УДК 638.12

ГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РЕКТАЛЬНЫХ ЖЕЛЁЗ APIS MELLIFERA L. КАК АДАПТАЦИЯ К КЛИМАТИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ ПЕРМСКОГО КРАЯ

Лебединский И.А.

ФГБОУ ВПО Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет, Пермь, Россия (614990 Пермь, Сибирская, 24).

В данной статье рассматриваются изменения размеров и объёма секреторной ткани ректальных желёз в процессе зимовки медоносных пчёл среднерусской расы, а также изменения этих параметров на протяжении остального года. Данные изменения связаны с физиологической нагрузкой на задний отдел кишечника (ректум), в частности, с необходимостью синтеза каталазы для нейтрализации продуктов кишечной микрофлоры во время зимовки. Физиологическая нагрузка на задний отдел кишечника пчелы определяется в первую очередь интенсивностью и количеством белка в кормах, таким образом, чем активнее рабочая пчела выполняет свои функции, тем больше она питается и тем выше нагрузка на задний отдел кишечника особенно во время зимовки. В статье рассмотрены изменения размеров ректальных желёз рабочих особей медоносной пчелы в возрасте 4–8 дней на протяжении всего жизненного цикла пчелиной семьи. Доказана взаимосвязь между параметрами ректальных желёз и физиологической нагрузкой на организм пчелы, а также подтверждена возможность значительного участия ректальных желёз в водном обмене пчелы.

Ключевые слова: адаптация, гистология, зимостойкость, зимовка, медоносная пчела, пищеварение, ректальные железы, ректум, среднерусская пчела.

ANNUAL CHANGES IN RECTAL PADS OF APIS MELLIFERA L. AS AN ADAPTATION TO CLIMATE OF THE PERM KRAI

Lebedinskiy I.A.

Perm State Humanitarian-Teachers training University (614990, Perm, Sibirskaya st. 24)

This article describes changes in rectal pads proportions and secretary tissue volume during winter-stay and other stages of honeybee's life cycle. This changes related to physiological load to rectum, for example: to development of catalase during winter-stay. Catalase playing important role in neutralizing toxic metabolic products of rectal microflora, propagating in fecal matter during winter stay. Physiological load to rectum depends of worker-bees feeding intensity and amount of proteins in food. So the than more worker bees do work, the more they need food, and have the more load to rectum, especially during winter stay. The article describes changes in rectal glands of working individuals honeybee aged 4–8 days throughout the life cycle of the bee family. Proved dependence of rectal pad's parameters from physiological load on bee organism. Proved possibility of rectal pads involvement in water metabolism of honeybee.

Keywords: adaptation, dark wood honeybee, digestion, honeybee, histology, rectal pads, rectum, wintering (winter-stay), winter hardiness.

Введение

В течение жизненного цикла пчелиной семьи существует ряд моментов, приуроченных к особенностям климата и фенодатам местной флоры. Наиболее важными среди таких моментов являются переход пчелиной семьи в зимующее состояние и выход из зимовки. Известно, что зимующее поколение пчёл отличается от всех прочих генераций по ряду биохимических параметров [8,9,10], особенностям питания и режима функционирования пищеварительного тракта [2,5,6]. В течение зимовки экскременты накапливаются в толстой кишке (ректуме) пчёл, кишечная микрофлора, развивающаяся в экскрементах, выделяет ряд токсичных веществ, в том числе пероксид водорода, важнейшую

роль в его нейтрализации выполняет фермент каталаза. Опорожнение кишечника во время зимовки внутри улья приводит к ряду негативных последствий, ослабляя пчелиную семью.

Поскольку образованием, секретирующим этот фермент в толстой кишке *(rectum),* являются 6 ректальных желёз, можно предположить существование зависимости между интенсивностью синтеза каталазы и такими характеристиками желёз, как размеры, объём секреторной ткани и.т.д. Ректальные железы медоносных пчёл представлены валикообразными утолщениями стенки ректума без видимых протоков, внутри железы расположен слой секреторной ткани, образованный вытянутыми клетками небольшого размера, и слепозамкнутая с обоих концов полость, тянущаяся через всю железу. Снаружи к железе подходит большое количество трахей. Функция выделения ректальными железами каталазы не вызывает сомнений [2,8], однако наличие полости значительных размеров внутри, богатое снабжение трахеями позволяют предположить их участие в испарении излишней влаги из содержимого ректума [13], что очень важно во время зимовки.

Среднерусская раса медоносной пчелы в данном исследовании выбрана из-за своей высокой зимостойкости. Прикамская популяция среднерусской пчелы считается [3,7] одной из самых северных популяций медоносной пчелы.

Исследования на гистологическом уровне адаптационных механизмов, обеспечивающих зимостойкость, важны как для понимания их особенностей, так и для разработки диагностических методик, позволяющих дополнить классическую морфометрию и более точно судить о зимостойкости отдельных пчелосемей.

Для данного исследования осуществлялся отбор пчел среднерусской расы (расовая принадлежность подтверждена морфометрией [1,4,7]) из нескольких семей, расположенных на территории экспериментальной пасеки ПГГПУ и пасеки в пос. Бершеть Пермского района. Пробы отбирались в течение всего года. Весной и летом отбирались молодые ульевые пчёлы (7–12 дней), физиологически молодые, но с интенсивной секреторной активностью (именно в таком возрасте пчёлы выделяют воск и маточное молочко).

Все исследуемые семьи зимовали в естественных условиях, т.е. ульи не переносились в зимовники, а находились в течение зимы под естественным снежным покровом.

У пчёл каждой пробы извлекался кишечник, фиксировался в жидкости Карнуа и обрабатывался согласно адаптированной гистологической методике с последующей инфильтрацией парафином и микротомированием.

Срезы толщиной 10 мкм окрашивались гематоксилином – эозином, после чего осуществлялся анализ гистологической структуры кишечника.

При анализе срезов ректума учитывались следующие параметры:

поперечные размеры среза каждой ректальной железы на препарате, диаметр внутренней полости железы в двух взаимоперпендикулярных направлениях

(иногда полость может быть деформирована). Длина каждой из желёз подсчитывалась по количеству срезов на препарате, при известной толщине среза 10 мкм.

Выборка, соответствующая каждой из 12 точек последовательности, включает 10–12 пчел. В анализе ректума одной пчелы участвовали в среднем 300–450 срезов, в данном исследовании проанализировано около 50 000 срезов.

Для лучшего понимания изменений, происходящих в строении ректальных желёз, было введено два синтетических параметра, высчитываемых на основе прямых измерений: объём секреторной ткани железы и объём полости железы. Эти параметры позволяют наглядно оценить развитость желёз в тот или иной период.

В соответствии с рядом работ, посвященных зимовке пчёл, ожидаемым результатом работы было обнаружение различия в размерах и объёме ректальных желез зимующей и лётных генераций. Большее развитие ректальных желёз зимующих пчёл связано с интенсивным синтезом каталазы [8,9]. У пчёл весенних и летних генераций ожидались меньшие размеры ректальных желёз, меньший объём секреторной ткани и больший объём внутренней полости. Однако в ходе работы были обнаружены более сложные закономерности.

Полученные результаты представлены ниже в виде таблицы (табл.1) и графиков (рис.1,2,3 и 4).

Таблица 1. Средние значения параметров ректальных желёз (P=0,95 n=10)

Параметр / Месяц	Длина (мм)	Диаметр Полости (мм)	Объём секреторной ткани (мм^3)	Объём полости (мм^3)
Январь	0,47±0,041	0,044±0,0032	0,0076±0,00189	0,0008±0,00016
Февраль	0,74±0,036	0,053±0,0013	0,0163±0,00203	0,0018±0,00014
Март	0,73±0,011	0,049±0,0027	0,0144±0,00110	0,0013±0,00015
Апрель	0,71±0,048	0,038±0,0018	0,0091±0,00113	0,0008±0,00010
Май	1,21±0,034	0,036±0,0033	0,0177±0,00122	0,0014±0,00023
Июнь	0,67±0,033	0,058±0,0033	0,0053±0,00034	0,0019±0,00022
Июль	0,54±0,003	0,036±0,0012	0,0037±0,00068	0,0007±0,00005
Август	0,72±0,012	0,023±0,0010	0,0045±0,00027	0,0004±0,00004
Сентябрь	0,67±0,010	0,030±0,0015	0,0054±0,00049	0,0005±0,00005
Октябрь	1,05±0,033	0,031±0,0022	0,0188±0,00240	0,0008±0,00012
Ноябрь	0,57±0,028	0,029±0,0022	0,0054±0,00061	0,0004±0,00007
Декабрь	0,50±0,013	0,023±0,0008	0,0030±0,00029	0,0002±0,00002

Результаты и их анализ. Как видно из приведённых результатов, в течение года происходит существенное изменение длины ректальных желёз, наибольшая длина наблюдается летом (рис 1).

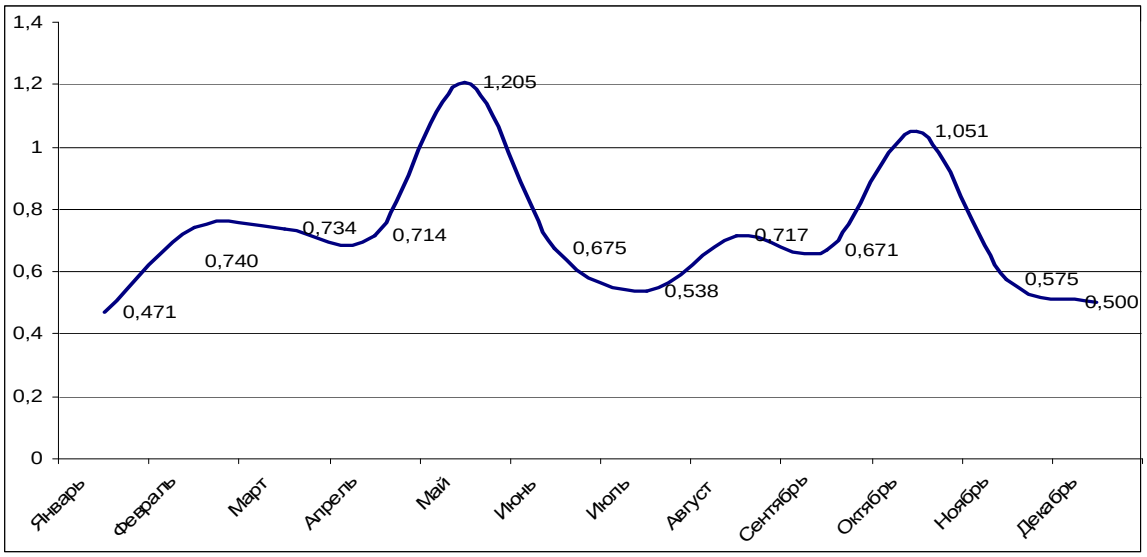

Рисунок 1. Средняя длина (мм) ректальных желез ульевых пчёл в течение года

Важен тот факт, что измерения, произведённые с октября по март, относятся к пчёлам одной генерации. Очевидно, что если некоторый рост желез в течение жизни пчелы вполне может происходить, то существенное уменьшение такого образования, имеющего жесткий каркас, маловероятно. Объяснить значительную длину желёз в октябре можно следующим образом: в октябре в пчелиной семье ещё присутствуют старые пчёлы прошлых генераций, которые впоследствии шибнут. Пробы отбирались в течение нескольких лет, но изменения исследуемых параметров оказались достаточно стабильны.

Исходя только из длины желёз, можно сделать следующий вывод: железы являются достаточно динамичной структурой и, вероятно, способны к изменениям в течение жизни пчелы (о чём свидетельствует их небольшое уменьшение с ноября по январь). Наибольшая длина желез совпадает с важными моментами в жизненном цикле пчелиной семьи: подготовка и начало выведения расплода (конец февраля – март), интенсивный медосбор (май), смена генераций и окончательный переход в зимующее состояние (октябрь).

Диаметр внутренней полости желёз, по-видимому, меняется в зависимости от ряда различных факторов, эти изменения без учёта других параметров интерпретировать сложно (рис. 2).

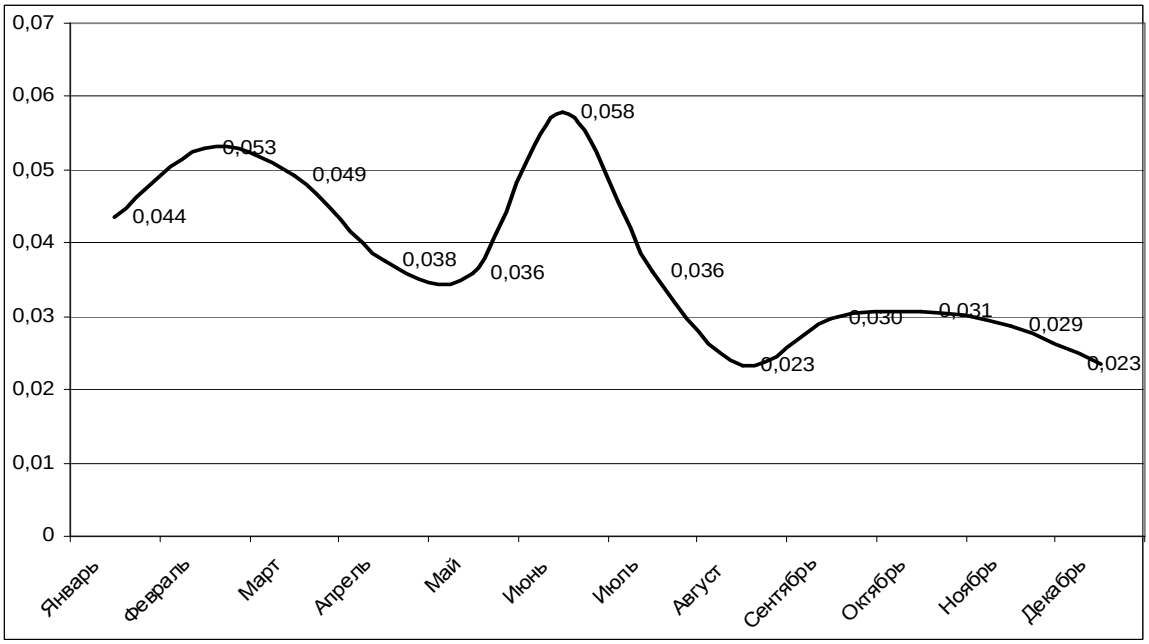

Рисунок 2. Средний диаметр полости ректальных желёз на поперечном срезе (мм) в течение года

Наиболее информативными являются комплексные параметры, описывающие объёмы желёз.

Как видно из приведенных данных, объём секреторной ткани ректальных желёз (рис. 3) значительно меняется в течение года. Причем минимальные значения, без учёта декабря, соответствуют периоду с минимальной физиологической нагрузкой на каждую отдельную рабочую пчелу. В июне – июле количество собираемого корма уменьшается, при увеличении численности семьи (что потенциально приводит к роению).

Малый объём секреторной ткани в декабре сочетается с очень малым объёмом внутренней полости железы, таким образом можно говорить об уменьшении размеров желёз в целом.

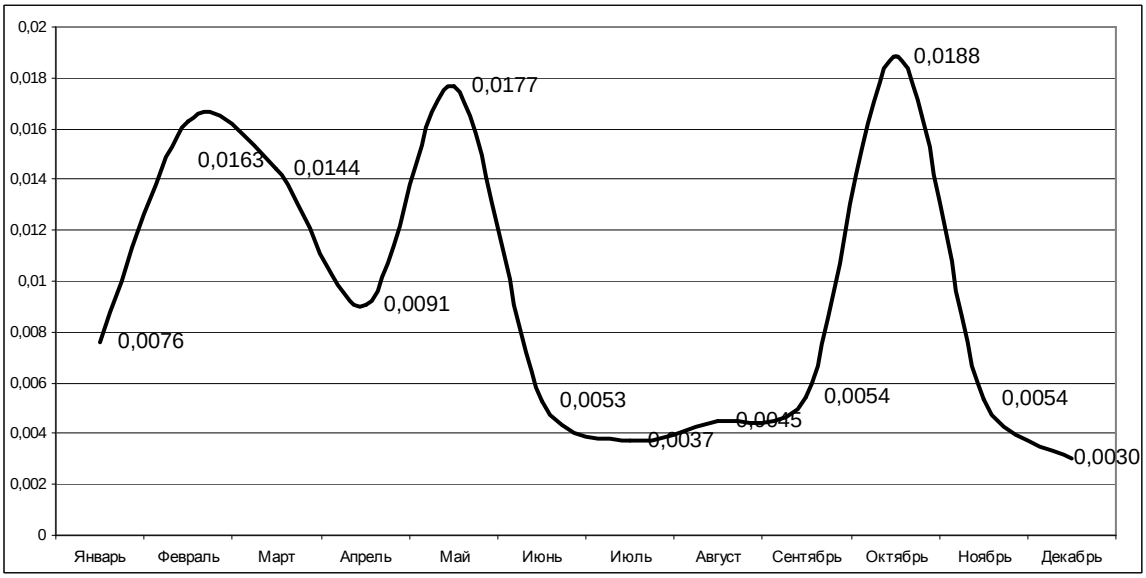

Рисунок 3. Средний объём секреторной ткани ректальных желёз (мм^3) ульевых пчёл в течение года

При подготовке к выведению потомства зимующими пчёлами (февраль – март) увеличивается интенсивность их питания и в пищу поступает большое количество белковых кормов [11,12]. Таким образом, увеличение объёма секреторной ткани в феврале – марте объясняется увеличением нагрузки на задний отдел кишечника, большей потребности в каталазе, для нейтрализации продуктов жизнедеятельности кишечной микрофлоры.

Молодые ульевые пчёлы в мае также обладают сильно развитой секреторной тканью ректальных желёз, что объясняется высокой физиологической нагрузкой (следовательно, и интенсивным питанием, причем с высоким содержанием белка) на каждую особь, в связи с выкармливанием потомства. Численность семьи в мае увеличивается, и объём ульевых работ, приходящихся на каждую молодую рабочую особь, значительно больше, чем в последующие месяцы, когда семья достигает значительной численности рабочих пчёл.

Увеличение объёма секреторной ткани в октябре, вероятно, связано с теми же причинами, что и увеличение длины желёз, происходит окончательная смена генераций, и семья переходит в состояние зимовки (формируется клуб).

Изменения объёма полости ректальных желёз позволяют сделать предположения относительно роли желёз в регуляции влажности содержимого кишечника (рис. 4).

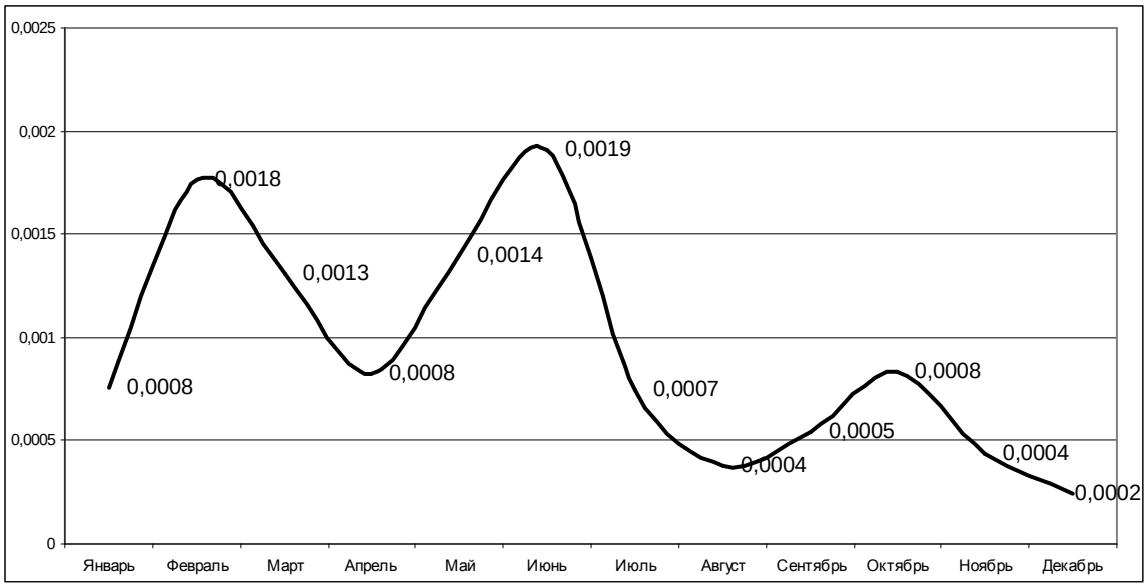

Рисунок 4. Средний объём полости ректальных желёз (мм^3) ульевых пчёл в течение года

Объем полости значительно увеличивается при подготовке и выведении потомства зимующим поколением, но наибольших размеров он достигает у пчёл в июне, при относительно малом объёме секреторной ткани. Как было сказано выше, физиологическая нагрузка ульевых пчёл в этот период минимальна, однако температура воздуха в июне достаточно высока, что приводит к усилению испарения влаги. Корма при этом содержат

большое количество воды. Таким образом, можно предположить, что ректальные железы играют роль своеобразного испарителя (так как они связаны с трахейной системой), или иным образом участвуют в водном обмене организма пчелы.

Увеличение объёма полости в феврале и марте также связано с тем, что зимующие пчёлы начинают интенсивнее питаться и выводить расплод. В данном случае увеличение объёма полости может быть связано как с необходимостью интенсивно снабжать кислородом секреторную ткань железы, так и потребностью в испарении избытка влаги в содержимом ректума.

Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы:

- Сезонные изменения размеров ректальных желёз кореллируют с наступлением различных этапов жизненного цикла пчелиной семьи.
- Изменения объёма внутренней полости желёз в летний период говорят в пользу гипотезы об их участии в водном обмене пчелы.
- Изменения объёма секреторной ткани подтверждают наличие прямой зависимости между интенсивностью работы желёз и их размерами.

Существенной проблемой на пути к пониманию годовых физиологических изменений в организме пчелы является нестабильность климата и особенности зимовки отдельных семей, очевидно, что для получения чёткой картины динамики рассмотренных параметров необходимы дальнейшие систематические исследования семей, зимующих в различных условиях, семей различной силы и т.д.

Список литературы

1. Авдеев, Н.В. Выявление уровня «генетического загрязнения» по характеристикам жилкования крыла / Н.В. Авдеев, Н.Е. Макарова, А.В. Петухов // Пчеловодство. – 2009. – № 7. – С. 21–24.
2. Еськов, Е.К. Механизмы адаптации пчел к зимовке / Е.К. Еськов, В.А. Тобоев, М.Д. Еськова // Материалы Международной конференции «Пчеловодство-XXI век» Темная пчела (Apis mellifera mellifera L.) в России. – М., 2008. – С. 78-81.
3. Ильясов Р.А., Петухов А.В., Поскряков А.В., Николенко А.Г. На Урале сохранились четыре резервата пчелы среднерусской расы Apis mellifera mellifera L. // Пчеловодство. – 2006. – № 2. – С. 19.
4. Ильясов Р.А. Методы идентификации подвида пчелы медоносной (A.m. mellifera L.) / Р.А. Ильясов, А.В. Поскряков, А.Г. Николенко // Пчеловодство. – № 8. – 2008. – С. 8-9.
5. Исаакян, Л.А. Метаболическая структура температурных адаптаций / Л.А. Исаакян. – СПб.: Наука, 1975. – 378 с.

6. Лаврский А.Ю., Лебединский И.А., Петухов А.В. Изменения эпителия среднего отдела кишечника рабочих особей Apis mellifera mellifera L., связанные с выходом из зимней диапаузы./ А.Ю. Лаврский, И.А. Лебединский, А.В. Петухов // Естественные и технические науки. – 2011. – № 6. – С.165-169.

7. Петухов, А.В. Морфологическая характеристика среднерусских пчел верхнекамской популяции / А.В. Петухов, А.И. Шураков, Е.К. Еськов // Пчеловодство. – № 5. – 1996. – С. 8–10.

8. Фрунзе О.Н., Петухов А.В., Максимов А.Ю. Активность каталазы у пчел летней и осенней генераций / О.Н. Фрунзе, А.В. Петухов, А.Ю. Максимов // Пчеловодство. – 2009. – № 2. – С. 23.

9. Фрунзе О.Н., Петухов А.В., Максимов А.Ю. Активность фосфатазы среднерусской и карпатской пород пчел / О.Н. Фрунзе, А.В. Петухов, А.Ю. Максимов // Пчеловодство. – 2009. – № 5. – С.18-19.

10. Crailsheim, K. Glycogen in honeybee queens, workers and drones (Apis mellifera carnica Pollm.) / K. Crailsheim , U. Panzenböck // J. Insect Physiol. – Vol. 43. – 1997. – P. 155-165.

11. Crailsheim, K. Pollen utilization in non-breeding honeybees in winter / K. Crailsheim, N. Hrassnigg, R. Gmeinbauer, M.J.Szolderits, L.H. Schneider W. and U. Brosch // Journal of Insect Physiology. – Vol. 39. – 1993. – P. 369-373.

12. Crailsheim, K. Dependence of protein metabolism on age and season in the honeybee (Apis mellifica carnica Pollm)/ K. Crailsheim // Journal of Insect Physiology. – Vol. 32. – 1986. – P. 629-634.

13. Wigglesworth V.B. On the function of the so-called ‘rectal glands’ of insects // quart. Journ.micr.sci.75: 131-150.

Рецензенты:

Золотухин И.А., д.т.н., доцент, профессор кафедры ботаники ПГГПУ, г. Пермь.

Петрухин Ю.А., д.б.н., доцент, профессор кафедры ботаники ПГГПУ, г. Пермь.