

## АДАПТАЦІЯ ТРАВНОЇ СИСТЕМИ КРИЛАНІВ (MEGACHIROPTERA, PTEROPODIDAE) ДО ВУГЛЕВОДНОГО РАЦІОНУ

*Досліджена травна система представників підряду Megachiroptera із застосуванням анатомічних та гістологічних методів. Було зроблено висновок, що у фруктоїдних криланів розвинулись унікальні механізми поглинання, перетравлювання і асиміляції їжі. Ці особливості ґрунтовно відрізняють їх від всіх інших рослиноїдних ссавців та мають важливе значення для тварин, які освоїли політ.*

### Постановка проблеми

Для нормального тканинного метаболізму більшість ссавців, певно, мають отримувати подібний по якісному складу набір нутрієнтів незалежно від різниці у раціонах та стратегій добування їжі. Переважну більшість поживних речовин тварини отримують з їжею або в результаті діяльності шлунково-кишкових мікроорганізмів, тому вони не можуть бути синтезованими в необхідних кількостях ендогенно. Досить чисельна група хребетних здатна успішно підтримувати життєдіяльність на раціоні багатому вуглеводами, але з низьким вмістом білка. До найбільш спеціалізованих тварин відносяться фрукто- та нектароїдні птахи та кажани.

---

© Н.В. Жукова

Дослідження особливостей морфології травної системи фруктоїдних криланів є актуальним в силу того, що дозволяє розширити уявлення про різноманіття шляхів та механізмів пристосування ссавців до якісно різних кормів (у тому числі і таких специфічних, як сік фруктів) та оцінити взаємозв'язок між морфогенезом травної системи та польотом рукокрилих.

**Метою роботи** є дослідження адаптивних ознак травної системи до раціонів з високим вмістом легкоперетравлюваних вуглеводів на прикладі фруктоїдних криланів.

#### **Об'єкти та методика досліджень**

Досліджено морфологію травної системи фруктоїдних представників підряду Megachiroptera: індійського коротконосного крилана (*Cynopterus sphinx*), малайського коротконосного крилана (*Cynopterus brachiotis*), єгипетської летючої собаки (*Rousettus aegyptiacus*), тонганської летючої лисиці (*Pteropus tonganus*) та печерного крилана (*Eonycteris spelaea*). Використані фондові колекції відділу еволюційної морфології хребетних Інституту зоології НАН України, лабораторії ссавців ЗІН РАН, Інституту еволюційної морфології і екології тварин ім. А.Н. Северцова РАН та Інституту зоології Польської АН. Застосовувались загальноприйняті методики. Дослідження макрорельєфу слизової оболонки шлунка та кишечника проводилось на тотальних препаратах, підфарбованих 0,1–0,5% розчином метиленової синьки під стереоскопічним мікроскопом МБС-9. Отримані морфометричні дані по відносній довжині кишечника та його відділів. Парафінові зрізи товщиною 6–8 мкм фарбувались гематоксилином та еозином, а також за методикою Домінічі-Кедровського [1].

#### **Результати досліджень**

Вивчені фруктоїдні представники родини Pteropodidae у природних умовах споживають фрукти понад 92 родів 50 родин рослин [18, 7] і представляють групу ссавців найбільш спеціалізовану до повноцінного існування на раціоні, який складається здебільшого із рідких кормів з високим вмістом вуглеводів. Фракціонування рослинної їжі в порожнині рота та проковтування переважно рідкої її складової, з однієї сторони, значно підвищує витрати енергії на механічну переробку їжі [18], добове споживання якої перевищує масу тіла в 2–2,5 рази [5, 6, 18, 20], а з іншого боку, знижує навантаження на крило при польотах в середньому на 20–50 км під час кормодобувної діяльності. Цей ефект підсилюється за рахунок високої швидкості проходження їжі, яка складає від 12 до 100 хвилин, по різним даним [12, 17, 19]. Тенденції у спеціалізації травної системи до рослинної їжі загальні для всіх ссавців. Але така спеціалізація у фруктоїдних криланів не привела до утворення особливих камер ферментації із значною кількістю анаеробних бактерій, а пов'язана із виробленням особливих механізмів добування їжі та її поглинання, перетравлювання і асиміляції.

Дослідження показало, що у фруктоїдних криланів спеціалізація органів травної системи проявляється у збільшенні об'єму однокамерного шлунка (за

рахунок збільшення кардіального переддвер'я, склепіння, пілоричного відділу) та довжини кишечника (у 3,5–4,6 разів по відношенню до загальної довжини тіла, в той час як у комахоїдних видів кажанів ці показники сягають 1,2–3,7 разів). Спостерігається збільшення довжини і товстої кишки, яка складає 19,9–23,3 % від загальної довжини кишки у фруктоїдних видів у порівнянні з 5,2–18,0% у комахоїдних видів. Ці зміни супроводжуються збільшенням площі поверхні слизової оболонки шлунково-кишкового тракту за рахунок утворення високих складок та високих ворсинок різної форми з ускладненим рельєфом і особливо високих мікроросинок, які значно збільшують площу поверхні ентероцитів (наприклад, встановлено, що у єгипетської летючої собаки, за рахунок мікроросинок ця величина зростає у 57 разів [11]). У свою чергу, сітчастий рельєф шлунка та виявлені сфінктероподібні структури у довгому пілоричному відділі у найбільш вузькоспеціалізованої тонганської летючої лисиці можна розглядати як вироблення механізму затримки евакуації рідкої їжі із шлунка для більш ефективної її переробки. У криланів переважна площа шлунка зайнята високими власними залозами, в яких головні клітини складають від третини до половини висоти залоз. Пілоричні залози у цих видів розміщені в каудальному кінці довгого пілоричного каналу та заходять у проксимальний відділ дванадцятипалої кишки, де розташовані над зоною дуоденальних залоз. Крім того, характерною ознакою для пілоричного відділу шлунка цих видів є залози, гістологічно ідентичні дуоденальним залозам, які залягають під пілоричними залозами. Глікокалікс у шлунку фруктоїдних криланів не виявлений.

Наявність чисельних головних клітин у власних залозах шлунка криланів, які вживають головним чином рослинну їжу, певне, узгоджується із встановленою фізіологами закономірністю, що для гідролізу рослинних білків шлункові залози мають виробляти більшу кількість протеолітичних ферментів, ніж для гідролізу тваринних білків [2]. В той же час, низька кислотність (як імовірний результат відносно невеликої кількості паріетальних клітин у шлункових залозах криланів) сприяє гідролізу рослинних білків та залишає можливість амілолітичного розщеплення полісахаридів [3]. В свою чергу, це знімає необхідність у товстому шарі глікокаліксу у шлунку криланів, спеціалізованих до рідкої фракції рослинної їжі, багатої легкоперетравлюваними вуглеводами. В той же час, такі особливості будови шлунка дозволяють припустити, що розчинні моносахариди та вільні амінокислоти частково можуть асимілюватися уже у шлунку цих тварин. Наявність дуоденальних залоз у пілоричному відділі шлунка, окрім захисної ролі їх секретів, можливо, пов'язана також із ферментативною діяльністю цих залоз, яка може збільшувати ефективність перетравлювання багатою вуглеводами їжі. До специфічних ознак адаптації травної системи фруктоїдних криланів можна віднести і виявлену значну перевагу асиміляції фруктози над глюкозою [10]. З нашої точки зору це пов'язане з тим, що при кишковому всмоктуванні фруктоза не є інгібітором транспорту інших вуглеводів, як це

притаманне глюкозі [3], що безперечно важливо при живленні багатою моносахаридами їжею. Певно, велике вуглеводне навантаження у фруктоїдних криланів привело і до збільшення (приблизно в 10–20 разів в порівнянні із комахоїдними кажанами) долі ендокринної частини підшлункової залози [21], що обумовлює здатність цих видів справлятися з надмірною кількістю моносахаридів в раціоні (джерел, так званої «швидкої енергії») та забезпечувати адекватне підтримування рівня глюкози у крові.

Останнім часом переважає думка, що дорослі фруктоїдні крилани здатні до повноцінного існування, споживаючи переважно сік фруктів [4, 5, 8, 9]. Доведено, що склад амінокислот в рідкій фракції і в м'якоті фруктів однаковий [8]. Отже, незважаючи на переважне споживання рідких фракцій, тварини отримують повноцінний рослинний екстракт, а споживаючи фрукти багатьох видів рослин та варіюючи їх кількість, вони можуть регулювати свої потреби в нутрієнтах. Крім того, існування фруктоїдних криланів на раціонах з дуже низькою кількістю білків може досягатися шляхом високої ефективності екстракції азоту [20] або мінімальної екскреції азоту [13]. Під час вагітності та лактації зростаюча потреба в білках може задовольнятися додаванням до раціону комах, пилку та листя [14, 15, 16].

#### Висновки

1. Будова травної системи фруктоїдних криланів свідчить про відсутність спеціальних камер для ферментації їжі з допомогою симбіотних мікроорганізмів. У зв'язку з пристосуванням рукокрилих до польоту, спеціалізація, очевидно, йшла по шляху швидкого перетравлювання і абсорбції великого об'єму рідкої високоенергетичної їжі, покладаючись на власні ферментні та транспортні механізми асиміляції рослинних жирів, вуглеводів та білків.

2. Травна система фруктоїдних криланів характеризується відносно «спрощеною» будовою в порівнянні з іншими рослиноїдними ссавцями. Однак здатність до переходу на якісно інші корми у зв'язку з сезонними коливаннями та фізіологічними потребами свідчить про індивідуальну та історичну пластичність органів травної системи та наявність механізмів швидкої адаптації на тканинному, клітинному та біохімічному рівнях у фруктоїдних криланів.

На перспективу планується провести морфометричні дослідження травної системи криланів на тканинному та клітинному рівнях.

#### Література

1. Давлетова Л.В., Капралова Л.Т., Термелева А.Г. Морфо-функціональне изучение органов пищеварительной системы копытных (Методические рекомендации). – М.: Наука, 1986. – 60 с.
2. Склярів Я.П. Стимулятори и ингибиторы секреции желудочных желез. Функціональні пристособлення // Руководство по физиологии: Физиология пищеварения. – Л.: Наука, 1974. – С. 234–246.

3. Уголев А.М. Пищеварение и его приспособительная эволюция. – М.: Высшая школа, 1961. – 306 с.
4. Conklin-Brittain N.L., Dierenfeld E.S., Wrangham R.W., Norconk M., Silver S.C. Chemical protein analysis: a comparison of kjeldahl crude protein ninhydrin using wild, tropical vegetation // J.Chem.Ecol. – 1999. – Vol. 25. – P. 2601–2622.
5. Delorme M., Thomas D.W. Nitrogen and energy requirements of the short-tailed fruit bat (*Carollia perspicillata*): fruit bats are not nitrogen constrained // J.Comp.Physiol. B. – 1996. – Vol. 166. – P. 427–434.
6. Dierenfeld E.S., Seyjagat J. Intake and diet digestibility in three species of captive pteropid bats // Zoo Animal Nutrition / Nijboer J., Hatt J.-M., Kaumanns W., Beynen A., Ganslober U. (eds.). – Germani: Filander Verlag, Furth, 2000. – P. 73–80.
7. Hall L., Richards G. Flying foxes. Fruit and blossom bats of Australia. – Sydney, Australia : University of New South Wales Press Ltd., 2000. – 135 p.
8. Herbst L.H. The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of the frugivorous bat *Carrollia perspicillata* // Biotropica. – 1986. – Vol. 18. – P. 39–44.
9. Herrera L.G., Hobson K. A., Estrada D., Diaz W., Altube B., Manso A., Gutierrez E., Mendez G., Sanchez-Cordero V. Fruits and insects as sources of protein in neotropical frugivorous bats: evidence from stable isotope analysis // Bat research news: Abstracts of present. to the 30 Annual North American Symp. on Bat Research (Miami, Sept. 27-30, 2000 ). Univers.of Miami, Winter 2000. – Vol. 41. – №4. – P.119.
10. Keegan D.J. Aspects of the assimilation of sugars by *Rousettus aegyptiacus* // Comp. Biochem. Physiol.A. – 1977. – 58. – P. 349–352.
11. Keegan D.J., Modinger R. Microvilli of the intestinal mucosal cells of *Rousettus aegyptiacus* // South. African J. Sci. – 1979. – 14. – P. 220–223.
12. Klite P.D. Intestinal bacterial flora and transit time of three neotropical bat species // J. Bacteriology. – 1965. – Vol. 90. – P. 375–379.
13. Korine C., Arad Z., Arieli A. Nitrogen and energy balance of the fruit bat *Rousettus aegyptiacus* on natural fruit diets // Physiol. Zool. – 1996. – Vol. 69. – P. 618–634.
14. Kunz T.H., LeBlanc D.M. Leaf-eating habits of “fruit bats” // Pteropus, Newsl. Lubee Foundation. – 1996. – P. 2.
15. Law B.S. The maintenance nitrogen requirements of the Queensland blossom bat (*Syconycteris australis*) on a sugar/pollen diet: is nitrogen a limiting resource? // Physiol. Zool. – 1992. – Vol. 65. – P. 634–648.
16. Lowry J.B. Green-leaf fractionation by fruit bats: is this feeding behaviour a unique nutritional strategy for herbivores? // Aust. Wildl. Res. – 1989. – Vol. 16. – P. 203–206.
17. Morrison D.W. Efficiency of food utilization by fruit bats // Oecologia. – 1980. – Vol. 45. – P. 270–273.

18. *Pierson E.D., Rainey W.E.* The biology of flying foxes of the genus *Pteropus*: a review // Pacific Island Flying Foxes: Abstr. Intern. Conserv. Conf. (Austin, 1–2 Febr., 1990). – Dep. Inter. Fish and Wildlife Serv., 1992. – №90. – P. 1–17.
19. *Tedman R.A., Hall L.S.* The morphology of the gastrointestinal tract and food transit time in the fruit bats *Pteropus alecto* and *P. poliocephalus* (Megachiroptera). // Aust. J. Zool. – 1985. – Vol. 33. – P. 625–640.
20. *Thomas D.V.* Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats // Physiol. Zool. – 1984. – Vol. 57. – P. 457–467.
21. *Zhukova N.F.* Pancreas structure specialization features in different trophic groups of chiroptera // Myotis. – 1998. – Vol. 36. – P. 105–114.