожнина.
3. Верхня гортань, трахея, нижня гортань.
4. Легені, повітряноні мішки.
5. Акт дихання.

1. Загальна характеристика апарату дихання.

Апарат дихання птахів складається з повітроносних шляхів (носова порожнина, верхня гортань, трахея, нижня гортань, бронхи, повітряноні мішки) та респіраторних відділів (легені). В повітряноносних шляхах повітря зігрівається, зволожується, очищається, аналізується, депонується, формуються звуки. У респіраторних відділах проходить газообмін.

2. Носова порожнина

Розміри і особливості структури носової порожнини пов'язані з формою дзьоба.

У куроподібних ніздрі овальні, оточені пір'ям. У гусеподібних ніздрі щілиноподібні, оточені восковицею. У молодих птахів носова перегородка хрящова, а у старих – товстішає та костеніє. У гусей в передній частині носової перегородки є овальний отвір, що з'єднує між собою ніздрі та праву і ліву половини носової порожнини. Такі ніздрі називаються прохідними.

У курей добре видно, що носова порожнина чітко поділяється на два відділи – присінок та власне носову порожнину, відокремлені один від одного виступаючим з дна носової порожнини пороком присінка. Порожнина присінка ще називається передньою камерою носової порожнини та містить раковину присінка, або третю раковину, яка складається з двох спірально закручених хрящових пластинок, що відходять від верхнього і нижнього країв ніздрі.

Власне носова порожнина поділяється на дві камери, в кожній з яких є по одній раковині. Так, середня камера містить вентральну носову раковину, яка займає передню і нижню частини власне носової порожнини та переднім краєм доторкається до порогу присінка. Раковина має витягнуту форму. Вона складається з спірально закрученої пластинки, що відходить від бічної стінки порожнини. Збоку від носової порожнини видно порожнину передочного синуса.

Задня камера містить дорсальну носову раковину, яку ще називають нюхових горбком. Вона лежить у верхньому задньому куті носової порожнини і має форму трикутного порожнистого виросту бічної стінки носової порожнини.

У ділянці присінка та навколо ніздрів слизова оболонка вкрита багат шаровим плоским зроговілим епітелієм. В середній камері та більшій частині задньої камери – багаторядним миготливим. І лише задньо-верхня частина дорсальної раковини вкрита нюховим епітелієм.

У інших видів птиці спостерігаються значні особливості у структурі раковин.

Через піднебінну щілину (хоани) носова порожнина сполучається з ротоглотковою порожниною. Хоани не розділені на дві половини через малі розміри леміша, що не доходить до піднебінної кістки.

3. Верхня гортань, трахея, нижня гортань

У птахів є дві гортані – верхня і нижня. Верхня гортань відкривається глибоко в ротоглотковій порожнині за язиком поздовжньою щілиною (гортанна щілина). На відміну від ссавців верхня гортань не має голосових зв'язок і практично не бере участь в утворенні звуків

(лише шипіння гусей і небагатьох інших птахів може проводитися стисканням гортанної щілини при видиху).

Трахея птахів починається від верхньої гортані і являє собою довгу гнучку трубку, яка підтримується щільними хрящовими (іноді скостеніючими) кільцями. У куроподібних трахея на поперечному перерізі є округла, а в гусеподібних – овальна, здавлена спереду та ззаду. По боках трахеї розташовані поперечно-посмуговані м'язи, що змінюють її положення та входять до складу голосового апарату.

Гіалінові хрящі трахеї з віком костеніють. Раніше починається та інтенсивніше проходить скостеніння хрящів у водоплавної птиці. У губчатій речовині новоутвореної кістки з'являється червоний кістковий мозок. Поступово формується пластинчаста кісткова тканина, а червоний кістковий мозок частково перетворюється у жовтий. По краях трахейних кілець протягом всього життя зберігається хрящова тканина.

У небагатьох птахів трахея значно довша тіла і утворює петлі, що залягають під шкірою на шиї і грудях (деякі курячі, райські птахи і ін.), або навіть частково заглиблюються в кіль груднини (журавлі, лебеді, чаплі).

На трахеї або бронхах самців качок і крохалів розташовані здуття. Довга трахея та її здуття відіграють роль резонатора, що підсилює видавані звуки, а в деяких випадках дають можливість формувати дуже тихі звуки, наприклад, самцями під час шлюбних ігор.

Каудальна частина трахеї і початкові частини бронхів утворюють нижню, або співочу, гортань – основний орган, що виробляє звуки у переважній більшості птахів. Вона розташована в середині грудочеревної порожнини та оточена зі всіх сторін міжключичним повітряним мішком.

Основу співочої гортані складає барабан, який забезпечує резонанс звуку. Хрящові кільця, які його утворюють, значно віддалені один від одного і з'єднані по середній лінії на дорсальній і вентральній стороні хрящовими пластинками. Ці кільця можуть костеніти. Між кільцями із зовнішньої та внутрішньої сторін натягнуті тонкі перетинки – зовнішня і внутрішня барабанні мембрани. В основі нижньої частини барабану лежить кісткова пластинка – мостик, що розділяє два бронхи. Від нього середину гортані виступає півмісяцева сполучнотканинна складка.

Барабанні мембрани за функцією відповідають голосовим губам, а щілина між ними – голосовій щілині ссавців. Звук утворюється при швидкому проходженні повітря через щілину між напруженими барабанними мембранами при вдиху та видиху.

Натяг барабанних мембран регулюється м'язами трахеї, нижньої гортані та бронхів. У співочих птахів ці м'язи сильно диференційовані (їх може бути до семи пар). У неспівочих птахів вони розвинені слабо, або взагалі відсутні.

У будові нижньої гортані спостерігаються суттєві видові особливості, що проявляються в різній кількості кілець трахеї, напівкілець бронхів, величині та розмірах мостика і барабанних мембран.

Статеві внутрішньовидові відмінності у будові нижньої гортані виражені слабо за винятком качок. У качура є спеціальна резонаторна барабанна порожнина з лівого боку. В середині порожнина містить еластичні мембрани.

У лелек немає голосового апарату, і ці птахи повністю позбавлені голосу, вони лише клацають дзьобом.

Деякі птахи здатні видавати звуки при польоті, ляскаючи крилами або вібруючи маховим і кермовим пір'ям, і т. п.

Птахи – здатні імітувати багато звуків, в тому числі голос людини.

Після співочої гортані, трахея розділяється на два основні бронхи, котрі йдуть в праву і ліву легеню. Стінки бронхів підтримуються хрящовими півкільцями.

4. Легені, повітряні мішки

Легені птахів, порівняно з усім тілом птиці є малими і мало розтягуються. Бронхи при

входженні в легені поділяються на дрібні трубочки – бронхи другого порядку, з'єднані численними анастомозами – парабронхами (бронхи третього порядку), від яких відходять повітряноні капіляри (трубочки), густо обплетені кровоносними капілярами. Тут і відбувається газообмін. Цим легені птахів відрізняються від легень ссавців, де газообмін відбувався в альвеолах. Ряд великих бронхів пронизують легені наскрізь, розширюються і утворюють повітряноні мішки (*saccus pneumaticus*), які є однією з ключових особливостей апарату дихання птахів.

Повітряноні мішки розташовуються між внутрішніми органами, а їх численні відростки проникають між м'язами, під шкіру і навіть в порожнини кісток. Вони полегшують тіло при польоті, забезпечують механізм подвійного дихання та виконують інші функції.

За будовою – це тонкостінні прозорі утворення, стінка яких складається із зовнішньої та внутрішньої серозних оболонок. У стінках мішків є густа мережа кровоносних судин.

Всього в тілі птиці міститься 9 основних мішків: чотири парних і один непарний:

- шийні – парні;
- міжключичний – не парний;
- передні грудні – парні;
- задні грудні (діафрагмальні) – парні;
- черевні (абдомінальні) – парні.

За функціональними характеристиками, повітряноні мішки діляться на:

- вдихаючі, що наповнюються повітрям при вдиху;
- видихаючі, які наповнюються повітрям при видиху.

До перших відносяться черевні мішки, які доходять до клоаки і є асиметричними, бо лівий часто менше правого та задні грудні мішки – досягають іноді області тазу.

Другу групу представляють шийні, передні грудні і міжключичний мішки.

Черевні мішки є найбільшими і утворюються в результаті розгалуження головного бронху біля заднього краю легень. Вони розташовані по боках черевної порожнини і утворюють дивертикули до тазових і крижової кісток.

Задні грудні мішки розташовані в ділянці діафрагми, між грудною та черевною частинами грудочеревної порожнини.

Передні грудні мішки розташовані при вході в грудочеревну порожнину і забезпечуються повітрям з передніх грудних бронхів. Вони не мають відростків до кісток.

Шийні мішки розташовані в нижній частині шиї, витягнуті в напрямку до черепа паралельно шийних хребців. Вони мають з'єднання з шийними і грудними хребцями, а також з хребетною частиною ребер.

Міжключичний повітряноний мішок розташований позаду від ключиці. Заповнюється повітрям з ключичного бронха, який відходить від головного бронха біля самого початку легені. Міжключичний мішок має бічні дивертикули – пахвові мішки, що йдуть до плечової і грудної кісток, ребер і кісток плечового поясу.

Додаткові функції повітряноних мішків

Повітряноні мішки відіграють важливу роль в терморегуляції. Вони запобігають перегріванню птаха під час активного польоту, коли в організмі виробляється багато теплової енергії. Надлишок тепла виводиться шляхом постійного випаровування води у просвіт повітряноних мішків, що забезпечує охолодження їхньої стінки, і відповідно органів, між якими вони розташовані. Отже, повітряноні мішки певною мірою функціонально замінюють відсутні у птахів потові залози (волога також частково виділяється через шкіру і слизову оболонку ротової порожнини). При сильних морозах чи під час плавання у холодній воді, наповнені повітрям мішки, навпаки запобігають переохолодженню птаха.

Регулюванням об'єму повітряноних мішків досягається зміна питомої ваги птиці, що важливо для літаючих, плаваючих і пірнаючих наземних тварин. Під час польоту повітряні мішки зменшують тиск між внутрішніми органами. Мішки збільшують внутрішньочеревний тиск і тим самим сприяють відкладанню яєць і дефекації. Вони служать свого роду амортиза-

торами, пом'якшуючи удар при приземленні птахів на воду. Нарешті, мішки мають деяке значення в шлюбних іграх і як резонатори при видаванні звуків.

5. Акт дихання

Акт дихання у птахів в спокої відбувається, як і у всіх амніот, шляхом розширення і звуження грудної клітини, що досягається наближенням і віддаленням груднини від хребта. Об'єм легень у процесі дихання майже не змінюється. Але в польоті, коли потреба організму в кисні зростає майже в 5 разів таке дихання стає ускладненим в зв'язку з роботою грудних м'язів, які забезпечують рухи крил. Тому, до процесу дихання більш інтенсивно залучаються повітряносні мішки, об'єм яких у 10 разів перевищує об'єм легень (і становить до 20 % об'єму тіла). Наприклад, у пелікана масою п'ять кілограмів повітряносні мішки вміщують більше 10 літрів повітря.

У самих повітряноснах мішках процес газообміну (окислення крові) не відбувається. Встановлено, що введення в ці мішки токсичних газів, не призводить до їх появи в кровоносному руслі. При цьому, повітряносні мішки беруть активну участь в системі «повітряного насосу», що просуває повітря по дихальних шляхах.

Під час вдиху збільшується об'єм грудочеревної порожнини, що обумовлює розтягнення повітряноснах мішків та зниження тиску в них. Це призводить до засмоктування повітря із зовнішнього середовища, тиск якого є вищим.

При вдиху атмосферне повітря потрапляє в каудальні повітряносні мішки і частково в легені. А повітря з легень витісняється в краніальні повітряносні мішки. При видиху повітря з каудальних повітряноснах мішків потрапляє в легені, а з краніальних мішків – у трахею і виводиться назовні. Завдяки цьому, у птахів повітря проходить через легені лише в одному напрямі і перебуває в них як під час вдиху, так і під час видиху, чим забезпечується постійність газообміну між кров'ю та атмосферним повітрям. Така особливість отримала назву «подвійного дихання». Це принципово відрізняється від ссавців, у яких повітря в легенях під час вдиху та видиху рухається в протилежних напрямках, а газообмін відбувається лише під час вдиху, коли легені наповнені повітрям. У птахів, порівняно зі ссавцями, подвійне дихання забезпечує краще засвоєння кисню з атмосферного повітря чим підтримує необхідну інтенсивність обмінних процесів під час польоту, особливо на великій висоті (3000 метрів та більше) де в атмосферному повітрі спостерігається зниження парціального тиску кисню.

Водоплавні птахи та птахи, що занурюють голову у воду під час пошуку корму, можуть затримувати дихання на досить тривалий час:

- іпатка (тупик) – до 4 хвилин;
- пінгвін – 5-7 хвилин (імператорський пінгвін ще довше);
- чистун і кайра – до 12 хвилин;
- качка – до 15 хвилин.

Сухопутні види птахів при зануренні голови у воду не витримують більше 1-3 хвилин.

У основі цієї особливості птахів лежить кілька факторів:

1. Здатність накопичувати кисень у крові (за рахунок збільшених об'ємів крові та гемоглобіну).

2. Здатність накопичувати кисень у м'язах (за рахунок підвищеної кількості міоглобіну).

Вид організмів	Загальний вміст кисню (мілілітрів на кілограм маси тіла)	Відсоток від загального		
		легені	кров	м'язи
Людина	20	24	57	15
Каліфорнійський морський лев	40	21	45	34
Дельфін-афаліна	36	34	27	39
Імператорський пінгвін	55	19	34	47
Тюлень Ведделла	87	5	66	29
Шкіряста морська черепаха	18	26	63	11

3. Економне використання кисню шляхом зменшення частоти серцевих скорочень (брадикардії).
4. Перерозподіл крові в організмі шляхом регуляції просвіту судин різних частин тіла (вазоконстрикція в одних ділянках та вазоділятація – інших).

Питання для самоконтролю

1. Які структури формують апарат дихання птахів?
2. На які відділи поділяють носову порожнину птахів?
3. Які камери містить носова порожнина птахів?
4. Охарактеризуйте трахею птахів.
5. У чому полягає особливість хрящів трахеї птахів?
6. Яку структуру має співоча гортань птахів?
7. Охарактеризуйте будову легень птахів.
8. Перелічіть повітряносні мішки птахів.
9. Які функції виконують повітряносні мішки птахів?
10. Вкажіть непарний повітряносний мішок птахів.
11. Охарактеризуйте процес дихання птахів.
12. Що таке «подвійне дихання» птахів?

Лекція 6

МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ОРГАНІВ СЕЧОВИДІЛЕННЯ ТА РОЗМНОЖЕННЯ ПТАХІВ

План.

1. Органи сечовиділення.
2. Органи розмноження. Статева зрілість. Статевий диморфізм.
3. Органи розмноження самця.
4. Органи розмноження самки.
5. Характеристика яєць.
6. Відкладання і насиджування яєць. Характеристика пташенят.
7. Взаємовідносини статей. Утворення пар та токувальна поведінка.
8. Гніздування та територіальна поведінка.
9. Типи гнізд. Гніздовий паразитизм.

1. Органи сечовиділення

У птахів органи сечовиділення представлені двома нирками та сечоводами.

Птахи, як і всі амніоти, мають тулубові нирки (*metanephros*). Кінцевим продуктом азотистого обміну є сечова кислота, яка, на відміну від сечовини ссавців, не вимагає великої кількості води для виведення.

Нирки мають тричасточкову форму, розташовані вздовж хребта і прилягають до складних крижів. Розміри нирок порівняно великі, що пов'язано з посиленим обміном речовин. Так, у шпаків маса нирок становить 1,2 % маси тіла, у крохалів – 2,6%.

Внутрішню структуру нирки поділяють на дві зони:

- кіркова зона;
- мозкова зона.

Кіркова зона містить нефрони різного типу:

1. Нефрони рептильного типу – їх структура схожа до нефронів нирок рептилій, оскільки не містить петлі Генле.

2. Нейрони ссавцевого типу – їх структура схожа до нейронів нирок ссавців, оскільки містить петлю Генле різного розміру.

Морфологічною особливістю нирок птахів є відсутність ниркових мисок. Збірні трубочки, що збирають сечу з нейронів, відразу об'єднуються в сечоводи.

Сечового міхура у птахів також немає і сечоводи, що відходять від нирок, впадають безпосередньо в клоаку.

Ще у нирках з первинної сечі проходить зворотне всмоктування води. Проте, у більшості птахів воно відбувається значно слабше ніж у ссавців. Так, концентрованість ниркової сечі птахів в середньому перевищує плазму крові в 2-3 рази, а в ссавців – у 25 разів. Тому, важливу роль у цьому процесі виконує стінка клоаки, яка відсмоктує значну кількість води, в результаті чого, кінцева сеча стає високо концентрованою та набуває консистенції густої суспензії і, не затримуючись в організмі, викидається з послідом назовні.

Багаторазове використання такої «метаболічної води» дозволяє птахам при тривалих перельотах обходитися невеликими її запасами, що теж істотно полегшує масу тіла в польоті і розглядається як пристосування до повітряного способу життя.

Метаболічна вода дозволяє птахам, що живуть в аридних (посушливих) регіонах витримувати тривале (до 15 діб) водне голодування при повноцінному доступі до сухого корму, зберігаючи, при цьому, хороше самопочуття. Також у цих птахів збільшується відносна маса нирок та зростає абсолютна і відносна кількість нейронів ссавцевого типу з довгою петлею Генле. Паралельно посилюється всмоктувальна функція клоаки та товстої кишки.

У багатьох видів є носові залози, розташовані на лобових кістках над орбітою. Особливого розвитку вони досягають у морських і пустельних видів. Птахи можуть пити солону воду. Залога виділяє з організму надлишок кухонної солі, її концентрація в секреті в 4-5 разів вища, ніж в крові.

2. Органи розмноження

Розмноження, линька та міграції зазвичай строго періодичні і, як правило, не збігаються в часі перш за все тому, що вимагають значних енергетичних витрат і абсолютно різної поведінки, ставлення до території та її захисним можливостям.

Тривалий відбір привів до того, що у всіх видів період розмноження починається так, щоб вилуплення пташенят припадало на найбільш багатий на корми період року (для даного виду на певній території), що різко підвищує виживання потомства.

Статева зрілість

Більшість дрібних горобцевих птахів, більшість голубів починає розмножуватися у віці 10-11 місяців. Куроподібні, качки, воронів, кулики, дрібні мартини та інші – у віці 1-2 роки. Лелеки, страуси, великі денні хижаки, великі мартини, буревісники, більшість пеліканоподібних – у віці 3-5 років, альбатроси – у віці старше 5 років.

Статевий диморфізм

У більшості видів птахів в тій чи іншій мірі спостерігається статевий диморфізм, тобто самці відрізняються від самок. У багатьох видів при подібному забарвленні самців і самок він проявляється лише в тому, що самці трохи більші за самок (поганки, голінасті, гуси і лебеді, журавлеподібні, багато куликів, мартини, голуби, багато сиворакшеподібних, частина горобцевих). Лише у ківі, яканових, сов і денних хижаків самки більші за самців. У інших видів статевий диморфізм проявляється не тільки в розмірах, але і забарвленням:

- самці яскравіше забарвлені (більшість качок і куроподібних, багато дрохв і горобцевих);
- мають прикрашаюче пір'я (райські птахи);
- мають яскраво забарвлені ділянки шкіри – брови, сережки або шпори (багато куроподібних).

Але у круглодзьобих плавунців, триперстків самки не тільки трохи більші за самців, але і більше яскраво забарвлені.

Різко виражений статевий диморфізм, мабуть, полегшує впізнання і, тим самим, сприяє

зустрічі готових до розмноження особин протилежної статі. Більш скромне забарвлення самок, ймовірно, забезпечує їх маскуванню при насиджуванні яєць. У видів, у яких самці насиджують кладку, самки пофарбовані яскравіше самців. Більші розміри самок у сов і денних хижаків, мабуть, полегшують захист гнізда самкою, що насиджує.

3. Органи розмноження самця

Морфо-функціональні особливості статевого апарату характеризуються добре вираженою циклічністю. У самця органи розмноження представлені парою сім'яників, придатків сім'яників та сім'явиносних проток.

Сім'яники – органи овальної або бобоподібної форми, що лежать попереду нирок і є добре розвиненими тільки в період розмноження, коли їх об'єм та маса збільшуються в десятки та сотні разів. Так, у шпака їх об'єм зростає приблизно в 1500 разів, а маса – в 1000. У хатнього горобця об'єм сім'яників зростає в 1127 разів, зяблика – в 1126. Маса сім'яників у деяких дрібних птахів досягає майже 5 % загальної маси тіла, хоча у більшості інших, особливо у птахів середнього і великого розміру, цей показник є меншим (домашній півень 2 %, домашній гусак 0,32 %, глушець 0,054 %).

У багатьох видів птахів статевий апарат самців є асиметричним. Це проявляється у більших розмірах лівого сім'яника порівняно з правим. У окремих видів ситуація є протилежною і правий сім'яник є більшим лівого.

Спермоутворення у птахів в період розмноження відбувається дуже енергійно, і кількість спермій у деяких видів є більшою ніж у ссавців. Так, порція сперми, що виділяється при копуляції у голуба містить близько 200 млн. спермій, а у півня після невеликого статевого спокою – до 4 млрд.

Придатки сім'яників також стають добре помітними лише під час шлюбного періоду. Від кожного з них відходить сім'япровід, що відкривається в середній відділ клоаки. У сім'япроводі перед клоакою є невелике розширення – сім'яний міхурець, де можуть накопичуватися спермії.

При копуляції самець притискається клоакою до клоака самки. Спермії в статеві шляхи самки вводяться при допомозі спеціального виступу клоаки самця. У більшості птахів копулятивного органу немає. Проте у гусячих і деяких інших птахів є видозмінений пеніс – виріст клоаки з борозною на поверхні, яка під час ерекції перетворюється на канал.

4. Органи розмноження самки

Статева система більшості видів самок влаштована асиметрично і складається з лівого яєчника і лівого яйцепроводу. Правий яєчник і яйцепровід не розвинені. Проте у окремих видів денних хижаків, сов, гагар, пастушкових і курячих зберігається і правий яєчник, але яйця виводяться через лівий яйцепровід. Ця анатомічна особливість зменшує масу птиці в польоті.

До настання статевої зрілості яєчник невеликий і містить дрібні фолікули. Найбільшого розміру він досягає в період яйцекладки і являє собою гроноподібне тіло. Після закінчення кладки яєчник приймає звичайний вигляд. Яйцепровід, що відходить від яєчника, є складчастим і відкривається в клоаку. Яйцепровід поділяється на кілька відділів: лійку, білковий відділ, перешийок, матку та піхву.

5. Характеристика яєць

Співвідношення основних компонентів яйця характеризується значною варіабельністю у різних видів птахів. Їх відносна маса становить:

- жовток – 14-33 %;
- білок – 53-79 %;
- шкарлупа – 5-14%.

У більшості видів шкарлупа частково (у формі крапок чи плям) або повністю пігментована. Забарвлення робить яйця менш помітними. Можливо, воно запобігає проникненню все-

редину яйця ультрафіолетових променів. У межах одного виду забарвлення яєць є однотиповим, з можливістю незначних коливань. Дуже рідко трапляються індивідуальні відмінності забарвлення. Кайри завдяки цьому впізнають своє гніздо на загальному гніздовому карнизі скали. Паразитарним видам зозуль це допомагає маскувати свої яйця під інші види птахів.

У частині птахів, переважно у закритогніздових (сови, серпокрильці, багато сиворакшеподібних, дятли), яйця білі. Білі яйця трапляються і у деяких відкритогніздових видів.

Відносні розміри яєць мають значну видову варіабельність. У страусів, великих курячих маса яйця становить 1,7-3% маси самки, а в деяких дрібних куликів – 18-26 %, що є найбільшим показником. У межах однієї систематичної групи, як правило, більш дрібні види відкладають відносно більші яйця. Виразної залежності між розмірами яйця, величиною кладки і ступенем фізіологічної зрілості пташенят при вилупленні не простежується. У ряду дрібних видів з різних систематичних груп загальна маса кладки близька до маси самки або навіть перевищує її.

У більшості птахів форма яйця типова: один кінець ширший, інший більш загострений.

У багатьох сов, бджолоїдок, рибалочок яйця майже овальні. Грушеподібна форма яєць куликів дозволяє найбільш економно їх розташувати в кладці з чотирьох яєць, що є важливим при відносно великих яйцях. У кайр така ж форма яєць зменшує можливість їх скочування зі скелястих уступів: при поштовху яйце описує коло, радіус якого зменшується по мірі зростання зародка.

6. Відкладання і насиджування яєць

Розмір кладки має характерні видові особливості:

- 1 яйце відкладають деякі пеліканоподібні та дрохви;
- 2 яйця відкладають журавлі, голуби;
- 3 яйця відкладають відкладають рябки та більшість мартинів;
- 4 яйця відкладає більшість куликів і триперстків;
- 5-8 яєць відкладають багато сиворакшеподібних, дятлоподібних, горобцеподібних;
- 6-10 яєць відкладають качки;
- до 16 яєць відкладає велика синиця;
- до 22 яєць відкладають перепілка та сіра куріпка.

У межах однієї систематичної групи у більших видів кладки зазвичай менші, ніж у дрібніших видів.

Істотної різниці в розмірах кладок між виводковими і нагніздними видами не виявляється.

Самки багатьох видів (пастушки, качки, більшість горобцеподібних) відкладають яйця з добовим інтервалом. У багатьох куроподібних, лелекоподібних, гусей, мартинів інтервали в відкладання яєць становлять 24-48 год., у журавлів, дрімлюг, зозуль – зазвичай 48 год. У хижих птахів і сов інтервал між відкладанням яєць може становити 2-4 доби.

Оскільки маса кладки може бути досить значною, а період яйцекладки досить не тривалий, то самка змушена в короткий час мобілізувати значну кількість поживних речовин організму. У зв'язку з цим перед розмноженням відбувається швидке накопичення жиру в печінці.

У частині видів достаток корму збільшує розміри кладки. Так, у білої сови в звичайні за кормовими умовами роки в кладці буває 3-5 яєць, а в роки великої кількості лемінгів – до 8-11. Канюк в «мишачі» роки відкладає до 4-5 яєць, а в звичайні – 2-3. У ряду видів виявлена географічна мінливість розмірів кладки.

Більшість наших видів моноциклічні: в сезон розмноження відкладають і насиджують тільки одну кладку. Досить багато видів при втраті кладки здатні відкладати додаткову кладку

замість втраченої (качки, мартини, кайри, багато горобцевих, деякі кулики і куроподібні). Зазвичай це буває, якщо перша кладка загинула в першій половині насиджування. Початку додаткової кладки передують токування, нове спаровування і часто спорудження нового гнізда.

У небагатьох видів виявлена поліциклічність, коли в сезон розмноження самка відкладає і насиджує дві і навіть три кладки. Іноді друга кладка відкладається в те ж гніздо після вильоту пташенят першої кладки, яких деякий час водить самець при короткочасній участі самки, що відкладає нову кладку. У інших випадках самка починає другу кладку в, побудованому поблизу, новому гнізді ще перед вильотом пташенят першої кладки. Регулярна поліциклія доведена для сільських ластівок звичайних вівсянок, рибалочок та деяких інших видів.

Усі птахи, за винятком кількох видів, насиджують кладку, тобто, обігрівають яйця теплом свого тіла. При цьому у них на череві і нижній частині грудей випадають пух і частина пера і утворюється велика насідна пляма (куроподібні, сиворакшеподібні, дятлоподібні, горобцеподібні). У гусеподібних насідних плям не утворюється, але до періоду яйцекладки у самок на череві виростає довгий пух, який птах висукує, вистеляючи ним лоток гнізда.

Лелекоподібні, хижі, сови, папуги, шишкарі починають інтенсивне насиджування відразу після відкладання першого яйця, відповідно вилуплення пташенят розтягується майже на такий же проміжок часу, який займала яйцекладка. Так, у сов при великій кладці в гнізді одночасно можуть бути: яйця, пташенята, які щойно вилупилися і пташенята, які вже помітно підросли. Пастушкові, рябки, дятлові та вороніві починають інтенсивне насиджування після завершення приблизно половини кладки, тому вилуплення пташенят проходить в меншому, ніж яйцекладка, інтервалі часу. Гусеподібні, кулики, багато горобцеподібних і інші починають інтенсивне насиджування після завершення кладки (до цього насиджують нерегулярно, з великими перервами): вилуплення пташенят проходить майже одночасно – протягом однієї, рідше двох діб.

Дрібні горобцеві птахи при насиджуванні досить часто залишають гніздо, але на короткий час (на 3-5-10 хв.): качки сходять з гнізда лише 2-4 рази на добу, але на більш тривалий час (20-40 хв).

Гусеподібні, йдучи з гнізда, закривають кладку пухом, який вистилає лоток і краї гнізда, а пірнікози – гніздовим матеріалом. У другій половині інкубації щільність насиджування зазвичай збільшується.

Тривалість ембріонального розвитку в межах одного ряду зазвичай коротша у дрібних видів. Так, серед гусеподібних у чирянок вона дорівнює 22-24 доби, у крижня – 24-26, у гусей – 28-30, у лебедів – 35 діб. У дрібних горобцевих птахів тривалість інкубації 11-14 діб.

Зовсім не насиджують кладку великоногові або смітні кури. Вони відкладають яйця у спеціально викопану яму, вистелену рештками рослин і зверху засипану землею. Обігрів кладки забезпечується теплом, що виникає в результаті гниття органічних решток та піднімає температуру гнізда до 29-30°C. Окремі види з цих птахів закопують яйця у прибережний пісок, який прогрівається сонцем.

Характеристика пташенят

За ступенем фізіологічної зрілості пташенят в момент вилуплення всі види птахів поділяють на дві біологічні групи:

- виводкові (зріло вилуплені, або матуронатні);
- нагніздні (не зріло вилуплені, або іматуронатні);
- частина видів займає проміжне положення між цими крайніми групами.

У онтогенезі птахів з виводковим типом розвитку чітко виявляються три основних етапи:

- 1) ембріональний;
- 2) постнатальний (або постембріональний);
- 3) етап самостійного життя.

Пташенята виводкових видів вилуплюються з яйця добре опушеними, зрячими, з відкритими зовнішніми слуховими проходами. Обсохнувши, вони залишають гніздо і кочують зі

своїми батьками, підтримуючи з ними зоровий і звуковий зв'язок. У багатьох видів вже з перших днів життя пташенята кормляться самі; дорослий птах лише водить виводок по кормових місцях, захищає пташенят, час-від-часу гріє їх (всі гусеподібні, куроподібні, дрохви, багато куликів). У інших видів дорослі птахи досить тривалий час годують пташенят, поступово навчаються знаходити корм (поганки, журавлі, пастушки, деякі кулики).

У багатьох видів досить досконала терморегуляція встановлюється вже на 1-4-у добу після вилуплення. У курячих інтенсивно росте скелет крил і швидко формується пір'я крила, що дозволяє пташенят перепурхувати вже у віці 5-8 днів. Постійне спілкування пташенят з дорослою птицею і один з одним сприяє швидкому (фактично з перших днів життя) ускладненню їх поведінки як в результаті прояву вроджених рефлексів, так і шляхом вироблення умовних рефлексів і наслідування поведінки дорослої птиці та однолітків. Пташенята швидко навчаються знаходити і схоплювати корм, ховатися від небезпеки і несприятливих погодних умов, орієнтуватися на місцевості і т. п.

У птахів з нагніздним типом розвитку ембріональний етап укорочений (пташенята вилуплюються менш зрілими), а період постнатального розвитку містить три етапи:

1. Ранньогніздовий етап триває від вилуплення до появи ефективної хімічної терморегуляції, тобто перехід пташенят до гомойотермного типу теплообміну.

2. Пізньогніздовий етап триває до вильоту пташенят з гнізда.

3. Післягніздовий етап включає період кочівель виводка з батьками та закінчується переходом молодих птахів до самостійного існування.

Пташенята нагніздних видів з'являються з яєць голими (пеліканоподібні, стрижі, дятли, деякі сиворакшоподібні і горобцеподібні) або дуже слабо опушеними (сиворакшоподібні, багато горобцеподібних) з закритими очима і закритими зовнішніми слуховими проходами. Пташенята залишаються в гнізді, поки майже не досягнуть розмірів дорослих і не оперяться. Вони потребують частого обігріву (терморегуляція встановлюється лише на час вильоту з гнізда) і вигодовування. У момент вилуплення на всі подразнення (шум, струс гнізда, дотик і т. п.) реагують однозначно: витягають голову і шию вгору і широко розкривають дзьоб («просять корм»). Часто більш яскравіше ніж у дорослих з плямами зафарбування ротової порожнини і язика служить подразником, що викликає у батьків інстинкт годування.

У багатьох видів досить добре виражена п'ятова мозоль – розростання ороговілої шкіри на нижній стороні інтертарсального суглоба.

На 4-6-й день життя (у дуплогніздовиків дещо пізніше) пташенята прозрівають (рухомі повіки відкривають очі), починають чути і аналізувати зовнішні подразники: при появі на гнізді батьків вони просять корм (якщо голодні), а у відповідь на всякі інші подразники затаюються на дні гнізда. Далі поступово починає формуватися і розвиватися оперення: з деяким запізненням йде встановлення терморегуляції і скорочується тривалість обігрівання пташенят батьками.

Нормальний виліт з гнізда відбувається, коли пташенята досягають або майже досягають розмірів дорослих (їх маса може навіть трохи перевищувати масу дорослих за рахунок накопичення жирових резервів).

У більшості птахів вилетівші виводки кочують разом з батьками 1-2 тижні (іноді довше). Дорослі продовжують годувати пташенят, залучають їх до місць концентрації корму, попереджають про небезпеку і т.п. Саме в цей період відбувається формування видового стереотипу поведінки на підставі розгортання комплексу вроджених рефлексів і придбання індивідуального досвіду при наслідуванні дорослих і однолітків.

Молоді птахи відрізняються від старих лише залишками органів, що поступово редуруються (фабрицієва сумка), забарвленням (багато видів), недорозвиненістю гонад і вторинних статевих ознак.

Отже, придбання індивідуального досвіду, необхідного для самостійного життя, використання «досвіду поколінь» (шляхом наслідування дорослих) у виводкових видів починається відразу після вилуплення, а у нагніздних видів – лише в другій половині перебування в гнізді і в основному після його залишення.

Між виводковими та нагніздними птахами виділяють проміжну групу, пташенята якої перші кілька діб після народження проводять у гнізді, а потім супроводжують батьків. Ці пташенята є відносно добре сформованими, проте не можуть самостійно добувати корм і довший час вигодовуються батьками (чаплі, деякі сивкоподібні). У цю групу також відносять хижих птахів, пташенята яких при вилупленні вкриті пухом, зрячі, але тривалий час потребують обігріву і залишають гніздо, лише повністю оперившись і придбавши здатність до польоту. Те ж можна сказати про сов, пташенята яких вилуплюються з закритими очима, але досить добре опушеними. У лелек зрячі і опушені при вилупленні пташенята, залишаються в гнізді до придбання здатності до польоту.

Важливе значення має показник «успішності розмноження», під яким найчастіше розуміють ступінь виживання яєць і пташенят до моменту їх вильоту з гнізда.

Успішність розмноження відрізняється у птахів з виводковим і нагніздним типом розвитку, а серед останніх – у відкрито-гніздових і дупло-гніздових. У помірному поясі Європи і Америки успішність розмноження нагніздних птахів варіює від 22 до 77 % (в середньому 46 %). У виводкових птахів на крило піднімається в середньому 25 % птахів від числа відкладених яєць.

7. Взаємовідносини статей

Взаємини партнерів у період розмноження птахів можна звести до двох основних типів: моногамії і полігамії.

У птахів-моногамів самець і самка утворюють пару. У частини видів пари зберігаються протягом тривалого часу (лебеді, журавлі, голуби, пінгвіни, орли, грифи) – іноді до загибелі одного з партнерів. Більш часто пара формується тільки на сезон розмноження. При повторному розмноженні в той же сезон частина пар зберігається, інші формуються заново (великі синиці, горобці).

У частині моногамів обидва партнери беруть більш-менш однакову участь в будівництві гнізда, насиджуванні і вигодовуванні, у інших самка будує гніздо і насиджує, а самець охороняє гніздову ділянку, іноді носить будівельний матеріал, зрідка годує самку, що насиджує, або протягом коротких періодів насиджує кладку. Вигодовують пташенят зазвичай обидва партнера. У серпокрильців, одудів, шишкарів, іволг, галок самець регулярно годує самку, що насиджує. У дроздів гніздо будують, мабуть, обидва партнера, а насиджує тільки самка. У пісочника великого і сорокопудів-жуланів гніздо будує самець, а в насиджуванні беруть участь обидва партнери. Отже, взаємини партнерів дуже різноманітні.

У деяких типових моногамів зрідка зустрічається бігамія: на ділянці самця поселяються дві самки (частіше не одночасно). У деяких випадках самець допомагає в насиджуванні і вигодовуванні пташенят обом самкам, в інших випадках – друга самка сама насиджує кладку і вигодовує пташенят, а самець допомагає лише першій самці. При цьому, результативність розмноження другої самки зазвичай менше, ніж у першій. Випадки бігамії відзначені у небагатьох особин досить великого числа лісових видів: кропив'янок, великих синиць, мухоловок-строкатих, зябликів і ін.

У деяких видів пари зберігаються лише дуже короткий час – тільки на період спарювання і яйцекладки. Після завершення яйцекладки пара розпадається, а кладку насиджує і піклується про пташенят тільки самка (численні качки) або тільки самець (триперсткові, кулики-плавунці).

Птахи-полігами пар не утворюють навіть на короткий період. Під час яйцекладки самка може паруватися з різними самцями, або самець може спаровуватися з кількома самками. Спорудження гнізда, насиджування і турбота про пташенят лягають тільки на самку. До полігамів відноситься більшість тетерукових птахів (крім орябка і білої куріпки) та інших куроподібних, деякі дрозди, деякі кулики (турухтан і ін.), більшість райських птахів.

Відмінності між полігамами та моногамами з нетривалим періодом збереження пари досить умовні.

У більшості видів птахів співвідношення статей перед початком періоду розмноження

є приблизно рівним. Лише у деяких видів (яканові, триперсткові, деякі тинамові) встановлено поліандрію, при якій кількість статевозрілих самців перевищує кількість статевозрілих самок в 4-5, а інколи і більше разів. У таких видів будівництво гнізд та насиджування кладки здійснюють лише самці.

Протилежністю до поліандрії є полігінія, при якій кількість статевозрілих самок перевищує кількість статевозрілих самців. Вона спостерігається у павичів, деяких дрохв та деяких ткачиків. У цих птахів будівництво гнізд та насиджування кладки здійснюють лише самки.

Утворення пар і токувальна поведінка

Утворення пар у молодих гусей і лебедів, у молодих і старих крижнів відбувається вже під час осіннього прольоту і на зимівниках, у більшості інших качок – на зимівниках і весняному прольоті. На місця гніздування вони зазвичай прилітають вже парами. У більшості птахів формування пар йде на місцях гніздування. Прилітають раніше самці займають гніздові ділянки, охороняють їх і токують. Самки з'являються пізніше приваблюються токувальною поведінкою самців і осідають на тій чи іншій ділянці. У білих лелек нерідкими є бійки самок за оволодіння гніздом, на які байдуже дивиться зайнявший гніздо самець.

Практично у всіх птахів початок періоду розмноження відзначається своєрідною поведінкою, яку називають токувальною. Під час токування самець, а у багатьох видів і самка, що приєдналася до нього здійснюють характерні дії:

- приймають незвичайні пози (стовбурчать оперення, розправляють крила і хвіст, витягують шию);
- роздувають шийні підшкірні повітряні мішки (фрегати, деякі дрохви), або наповнюють кров'ю шкірні вирости на голові (котингові);
- здійснюють своєрідні рухи (танці журавлів, гонки на воді у лисок і качок і та подібне);
- інтенсивно співають або видають гучні звуки;
- замінюють або доповнюють звуки голосового апарату клацанням дзьоба (лелеки, сови), лясканням крилами (дрімлюги, тетеруки);
- у самців деяких видів розвиваються резонатори, що підсилюють їх звуки. Це може бути подовження трахеї (журавлі, лебеді), формування резонуючого барабану в ділянці нижньої гортані (качки);
- багато видів (біла куріпка, слуква, кулики, колібрі та інші) здійснюють токувальні польоти – більш-менш складні пересування в повітрі, які часто супроводжуються гучними звуками або «піснею»;
- у деяких видів токуючі партнери імітують будівництво гнізда.

Для частини полігамних видів характерне групове токування самців (райські птахи), яке нерідко супроводжується турнірними сутичками і бійками (тетеруки, глушці, турухтани).

Токувальна поведінка має важливе і різноманітне значення для розмноження птахів. Вона полегшує зустріч самців і самок, допомагає формуванню пари у моногамних птахів, сприяє синхронізації розвитку статевих залоз у партнерів і в популяції в цілому, готує партнерів до спаровування і гніздування. Одночасно у всіх моногамів токувальна поведінка служить сигналом зайнятості гніздової ділянки.

8. Гніздування та територіальна поведінка

Майже у всіх птахів під час періоду розмноження виражена територіальність, яка проявляється прив'язаністю до гніздової території та її захисті від вторгнення осіб свого чи інших видів, у тому числі хижаків.

Зазвичай виділяють три типи гніздування:

- 1) одиночне;
- 2) колоніальне;
- 3) групове (проміжний тип).

Одиночне гніздування характерне для більшості видів птахів. Розміри гніздової території залежать від:

- розмірів птахів;

- щільності популяції;
- характеру ландшафту;
- кількості та доступності корму;
- наявності місць, придатних для влаштування гнізд.

Розміри гніздової території становлять:

- кілька квадратних кілометрів – у великих хижих птахів (орли, великі соколи);
- декілька гектарів – у куріпки, дятла звичайного;
- 1000-8000 м² – у дрібних горобцевих птахів (синиць, кропив'янок, зябликів).

Частіше птахи збирають корм на охороняемій території, тобто, гніздова та кормова території співпадають. Також є багато птахів, які для годівлі вилітають далеко за межі охороняємої території (голуби, дрозди, мухоловки та інші).

У моногамів захист гніздової території забезпечує самець. У деяких видів (щеврик лісовий) йому допомагає самка. У полігамних видів захист гніздової території проявляється значно слабше і забезпечується лише самкою.

Подібна територіальність із захистом гніздової ділянки від вторгнення особин свого виду сприяє більш рівномірному розміщенню популяції, що забезпечує можливість більш повного використання підходящих для виду місць проживання. Ділянки різних видів, зазвичай, широко перекриваються, що різко підвищує загальну щільність птахів, що гніздяться на даній території.

У багатьох групах птахів є колоніальні види, що гніздяться великими скупченнями. Територіальність у них теж чітко виражена, але розміри території, що охороняється скорочуються до декількох квадратних метрів (гуси) або ще менше. Колоніальність властива видам, що живиться масовими кормами, які збирають на великій відстані від гніздової колонії. Особливо багато колоніальних видів серед морських птахів, що гніздяться на узбережжях. Серед наземних птахів чітка колоніальність трапляється рідше.

Багато колоніальних птахів спільно активно та успішно захищають свою колонію від наземних і пернатих хижаків: багато мартинів і крячок відганяють лисиць, песців, ворон і ін. Поблизу колоній птахів, які активно захищають своє місце гніздування, нерідко спостерігається чітко виражена концентрація гнізд птахів, що практикують одиночне гніздування (дрібні кулики і качки). Тут також доречно відзначити, що багато птахів прагнуть гніздитися і поблизу видів, які гніздяться поодинокі та активно захищають свої гніздові території. Так, в стінках гнізд орлів нерідко гніздяться горобці.

При груповому типі гніздування – гнізда окремих пар розташовані далі один від одного, ніж при колоніальному (від одного до декількох десятків метрів). Від особин свого виду захищається відносно невелика ділянка біля гнізда, а при наближенні до території гніздування хижака, на нього активно нападають всі члени групи. Такими групами гніздяться чикотені (з дроздових) багато шпаків (в тому числі і звичайний), кібчики, місцями шуліки, грифи і ін. Корм ці птахи збирають за межами території, що охороняється.

У більшості птахів досить чітко виражений гніздовий консерватизм: після успішного гніздування на наступний рік птахи повертаються на свою гніздову ділянку і відновлюють старе гніздо (хижаки, качки та ін.), або десь поблизу будують нове. При невдалому гніздуванні (загибель яєць або пташенят) птахи на наступний рік повертаються у свій район, але займають вже іншу ділянку. Повторне гніздування в знайомій місцевості полегшує пошук корму і укриттів, допомагає уникати хижаків.

9. Типи гнізд

Гнізда, за типом побудови, діляться на три групи:

- закриті (дупла і нори);
- напіввідкриті (мають подобу даху);
- відкриті.

Лише деякі птахи не будують гнізд. Кайра відкладає яйце на відкритих скелястих виступах, дрібні алькові гніздяться в ущелинах скель і під камінням, злегка розчищаючи ділянку, на яку відкладають яйця. Лише розчищають гніздову ділянку, не будуючи справжнього гнізда, багато дрімлюг, лежні, пісочники і деякі інші кулики.

Більшість птахів споруджує гнізда. Гніздо полегшує обігрівання яєць, забезпечує захист кладки, пташці, яка її насиджує і пташенят від хижаків та несприятливих погодних умов. Відносно примітивні гнізда у вигляді лунки в землі, вистелені рослинними залишками (сухе листя, стебла) і часто розташовані під захистом горбика землі, каменю, кущика, характерні для більшості куроподібних, багатьох дров, пастушків, куликів, крячків.

Такого ж типу гнізда влаштовують гусеподібні, але самки після завершення кладки вистилають лоток гнізда вищипаним з черевця пухом, що різко покращує теплоізоляцію кладки. Дещо більш масивними є розташовані на землі гнізда журавлів (купа сухих стебел з ущільненою ділянкою на вершині) і мартинів (з сухої трави зі злегка переплеченими бортами). Дуже недбало будують свої гнізда денні хижаки – це купа сухих гілок або стебел зі слабо вираженим лотком. Вони розташовані в розвилці гілок, на заламах очерету або на землі. Такого ж типу гнізда багатьох воронових птахів. Однак, у деяких видів цієї родини гнізда набагато складніші. Так, сороки лоток гнізда з безладно накиданих сухих гілочок нерідко промашують брудом, а над ним влаштовують дах зі слабо переплечених гілок: виходить кулясте гніздо з бічним входом.

Незрівнянно майстернішими є гнізда більшості горобцевих, які мають глибокий лоток і високі міцні борти, складені з переплечених і перевитих гілочок, травинок, моху, листя.

Лоток зазвичай вистилається більш м'яким матеріалом: тонкими травинками, мохом, підібраними пір'ям, шерстю, рослинним пухом.

Розміщення гнізд варіює у різних видів: жайворонки, щеврики, багато вівсянок, трав'янки будують гніздо на землі, частіше під укриттям куща трави, земельного горбка і т.п. Багато вівчариків будують на землі гніздо з дахом і бічним входом. Кропив'янки влаштовують відносно тонкостінні гнізда в розвилках гілок дрібних кущів і ялинок. Очеретянки, кобилочки, вусаті синиці в'ють глибокі гнізда, приплітаючи їх до стебел кропиви, очерету та інших рослин.

Багато видів горобцевих птахів будують гнізда на різній висоті в кронах дерев і чагарників, приплітаючи їх до розвилки гілок. Деякі види для міцності промашують основу гнізда брудом (дрозди – білобровий, чикотень). Співочий дрізд обштукатурює лоток гнізда гнилою деревиною, скріпленою слиною. Гніздо зазвичай будується в укритті: під навісом гілки, в розгалуженні гілок і т. п. Зяблики для маскування влітають в зовнішні стінки гнізда лишайники, мох або плівки березової кори. Синиці-ремези з сухих травинок, іноді з додаванням рослинної пуху, в'ють висячі гнізда з бічним входом, підвішуючи їх до тонких гілок: такі гнізда не доступні для більшості деревних хижаків і надійно захищають кладку і пташенят від дощу. Кулясті теплі гнізда будують довгохвості синиці, кропив'яники, пронурки. Справжні дятли гніздяться в дуплах, щорічно видовбуючи нове дупло; яйця відкладають на дно дупла на залишки деревних крихт. У старих деревах, з сильно прогнилою деревиною, довбають (вищипують), дупла деякі синиці (гаїчки, чубата синиця). Природні дупла, нарівні з порожніми дуплами дятлів, служать місцем гніздування деяких качок (гоголь, деревні качки, мандаринка і ін.), голубів, одудів, багатьох видів синиць, повзиків, шпаків. Повзики брудом, змішаним зі слиною, зменшують вхід в дупло, а самці більшості птахів-носорогів замурують в дуплі самку, що насиджує яйця, залишаючи лише невеликий отвір, через який дають їй корм.

На відміну від дятлів більшість дуплогніздовиків на дні дупла, зазвичай, будують з рослинного матеріалу більш-менш акуратне гніздо. Частина видів-дуплогніздовиків при нестачі дупел можуть будувати гнізда в укриттях: ущелинах скель і під камінням, в вимоїнах обривів і заглибленнях між корінням, в початковій частині нір гризунів, в різних щілинах, будівлях людини.

Деякі птахи риють нори, відкладаючи яйця в кінець нори прямо на землю або влаштовуючи гніздо з рослинних матеріалів (рибалочка, звичайна бджолоїдка). У покинутих норах

ссявців (бабаки і лисиці) або в вимоїнах берегових обривів гніздяться земляні качки (огари і галагаз звичайний).

У сирих місцях, часто біля самого краю води, влаштовують гнізда багато водних та біляводних птахів. Лебеді, деякі гуси, журавлі, деякі мартини іноді будують високі гнізда з рослинних залишків навіть на мілководді, але основи їхніх гнізд завжди опираються на ґрунт. Нечисленні птахи влаштовують плаваючі гнізда: деякі крячки мізерну підстилку з сухих стебел очерету розміщують на плаваючих по поверхні води рослинах. Пірникози і лиски будують серед заростів надводних рослин масивні, зазвичай плаваючі, гнізда.

Будівництвом гнізда птахи займаються кілька годин в день і завершують цю роботу за 5-9 днів, рідко більше. У період будівництва гнізда триває інтенсивне токування і йде спаровування. Незабаром після завершення влаштування гнізда починається яйцекладка.

Гніздовий паразитизм

У кількох неспоріднених групах птахів виробився своєрідний тип розмноження, який називають «гніздовим паразитизмом». Ці види не будують гнізд, не насиджують кладку і не вигодовують пташенят, а підкладають свої яйця в гнізда інших видів.

Найбільш чітко виражений і краще вивчений гніздовий паразитизм у зозуль. Для них характерна поліандрія: на одну самку доводиться 3-5 самців.

Зозуля відкладає яйце або відразу в чуже гніздо, мабуть, виявлене заздалегідь, або на землю і потім в дзьобі переносить в знайдене гніздо. Ця можливість забезпечується міцною шкаралупою яйця.

Кожна самка зозулі відкладає яйця певного забарвлення, але забарвлення яєць різних самок варіює в широких межах. У звичайної зозулі описано до 30 типів фарбування яєць: від білого з дрібними крапками або штрихами до рівномірно блакитного. Такий поліморфізм в забарвленні яєць у багатьох випадках забезпечує схожість підкладених яєць з яйцями господарів. В межах ареалу звичайної зозулі її яйця виявляли в гніздах 130 видів горобцевих птахів.

Уже через 10-16 годин після вилуплення у пташеняти зозулі починає проявлятися рефлекс «викидання», який триває 3-4 дні. Протягом цього часу зозуленя, зазвичай встигає викинути з гнізда всі яйця або всіх пташенят господарів і залишається одне в гнізді.

Питання для самоконтролю

1. Охарактеризуйте органи сечовиділення птахів.
2. Які типи нефронів містять нирки птахів?
3. Що таке «метаболічна вода» птахів?
4. Чим проявляється статевий диморфізм птахів?
5. Охарактеризуйте органи розмноження самця.
6. Охарактеризуйте органи розмноження самки.
7. Охарактеризуйте яйця птахів.
8. Вкажіть особливості відкладання та насиджування яєць птахів.
9. Охарактеризуйте пташенят виводкового типу розвитку.
10. Охарактеризуйте пташенят нагніздного типу розвитку.
11. Охарактеризуйте моногамію та полігамію птахів.
12. Чим характеризується токувальна поведінка птахів?
13. Які типи гніздування характерні для птахів?
14. На які групи поділяють гнізда птахів за типом побудови?
15. У чому полягає гніздовий паразитизм птахів?

МОРФОЛОГІЯ ОРГАНІВ КРОВО- ТА ЛІМФООБІГУ, КРОВОТВОРЕННЯ ТА ЕНДОКРИННИХ ЗАЛОЗ ПТАХІВ

План:

1. Серцево-судинна система.
2. Особливості терморегуляції.
3. Лімфатична система.
4. Органи кровотворення та імунного захисту.
5. Ендокринні залози.

1. Серцево-судинна система

Серцево-судинна система птахів як тварин, що пристосувалися до різних способів пересування (польоту, бігу, плавання, пірнання), мають постійну температуру тіла і високий рівень обміну речовин, володіє низкою прогресивних рис, що істотно відрізняють її від кровеносної системи рептилій.

Серцево-судинну систему птахів формують:

- серце;
- кровоносні судини;
- лімфатичні судини.

Серцево-судинна система забезпечує транспорт:

- поживних речовин;
- кисню та вуглекислого газу;
- відходів метаболізму;
- гормонів;
- тепла;
- імунних клітин.

Для всього класу птахів характерне чотирикамерне серце з повним відокремленням правої венозної і лівої артеріальної частин. Завдяки цьому, велике і мале кола кровообігу також повністю відокремлені один від одного.

Велике коло кровообігу починається з лівого шлуночка → аорта → артерій з поступовим зменшенням діаметру → судини мікроциркуляторного русла → вени з поступовим збільшенням діаметру → порожнисті вени → праве передсердя (закінчення кола).

Мале коло кровообігу починається з правого шлуночка серця → стовбур легеневої артерії, що несе венозну кров → капіляри легень → легеневі вени, що несуть артеріальну кров → ліве передсердя (закінчення кола).

Відносна маса серця птахів переважно є більшою ніж у ссавців та залежить від їх рухової активності перебуваючи в діапазоні від 0,8% до 2,5% від маси тіла. У добре літаючих птахів серце відносно велике: у сокола-боривітра його відносна маса складає 1,9 %, у повільно літаючої сороки – 0,93 %, при приблизно рівній масі цих птахів.

Відносна маса серця, особливо правого шлуночка, зростає у птахів, що живуть у полярних широтах чи літають на великій висоті.

Зростання розмірів птахів, супроводжується зменшенням відносної маси серця. Серце з найбільшою відносною масою мають колібрі, оскільки їх зависання у повітрі потребує багато енергії, а, отже, інтенсивного кровообігу.

Серце розташоване в грудно-черевній порожнині і через недорозвинену діафрагму заходить верхівкою між двома частками печінки.

Особливістю клапанного апарату серця птахів є те, що порожнина лівого шлуночка відокремлена від лівого передсердя двостулковим атріовентрикулярним клапаном, до ступок якого кріпляться сухожилкові струни. Проте між правим передсердям і шлуночком замість

сухожилкового клапана є добре виражений м'язовий клапан, який звисає у порожнину правого шлуночка і не містить струн.

Число серцевих скорочень у птахів значно перевищує таке у ссавців: у великих птахів серце скорочується 140-200 разів на хвилину, у дрібних – 400-600 (у горобця – 460, у галки – 340). У польоті цей показник збільшується, наприклад, у голуба частота пульсу зі 170 зростає до 600 ударів, а у дрібних птахів може перевищувати 1000. Тому, хвилинний об'єм крові у птахів, зазвичай, є більшим ніж у ссавців з такою ж масою тіла.

Артеріальна система характеризується:

- а) наявністю правої дуги аорти (у ссавців – ліва), що відходить від лівого шлуночка;
- б) надзвичайно сильним розвитком грудних артерій, що постачають кров'ю пов'язані з польотом грудні м'язи;
- в) значним розвитком судин, що живлять задні кінцівки;
- г) деякою редукацією судин, що постачають хвіст.

Наявність довгої гнучкої ший обумовлює морфологічні зміни сонних артерій. Здебільшого, обидві судини зближуються і проходять паралельно у вентральній борозні шийних хребців. Завдяки цьому, артерії опиняються біля осі обертання ший, яка здійснює на них мінімальний вплив. Зрідка (у зеленої чаплі), обидві артерії з'єднуються в одну судину. Іноді, сонні артерії мають різний розмір. Так, у червоного фламінго ліва сонна артерія більша за праву, тоді як у какаду все навпаки.

У птахів роду корхаан виявляють лише одну із сонних артерій. Іноді виявляють модифікації, при яких одна (деякі папуги) чи обидві (кромкач) справжні сонні артерії замінені більш поверхневими шийними судинами.

У ділянці лапи довгоногих болотних птахів (журавель, чапля, фламінго) міститься артеріовенозна сітка, яка забезпечує передачу тепла від артеріальної крові до венозної, зменшуючи його розсіювання в навколишнє середовище (холодну воду чи повітря). Цю ділянку вважають судинним теплообмінником, що зберігає тепло тіла. Подібну структуру виявляють в лапах водних ссавців. У ділянці пахової западини пінгвінів міститься артеріальна сітка.

Артеріальні судини птахів відрізняються значною товщиною. Це обумовлено вищим тиском артеріальної крові, порівняно зі ссавцями. У птахів цей показник має значні видові коливання:

- курка – 180/100 мм рт. ст.
- індик – 300/250 мм рт. ст.

Краніальна порожниста вена є подвійною (ліва та права). Ці судини є продовженням яремних вен, права з яких, зазвичай, більшою. Обидві яремні вени об'єднані анастомозом, що забезпечує перетікання крові зліва на право, коли птах повертає голову і одна з яремних вен звужується.

Окрім печінки неповна ворітна система також властива і для нирок.

Судинне русло постійно адаптується до умов життя птахів. Зокрема, у м'язах гірських (індійських) гусей, що мігрують на великій висоті (до 9000 м) над Гімалаями в умовах сильної гіпоксії, спостерігається більша щільність капілярів та їх однорідне розташування. Це підтримує достатню оксигенацію тканин та забезпечує необхідну інтенсивність метаболізму.

Особливість крові птахів полягає у тому, що на відміну від ссавців, еритроцити мають овальну форму та містять ядра. Ядра також властиві і для тромбоцитів, які, порівняно зі ссавцями, є менш "липкими", оскільки мають іншу хімічну структуру, а тому не можуть формувати щільних тромбів в судинах та закупорювати їх, викликаючи інфаркти та інсульти.

2. Особливості терморегуляції

Птахи є гомойотермними тваринами з посиленням обміном речовин, що обумовлює високу температуру тіла, більшу ніж у ссавців. Температура тіла птахів має значні видові коливання:

- ківі – близько 37 °C;
- страуси – 37,8 °C;

- пеліканові і пірникози – 39,5 С;
- тирана (ряд горобцеподібні) – 44,8 С;
- більшість птахів – в середньому 42,2 С.

Температура тіла підтримується посиленою циркуляцією крові в кровоносних судинах, що, в свою чергу, є наслідком посиленої роботи серця.

Сезонні коливання температури тіла у птахів не виражені.

Добові коливання температури тіла здебільшого не перевищують 2-4 С. Вони обумовлені добовими коливаннями температури повітря та метаболізму, що пов'язано з підвищенням рухової активності птахів в одну частину доби та зменшенням – в іншу.

Терморегуляція забезпечується ефективним поєднанням теплопродукції та (або) тепловіддачі. Назагал, терморегуляція формується двома складниками:

1. Хімічна терморегуляція – базується на посиленні окисно-відновних процесів, що супроводжуються виділенням тепла і, зазвичай, є відповіддю на пониження температури зовнішнього середовища. Основним місцем теплопродукції є м'язи, які продукують тепло, як під час активних скорочень, так і в стані спокою двома специфічними шляхами:

- а) мікроскорочення (терморегуляторний тонус);
- б) дрижання;
- в) вільне (нефосфорилуюче) тканинне дихання (без утворення та подальшого розкладу АТФ).

Хімічна терморегуляція має певні видові особливості. Її інтенсивність є вищою:

- а) у комахоїдних птахів порівняно із зерноїдними;
- б) у осілих птахів порівняно із перелітними.

Хімічна терморегуляція характеризується сезонними відмінностями.

2. Фізична терморегуляція – базується на використанні птахами пристосувань власного тіла. У адаптації птахів до низьких температур важливе місце належить пір'яному покриву. Він утримує навколо тіла певну кількість повітря, яке має низьку теплопровідність та перешкоджає втраті тепла з поверхні тіла. Розмір повітряного прошарку регулюється зміною положення пір'я різних ділянок та забезпечує швидке пристосування до різких перепадів температури. У дрібних видів птахів, що характеризуються вищою тепловтратою, відносна товщина повітряного прошарку є більшою.

У різних кліматичних умовах пір'яний покрив характеризується значними особливостями:

- а) мешканці холодних регіонів мають густіше оперення з високими теплоізоляційними властивостями;
- б) мешканці відкритих просторів (степ, пустеля, тундра) мають щільніше оперення, що захищає від вітру;
- в) у регіонах з вираженою сезонністю спостерігаються відповідні зміни густоти та структури пір'я.

Втраті тепла також запобігають:

- а) жирові відкладення;
- б) повітряності мішки, які оточують внутрішні органи.

При адаптації птахів до високих температур, навпаки використовуються механізми посиленої тепловіддачі, у основі яких лежить судинна реакція:

- а) розширення судин – для збільшення виділення тепла;
- б) звуження судин – для зменшення виділення тепла.

Відсутність потових залоз та наявність пір'я значно утруднює виведення тепла з поверхні шкіри. Найефективніше цей механізм працює в термонеутральних (комфортних) умовах і може забезпечувати 45-60% загальної тепловіддачі. Кращому тепловиділенню сприяє наявність неоперених ділянок шкіри: гребінь, сережки, корали, стопа, особливо при наявності пальцевих перетинок.

Проте, для посилення тепловіддачі при активній роботі чи спекотній погоді, організм

починає використовувати шлях виділення тепла з поверхні слизової оболонки ротової порожнини та органів дихання. При цьому, кількість виділеного тепла птах може збільшувати двома шляхами:

- а) підвищення частоти дихання;
- б) формування спеціальних коливальних рухів шкіри вентральної частини шиї «горлове дрижання», яке забезпечується при допомозі під'язикового апарату.

Зазвичай, обидва механізми використовуються паралельно.

Деякі птахи (ластівки, серпокрильці) при несприятливих умовах, наприклад в негоду або при похолоданні, впадають в короточасну сплячку з заціпенінням, що супроводжується зниженням температури тіла до 20 °С. Пташенята (особливо нагніздних птахів) в перші дні життя є пойкилотермними тваринами і потребують зігрівання батьками.

3. Лімфатична система

Птахи мають добре розвинену мережу лімфатичних судин, більшість з яких забезпечені клапанами для запобігання зворотному потоку. Проте їх кількість є меншою ніж у ссавців. Зазвичай, рухів тіла птаха достатньо для забезпечення току лімфи по судинах. Проте, у ембріонів усіх птахів є пара лімфатичних сердець, розташованих по обидва боки від останнього крижового хребця. Після вилуплення у деяких птахів вони зникають, але у більшості видів зберігаються в тій чи іншій мірі. Особливо добре вони розвинені у страуса.

Більшість птахів не має великих лімфатичних вузлів. У родини качкових виявляють лише дві пари таких вузлів: одна – біля основи шиї, інша – біля статевих залоз. При цьому, у більшості випадків, лімфатична система птахів містить численні дрібні вузлики, розкидані по різних органах, особливо на стінках травного тракту.

4. Органи кровотворення та імунного захисту

Багато кісток птахів пневматичні (пронизані повітряними мішками) і не містять кісткового мозку. Гемопоетичний кістковий мозок розташований у лопатці, ключиці, променевій, ліктьовій, стегновій, лобковій, гомілковій кістках та хвостових хребцях.

Ознакою імунної системи птахів є наявність бурси Фабриціуса, яка є виростом дорсальної стінки клоаки у формі сліпого мішка. Цей орган властивий лише для молодих тварин і піддається атрофії приблизно під час статевого дозрівання. У бурсі Фабриціуса дозрівають В-лімфоцити (які виробляють антитіла), а потім мігрують до інших тканин організму.

Частиною імунного захисту птахів також є гардерова залоза, яка бере участь у процесах формування В-лімфоцитів та плазмоцитів. Вона розташована в медіальному куті ока біля третьої повіки.

5. Ендокринні залози

Ендокринні залози морфологічно схожі у всіх хребетних і у представників різних класів виділяють хімічно ідентичні або дуже подібні гормони. Крім того, такі гормони мають, в основному, ідентичну дію у різних тварин.

Гормони різних залоз належать до кількох класів хімічних сполук:

1. Гормони щитоподібної залози та мозкового шару надниркових залоз є відносно простими похідними амінокислоти тирозину.
2. Кіркова тканина надниркових і статевих залоз виробляє стероїдні гормони.
3. Гормони гіпофіза, парашитоподібних залоз та підшлункової залози є складними білками.

У птахів, як і в ссавців, гіпофіз є центральною залозою, яка регулює різні обмінні процеси та функціонування інших залоз. Його гормони впливають на ріст тіла, ріст пір'я, часто його пігментацію, перебіг линьки.

Оперення самок деяких груп птахів (домашні кури, качки, фазани) також залежить від гормонів їх статевих залоз, у той час як оперення самців цих птахів обумовлене генетично.

Проте, у птахів, оперення яких не має статевої диференціації (мартин сріблястий, мартин звичайний, квак звичайний), колір останнього залежить від гормонів статевих залоз самців (андрогенів). Вони також обумовлюють зміну забарвлення дзьоба у деяких видів під час сезону розмноження.

Гормони здійснюють значний вплив на поведінку птахів. Назагал, вони не викликають специфічних індивідуальних реакцій, а своєю дією на центральну нервову систему запускають цілий ряд реакцій. Наприклад, андрогени відповідають за статеву поведінку самців (залицання, спів, копулятивні рефлексі, агресія, територіалізм). Вплив статевих гормонів самок на їх поведінку не є вираженим так яскраво. Статева поведінка самок за можливим винятком акту копуляції, залежить від статевих гормонів самців, які також виробляються в статевих залозах самок.

Пролактин (гормон гіпофізу) відповідає за виводок, можливо, за будівництво гнізд і, принаймні частково, за поведінку матері.

Шишкоподібна залоза (епіфіз) адаптує організм до циркадних ритмів та пов'язана зі зниженням несучості курей в зимовий період. Причиною цього є зменшення тривалості світлового дня.

Схильність до міграції також є гормонально-індукованим станом, який, включає комплекс кількох гормонів. Наприклад, зростання активності щитоподібної залози під час весняної та осінньої міграцій, забезпечує підвищення метаболізму в ці періоди. Також до початку міграції гормони цієї залози сприяють відкладенню жиру.

Питання для самоконтролю

1. Вкажіть морфо-функціональні особливості серця птахів.
2. Чим характеризується артеріальна система птахів?
3. Охарактеризуйте хімічну терморегуляцію птахів.
4. Охарактеризуйте фізичну терморегуляцію птахів.
5. Вкажіть ключові аспекти лімфатичної системи птахів.
6. Які імунні органи є специфічними для птахів?
7. Охарактеризуйте ендокринні залози птахів.

Лекція 8

МОРФОЛОГІЧНІ ТА БІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ ТА ОРГАНІВ ЧУТТЯ ПТАХІВ

План:

1. Нервова система птахів.
2. Органи чуття. Зір птахів.
3. Слух птахів.
4. Нюх, смак та дотик птахів.
5. Відчуття магнітного поля землі.
6. Поведінка, пам'ять, здатність до навчання.
7. Сигналізація та спілкування птахів.

1. Нервова система птахів

Особливість головного мозку птахів полягає у значних розмірах кінцевого (переднього) мозку з його сильно розвиненими півкулями. Проте, на відміну від ссавців, у них майже відсутня нова кора, яка у ссавців відповідає за вищі нервові функції – сенсорне сприйняття, усвідомлене мислення, мова, особливості процесів сну, пам'яті, навчання. За подібні функції у птахів відповідають ядра смугастих тіл, які займають більшу частину півкуль.

Поверхня півкуль гладка, не містить борозн та закруток. На медіальній та дорсо-медіальній поверхнях півкуль міститься стара кора – архікортекс (наприклад, гіпокамп), що відіграє важливу роль в механізмах пам'яті птахів.

У зв'язку зі сильним розвитком органів зору значних розмірів досягають також зорові ділянки середнього мозку. Нюхові цибулини кінцевого мозку у переважної більшості птахів невеликі, що може вказувати на незначну роль нюху в орієнтації птахів.

Оскільки політ є найскладнішою формою руху, що потребує значної координації рухів, у птахів значного розвитку досягає мозочок.

Спинний мозок містить два потовщення: одне – в кінці шийної частини, інше – в крижовій ділянці, що пов'язано з наявністю сплетіння спинномозкових нервів, які іннервують передні і задні кінцівки.

Зовні спинний мозок вкритий лише двома оболонками. Зверху розташовується тверда мозкова оболонка, яка щільно прилягає, але не приростає (як в черепній коробці) до стінок хребцевого каналу, від яких відділена епідуральним простором. Безпосередньо до спинного мозку прилягає дуже тонка прозора первинна м'яка оболонка. Павутинна оболонка у птахів ще не відокремлена. Між оболонками розташовується субдуральний простір, який разом зі спинномозковим каналом заповнений цереброспінальною рідиною.

Подібно рептиліям, птахи мають 11 пар черепномозкових нервів, оскільки додатковий (XI) нерв у них не відокремлений від блукаючого і виступає в якості його гілки.

2. Органи чуття

Зір птахів

Птахи мають гострий зір, який в 4-5 разів перевершує гостроту зору людини. Вони добре розрізняють дрібні кольорові предмети, навіть на великій відстані. На відміну від інших класів хребетних тварин, серед птахів немає жодного виду з редукованим зором. Відповідно, для птахів очі є домінуючим аналізатором. Мабуть, тільки у ківі як домінуючий рецептор функціонує орган нюху, а зір грає підлеглу роль. Всі птахи володіють кольоровим зором. У видів, що переслідують здобич під водою, хороший зір зберігається як у водному, так і повітряному середовищі.

Ворони, сови, домашня птиця під час бійок ніколи не намагаються клювати один одного в очі.

У денних не хижих птахів очі розташовані по боках голови, і забезпечують огляд більше убік, ніж вперед. Відповідно, кожне око бачить окремо, формуючи майже монокулярний тип зору. Завдяки цьому, сукупне поле зору птахів дуже велике. Попереду, де обидва поля монокулярного зору накладаються одне на одного, є поле бінокулярного зору, рівне 30-50°.

Горобцеві птахи і голуби можуть, не рухаючи очима і не повертаючи головою, охопити зором відразу до 300 градусів, внаслідок чого тільки одна шоста окружності залишається за межами видимого. У людини сукупне поле зору становить всього 150 градусів, а в дрімлюги – 360 градусів.

У нічних та хижих птахів очі спрямовані більше вперед і сукупне поле зору не дуже велике (у боривітра, наприклад, 160 градусів). Проте, зростає поле бінокулярного зору, що дозволяє краще відслідковувати здобич.

У морфологічному плані очі птахів порівняно зі ссавцями характеризуються значними особливостями. Насамперед, вони є великими як за абсолютними, так і за відносними розмірами. У африканського страуса (масою близько 90 кг), очі за абсолютними розмірами вдвічі більші очей людини; у звичайно канюка (маса близько 1 кг) за абсолютними розмірами око дорівнює оку людини.

У шпака і людини маса голови становить приблизно $\frac{1}{10}$ маси тіла. Але маса очей у людини менш 1% маси голови, а у шпака – близько 15%. У сов маса очних яблук досягає 5 % маси тіла. Відношення маси обох очей до маси тіла має значні видові особливості:

- боривітер – $\frac{1}{35}$;
- крячок полярний – $\frac{1}{42}$;

- сорока – 1/45;
- мартин сріблястий – 1/120;
- павич – 1/326;
- гуска сіра – 1/576.

Очі багатьох птахів за об'ємом та масою більші головного мозку.

Можна помітити, що очі є відносно крупнішими у дрібних птахів, ніж у великих за розмірами близьких видів; у хижих птахів очі зазвичай крупніші, ніж у «мирних» птахів; у нічних та сумеркових птахів крупніші, ніж у денних, у молодих дещо більші, ніж у дорослих (розвиток очей завершується раніше, ніж розвиток всього тіла).

Очі птахів за формою ділять на три групи:

1. Плоскі очі.
2. Сферичні (округлі) очі.
3. Трубчасті очі.

У різних класифікаціях ці групи можуть отримувати інші назви.

Очі птахів захищені трьома повіками: верхньою, нижньою та третьою.

Очні м'язи у птахів розвинені слабо. Тому рухливість очей в орбіті дуже невелика; у сов вони, мабуть, практично нерухомі. Проте деякі птахи (дрімлюга, вальдшнеп та ін.) здатні повертати очі назад, не повертаючи голови.

Білкова оболонка (склера) у птахів пігментована та щільна. У склері на передній поверхні ока у всіх птахів утворюється кісткове склеральне кільце, утворене 10-18 налягаючими одна на одну кістковими лусочками. У великих очах лусочки відчутно пневматичні. Кісткове склеральне кільце охороняє передню частину ока від деформації. Особливо щільні та міцні лусочки виявляють в пірнаючих птахів (баклани, алькові і ін.). Починаючи від нижнього краю кісткового склерального кільця, всю решту частину склери утворює гіаліновий хрящ. Він тонкий у дрібних птахів, щільний і товстий у великих (особливо у хижаків і пірнаючих птахів). Його функція – збереження форми очей. Біля входу зорового нерва ділянка склери часто костеніє (добре розвинена у дятлів, менше – у деяких горобцевих і інших птахів). Дуже великі ділянки скостеніння склери у сов.

Загальні розміри, товщина та ступінь кривизни рогівки пов'язані з екологічними особливостями окремих груп:

- у денних птахів – рогівка менша та товстіша;
- у нічних птахів – рогівка більша, тонша та сильніше вигнута;
- у добре пірнаючих птахів – рогівка помітно товстіша та щільніша.

Поверхня рогівки залишається завжди гладенькою і вологою. Добре розвинена у всіх птахів третя повіка (мигальна перетинка) змашує її секретом очних залоз та видаляє осілі сторонні часточки.

Судинна оболонка у птахів, зазвичай, відносно товстіша, ніж у інших хребетних. Найтовстішою вона є на дні ока. У багатьох птахів в товщі судинної оболонки виявлені тяжі гладких (чаплі) або поперечносмугастих (шишкарі) м'язових волокон і сполучнотканинних тяжів. У дятлів м'язова частина судинної оболонки розвинена особливо сильно і, можливо, виконує роль амортизатора, що запобігає пошкодженню внутрішніх частин ока при довбанні. Завдяки великій кількості пігментних клітин судинна оболонка птахів має темне, частіше чорне, забарвлення.

На відміну від ссавців, птахи не мають блискучого відбиваючого шару (*tapetum lucidum*).

Війкове тіло судинної оболонки містить поперечно посмугований війчастий м'яз, що забезпечує акомодацию ока (здатність бачити предмети, розташовані на різній відстані від нього шляхом зміни кривини кришталика або його відстані до сітківки). У оці птахів задіяні обидва механізми, тобто воно забезпечує подвійну акомодацию.

Війчастий м'яз ділиться на частини, що мають різний напрямок м'язових волокон:

- м'яз Кромптона – йде до рогівки і допомагає її вигинати, чим також сприяє акомодации;
- м'яз Брюкке – йде до склери.

Серед птахів найменша акомодация у сов (у пугача – близько 4 діоптрій), у горобцевих вона обмежена 8-12 діоптріями, у денних хижаків – трохи вище. Акомодацийні можливості очей баклана розташовані в межах 40-50 діоптрій.

Забарвлення райдужної оболонки в класі птахів дуже варіабельне. Проте у більшості видів вона коричнева, і визначається наявністю пігментів, зазвичай каратиноїдного типу, а також безбарвними речовинами, що відбивають світло (птерини, ліпіди) та зв'язками з колагенових волокон. У частині видів виражена індивідуальна, вікова і, рідше, сезонна мінливість забарвлення райдужки.

У ряду видів птахів, завдяки яскраво забарвленій райдужці, очі різко виділяються на фоні голови. З іншого боку, птах, який заचाївся, часто закриває очі, що запобігає його демаскуванню (дрімлюги і ін.). У частині видів при малопомітному (зазвичай коричневому) забарвленні райдужки, очі оточені різко контрастним по забарвленню кільцем пір'я (білоглазки, деякі дрозди) або ділянками голої, яскраво зафарбованої шкіри (деякі баклани, курячі, денні хижаки і т. п.).

Форма зіниці ока зазвичай округла; у голубів і курячих – у вигляді косоного овалу. У пінгвінів при скороченні зіниці вона приймає форму чотирикутника. Відзначено звуження зіниці при русі мигальної перетинки, при різких емоційних впливах і т. п.

Пучок світла, спрямований по оптичній осі одного ока, викликає у голуба скорочення зіниць обох очей, а у сови – лише освітлюємого ока. Це пояснюється тим, що у голуба світло, спрямоване в одне око, проходить і в інше, проникаючи через оболонки ока і тонку між очну перегородку. При цьому, скорочення інтенсивності світла, що проходить через ці перепони, призводить до того, що ступінь скорочення зіниці другого ока є меншою. У сов оптичні осі очей розташовані під меншим кутом, а перегородка між орбітами товстіша.

Кришталік у птахів протягом всього життя м'який та легко деформується під час акомодатії. Особливо м'який він у бакланів. У більшості видів птахів кришталік сочевицеподібної форми. Проте є значні видові особливості:

- кривина передньої і задньої поверхні кришталіка однакова або дуже схожа – сови, гуси, качки, дрімлюги;
- кривизна передньої поверхні кришталіка виражена значно слабше, ніж задньої – денні хижі птахи, більшість горобцевих, голуби, курячі та ін.;
- передня поверхня кришталіка сильно сплюснена, а задня сильно опукла – качурка, звичайний одуд, більшість папуг;
- передня поверхня кришталіка майже плоска, а задня сферична – родина алькових птахів (кайра, гагарка, чистик і ін.).

Зовнішня оболонка кришталіка по бічному периметру помітно потовщується і формує аннулярне кільце, ступінь розвитку якого варіює в широких межах:

- добре розвинене – денні хижі птахи, стрижі, ластівки;
- слабо розвинене – гусеподібні, алькові, трубконосі, веслоногі, дрімлюги;
- є рудиментарним – страусоподібні;
- зовсім не виражене – австралійський курячий гусак.

Скliste тіло у птахів більш в'язке, ніж у інших хребетних. Воно складається з внутрішньо очної рідини, в якій знаходиться складна мережа тонких колагенових волокон.

Своєрідна частина очей птахів – гребінь (*pecten*). Це виріст, що лежить в склистому тілі. Його основа міститься в ділянці сліпої плями (входу зорового нерву), а верхівка спрямована до кришталіка, але ніколи до нього не торкається. У більшості видів птахів він влаштований подібно: це виріст, бічні стінки якого мають складки. Площа основи гребеня, його довжина, форма, висота і число складок сильно варіюють у різних видів птахів. Найбільш простий гребінь у ківі: це конусоподібний виріст без бічних складок. У решти птахів число бічних складок гребеня варіює від 3-5 до 30. Гребінь може бути низьким (чапля, кваква, боривітер і ін.) або, навпаки, високим, і майже досягати кришталіка (сільська ластівка, великий строкатий дятел, гуси, лебеді та ін.).

Оснoву гребеня формуює сполучна тканина, насичена капілярною сіткою та завжди пігментована (більшою чи меншою мірою).

Є багато дискусійних та офіційно не доведених припущень про функції гребеня:

- додаткове постачання киснем внутрішніх шарів сітківки і склоподібного тіла;
- регуляція очного тиску;
- регуляція температури;
- участь в акомодатії;
- участь в просторовій орієнтації і ін.

Сітківка вистилає задню частину ока птаха, доходячи приблизно до його екватора. У коротких (плоских) очах вона зазвичай займає меншу площу, ніж в довгих трубчастих. За гістологічною будовою сітківка ока птахів є подібною до інших класів хребетних. При цьому, зазвичай у птахів сітківка є дещо товстішою, а її шаруватість виражена чіткіше. Товщина сітківки не залежить від абсолютних розмірів очей.

Зазвичай, більший розмір очей, завдяки більшій кількості рецепторних елементів, дає можливість детальнішого аналізу сприймаємого зображення. Тому, птахи з відносно великими очима мають більшу гостроту зору. Так, гострота зору орла вище, ніж синиці.

Світлочутливі клітини (палички та колбочки) сітківки птахів тонкі і лежать дуже щільно. Загалом, в сітківці денних птахів колбочки більш численні, ніж палички. У звичайних шпаків і боривітру на одну паличку в середньому припадає 7-8 колбочок; у активної в сутінках болотної сови колбочок більше, ніж у нічної сипухи. Однак, палички кількісно переважають колбочки в сітківці куликів, галстучника, чорнозобиків і у сільської ластівки.

У нічних птахів палички помітно довші і тонші, ніж у денних птахів, тому у нічних видів на одиницю площі сітківки помітно зростає число зорових клітин, що збільшує чутливість до слабкого світла.

Кожна пігментна клітина сітківки містить темний пігмент – фукоцинові гранули, які проникають між світлочутливі клітини сітківки і захищають їх від надмірного світлового подразнення.

Сліпа пляма (місце відходження від сітківки зорового нерву) птахів варіює за величиною. На ній розташована основа гребеня. Таке «суміщення» запобігає помітному збільшенню не функціонуючої площі сітківки навіть при великому гребені.

У ділянці найгострішого зору (жовта пляма очей ссавців) збільшується щільність всіх клітинних елементів, що призводить до потовщення сітківки у цьому місці. Тому ця ділянка виділяється у вигляді невеликого підвищення (у чайок – до 1-3 мм в діаметрі). У денних птахів тут переважають колбочки, у нічних (сови) – палички.

У більшості птахів в центрі цього підвищення є більш-менш виражене заглиблення – ямка. Її діаметр і глибина різко варіюють навіть у близьких видів. Ямка утворюється за рахунок потоншення всіх шарів сітківки, крім фоторецепторного. В області ямки щільність фоторецепторів зазвичай максимальна. Так, у звичайного шпаків на периферії сітківки на 1 мм² розміщено 220-260 тис. рецепторів, в ділянці ямки – 480 тис., у різних видів сов до 200-425 тис., у звичайного канюка – близько 1 млн.

3. Слух птахів

Птахи володіють добрим слухом. Часто про небезпеку вони дізнаються в першу чергу саме за його допомогою. Хижий птах може кинутися на свою жертву, не бачачи її, а точно визначивши місцезнаходження здобичі тільки по звуку.

Більшість птахів чує в діапазоні від 30 до 20 кГц, дехто сприймає ультразвуки до 50 кГц. Окремі птахи, зокрема салангани (родина серпокрильцевих) володіють ехолокацією.

Орган слуху складається з внутрішнього, середнього і зовнішнього вуха. Зовнішнє вухо представлене глибоким зовнішнім слуховим проходом з високими шкірними складками.

Функцію відсутніх зовнішніх вушних раковин добре виконує пір'я спеціалізованої структури. Воно направляє звукові коливання на барабанну перетинку. У деяких птахів (сови

та ін.) гострота слуху посилюється за рахунок великих слухових отворів. Назагал, площа барабанної перетинки птахів є значно більшою ніж у ссавців такого ж розміру. Крім цього, у птахів барабанна перетинка є випуклою назовні та підтримується хрящем. У ссавців вона ввігнута в середину.

Середнє вухо представлене однією кісточкою – стовпчиком, одним хрящем складної форми та одним м'язом.

Внутрішнє вухо птахів утворене кістковим лабіринтом в середині якого міститься перетинчастий лабіринт. Простір між ними заповнений перилімфою, а ендолімфа наповнює перетинчастий лабіринт.

Внутрішнє вухо містить два рецептори:

- орган слуху – представлений завиткою;
- орган рівноваги – представлений присінком та трьома півколовими каналами.

У птахів, на відміну від ссавців, завитка – це коротка, дещо вигнута трубка з розширеним заокругленим кінцем (лагеною), що також належить до органу рівноваги. Уздовж перетинчастої завитки проходить «слуховий сосочок», що є аналогом кортієвого органу ссавців, але має значно простішу структуру.

Слухові центри довгастого мозку незначно схожі до ссавців. Проте, у птахів відсутні кіркові центри (слухова кора), а слухові центри півкуль мають форму ядер, що розташовані в смугастому тілі.

4. Нюх, смак та дотик птахів

Вважається, що в загальному нюх у птахів розвинений слабо. Проте є певні виключення. Наприклад, качки «відчувають» деякі корми на відстані 1-2 м. У ківі нюх, очевидно, є домінуючим органом чуття при пошуку корму.

Нюховий епітелій займає незначну дорсо-медіальну поверхню носової порожнини птахів.

Відносні розміри нюхових цибулин птахів є значно меншими ніж у ссавців. Морфологічно цибулини птахів побудовані за ядерним принципом, а в ссавців – за пошировим. Також значно слабше розвинені нюхові шляхи (тракти) птахів, що ведуть до медіальних та каудальних ділянок півкуль.

Рівень смакової чутливості характеризується значними видовими відмінностями. Смакові цибулини зосереджені в слизовій оболонці ротової порожнини та язика.

Органи дотику у птахів – це вільні закінчення чутливих нервів в шкірі та різні комплекси чутливих і опорних клітин (тільця Меккеля, тільця Гранрі, тільця Гербста) в ділянці піднебіння, язика, восковиці, дзьоба. Дотикову функцію також виконує пір'я, особливо ниткоподібне та щетинки.

5. Відчуття магнітного поля землі

Під час міграцій птахів пролітають тисячі кілометрів, дотримуючись визначених маршрутів. У цьому їм допомагає відчуття магнітного поля Землі. У мозку голубів вдалося виявити нейрони (магнітні нейрони), які досить точно реагували на зміну сили і полярності магнітного поля. Ці клітини дозволяють птахам не тільки точно визначити широту і довготу, але і відрізнити Північну півкулю від Південної, а також оцінити напрямок польоту. Виявлені нейрони не самі відчувають магнітне поле, вони, лише обробляють інформацію, яка приходить до них від рецепторів. Місцем локалізації рецепторів магнітного поля у птахів ймовірно є внутрішнє вухо, де виявлено специфічні залізні мікрокульки.

6. Поведінка, пам'ять, здатність до навчання

Поведінка птахів базується на трьох основних компонентах:

1. Інстинкт.
2. Елементарна розумова діяльність.
3. Навчання.

Поєднання цих компонентів обумовлює формування складних поведінкових реакцій:

- а) використання птахами різних інструментів. Галапагоські в'юрки використовують тонкі гілки та кактусові голки для добування комах зі щілин дерев;
- б) деякі види дятлів, щоб роздوبати шишку, фіксують її в щілині дерева;
- в) самці наметникових птахів Австралії та Нової Гвінеї в сезон розмноження будують намети з рослин для приваблення самок;
- г) альтруїзм птахів – поведінкові реакції, вигідні для популяції, але не для особи, яка їх здійснює. Наприклад, у горобцевих самотній птах починає турбуватися про виводок, який втратив батьків; самка з виводком може прийняти чужих пташенят;
- д) формування складних ієрархічних відносин у мартінових, пеліканоподібних, алькових і особливо воронових птахів.

Здатність птахів до навчання тісно пов'язана з їх пам'яттю. Воронові можуть запам'ятовувати не тільки зовнішність, а й індивідуальні голоси людей, а також інших птахів, з якими їм доводиться ділити територію. Вони розділяють людей і інших птахів на своїх та чужих (друзів та ворогів), а також можуть передавати цю інформацію іншим представникам свого виду формуючи групову поведінку стосовно певної особи іншого виду. Відповідно, за здатністю до розумової діяльності воронові займають провідне місце серед птахів, досягаючи рівня собак. Хижі птахи, папуги пластинчатодзьобі, курячі також легко піддаються навчанню. Найменш схильними до нього виявилися голуби.

7. Сигналізація та спілкування птахів

Для птахів характерне складне спілкування, яке в деяких випадках досягає рівня вищих приматів. На відміну від ссавців, у сигналізації яких домінують запахи, птахи здебільшого послуговуються оптичними та слуховим каналами.

Оптичні сигнали є найбільш важливими для птахів. Вони реалізуються у кількох ключових формах:

- а) забарвлення, при допомозі якого передається важлива біологічна інформація (вид, стать, вік, ареал, особливості живлення та інша);
- б) форма тіла;
- в) положення тіла (поза) в різних ситуаціях;
- г) характер руху (наприклад, характерні рухи (танці) в період розмноження).

Звукова комунікація птахів характеризується значним різноманіттям.

Звукові сигнали бувають вроджені та набуті. За тривалістю вони поділяються на:

- а) короткі (одинарні);
- б) середньо тривалі – формують складні композиції;
- в) довготривалі – спів птахів.

Одні звукові сигнали птахи продукують свідомо, наприклад, «крик тривоги», що попереджає інших особин про загрозу. Інші сигнали утворюються не усвідомлено, наприклад, звук різкого злету групи птахів, попереджає інших про загрозу.

За способом формування, звуки птахів поділяють на дві групи:

- а) механічні – формуються дзьобом, пір'ям, лапами;
- б) голосові – формуються органами дихання

Різні види птахів відрізняються кількістю продукуюмих звукових сигналів. Наприклад, звуковий словник сірої ворони містить 150-200 різних сигналів, грака – 100-120 сигналів.

Назагал, звукові сигнали птахів поділяють на категорії:

- а) сигнали комфорту;
- б) сигнали біди;
- в) сигнали агресії;
- г) сигнали тривоги;
- д) харчові сигнали;
- е) парувальні;
- е) гніздові сигнали;

- е) територіально-захисні сигнали;
- ж) стайні сигнали;
- з) сигнали польоту.

Для кращої ефективності, птахи часто поєднують оптичні та звукові сигнали.

Птахи здатні сприймати запахи. Проте, використання нюху у їх комунікації здебільшого, є незначним.

Питання для самоконтролю

1. Якими особливостями характеризується центральна нервова система птахів?
2. Які особливості має монокулярний та біокулярний зір птахів?
3. Охарактеризуйте розміри очей птахів.
4. Охарактеризуйте форму очей птахів.
5. Які морфологічні особливості має білкова оболонка ока птахів?
6. Які морфологічні особливості має судинна оболонка ока птахів?
7. Охарактеризуйте форму кришталіка ока у різних видів птахів.
8. Що таке гребінь ока птахів?
9. Які морфологічні особливості має сітківка ока птахів?
10. Вкажіть морфологічні особливості слухового аналізатора птахів.
11. Охарактеризуйте нюх, смак та дотик птахів.
12. Для чого птахам відчуття магнітного поля землі?
13. Які поведінкові реакції властиві птахам?
14. Які оптичні сигнали використовують птахи для спілкування?
15. Які звукові сигнали використовують птахи для спілкування?

Література

- Ковтун М. Ф., Микитюк О. М., Харченко Л. П. Порівняльна анатомія хребетних : навчальний посібник. Ч. 1. Харків : ОВС, 2002. 176 с.
- Ковтун М. Ф., Микитюк О. М., Харченко Л. П. Порівняльна анатомія хребетних : навчальний посібник. Ч. 2. Харків : ОВС, 2003. 272 с.
- Baumel J. J. Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium, 2nd Edition. Harvard Univ Nuttall Ornithological 1993. 779 p.
- Birds (Britannica Illustrated Science Library). Encyclopedia Britannica Inc. 2009. 101 p.
- Deeming D. C., Reynolds S. J. Nests, Eggs, and Incubation: New ideas about avian reproduction. Oxford University Press. 2015. 312 p.
- Emery N. Bird Brain: An Exploration of Avian Intelligence Hardcover. Princeton University Press. 2016. 192 p.
- Emery N. Bird Brain: An Exploration of Avian Intelligence. Princeton University Press. 2016. 192 p.
- Herrmann D. S. Avian Cognition: Exploring the Intelligence, Behavior, and Individuality of Birds. CRC Press. 2016. 535 p.
- Jenni L., Winkler R. The Biology of Moults in Birds. Helm, 2020. 709 p.
- Kaspers B., Schat K. A., Göbel T., Vervelde L. Avian Immunology 3rd Edition. Academic Press. 2022. 626 p.
- Khamas W., Rutllant J. Anatomy and Histology of the Domestic Chicken. Wiley-Blackwell. 2024. 272 p.
- König H. E., Korbel R., Liebich H.-G. Avian anatomy. Textbook and Colour Atlas. Sheffield : 5M Publishing Ltd. 2016 360 p.
- Lovette I. J., Fitzpatrick J. W. Handbook of Bird Biology (Cornell Lab of Ornithology) 3rd Edition. Wiley-Blackwell. 2016. 736 p.

- Maina J. N. The Biology of the Avian Respiratory System: Evolution, Development, Structure and Function. Springer. 2017. 268 p.
- Moss S. Understanding Bird Behaviour Paperback. Bloomsbury Natural History. 2015. 160 p.
- Rappole J. H. The Avian Migrant: The Biology of Bird Migration. Columbia University Press. 2013. 435 p.
- Salibian A., Montalti D. Physiological and biochemical aspects of the avian uropygial gland. Brazilian Journal of Biology. 2009, 69(2). 437–446. doi: 10.1590/s1519-69842009000200029.
- Whittow G. C. Sturkie's Avian Physiology 5th Edition. Academic Press. 1999. 704 p.

Зміст

№ лекції	Теми лекцій	Сторінка
Лекція 1.	Загальна біолого-морфологічна характеристика організму птахів	3
Лекція 2.	Біологічні адаптації апарату руху птахів	9
Лекція 3.	Морфологія соматичної м'язової системи, шкірного по-криву та його похідних у птахів	13
Лекція 4.	Біологічні адаптації нутрощів птахів. Морфологічні особливості апарату травлення птахів	21
Лекція 5.	Морфо-функціональна характеристика апарату дихання птахів ...	29
Лекція 6.	Морфо-функціональна характеристика органів сечовиділення та розмноження птахів	33
Лекція 7.	Морфологія органів крово- та лімфообігу, кровотворення та ендокринних залоз птахів	44
Лекція 8.	Морфологічні та біологічні особливості нервової системи та органів чуття птахів	48
Література		55