

Биологические науки

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ И ГОЛОЦЕНОВЫЙ
ФАУНОГЕНЕЗ ШМЕЛЕЙ (HUMENOPTERA,
APIDAE, BOMBINI) ОСТРОВНЫХ И
МАТЕРИКОВЫХ ЛАНДШАФТОВ НА СЕВЕРЕ
РУССКОЙ РАВНИНЫ**

Колосова Ю.С.

*Институт экологических проблем
Севера АНЦ УрО РАН
Архангельск*

Шмели (Hymenoptera, Apidae, Bombini) относятся к одной из наиболее многочисленных систематических групп насекомых на Севере. Их видовой состав, распространение и структура сообществ обуславливаются экологическими особенностями местообитаний того или иного региона. Изменения условий среды приводит к изменению видового разнообразия насекомых этой группы и ареала некоторых видов, то есть они играют роль биологических индикаторов, моментально реагирующих на изменения факторов среды. Характерная особенность шмелей заключается в их широком распространении и значительном видовом разнообразии, поскольку это одни из самых холодостойких насекомых, приспособленных к жизни в суровых условиях таежной зоны. Кроме того, шмели участвуют в функционировании экосистем, являясь важнейшими опылителями большинства видов цветковых растений и выступают подходящим объектом для исследований их видового разнообразия и особенностей фауногенеза на Севере. В то же время, это малоизученная группа насекомых в зоогеографическом отношении. Все это делает актуальной работу по изучению биоразнообразия и специфики формирования локальных фаун шмелей севера Русской равнины.

Цель проводимых исследований заключалась в изучении биоразнообразия, видового состава и возможных путей формирования островных и материковых фаун шмелей. В качестве островных ландшафтов нами были выбраны ландшафты Соловецкого архипелага, в качестве материковых - карстовые ландшафты юго-восточной части Беломорско-Кулойского плато. Несмотря на расположение выбранных районов исследований в пределах северной подзоны тайги, мы отметили ряд существенных отличий в растительном покрове, климатических факторах и особенностях рельефа исследуемых территорий. Безусловно, разные физико-географические характеристики районов оказывают непосредственное влияние на формирование и состав локальных фаун изучаемой группы насекомых.

Исследования по изучению биоразнообразия и фауногенеза шмелей островных ландшафтов проводились на островах Б. Соловецкий, Анзерский, Б. Муксалма и Б. Заяцкий [1]. Растительный покров островов представлен естественными хвойными и смешанными лесами, березовыми редколесиями, вороничными тундрами. Луговые ценозы характеризуются приморскими лугами с разреженным травостоем, а также вторичными разнотравными суходолами. На островах достаточно много болот. По сравнению с материковыми участками, климат архипелага переходный от морского к континентальному с более мяг-

кой зимой и прохладным летом [1]. В целом, физико-географические условия островов существенно отличаются от материковых ландшафтов севера Русской равнины. Аналогичные энтомологические исследования осуществлялись на территории Пинежского заповедника, Голубинского заказника и низовьев реки Пинеги, расположенных на юго-востоке Беломорско-Кулойского плато. Здесь в растительном покрове преобладают ельники зеленомошные, в меньшей степени – долгомошные, сфагновые, болотно-травяные и разнотравные, присутствуют сосновые и березовые леса [2]. На днищах и пологих склонах карстовых логов расположены естественные суходольные луга. Отличительная особенность региона заключается в том, что здесь развиты карстовые формы рельефа – воронки, котловины, цирки, сухие долины, лога, приводящие к формированию специфических биоценозов и к низкой заболоченности территории, в целом нехарактерной для таежной зоны. Климат юго-восточной части Беломорско - Кулойского плато умеренно - континентальный с преобладанием низких температур и высокой относительной влажностью.

Изучение биоразнообразия и фауногенеза шмелей Соловецкого архипелага проводилось в процессе полевых экспедиционных исследований на островах Б. Соловецкий, Анзерский, Б. Муксалма и Б. Заяцкий в летние месяцы 2001 и 2002 гг.; на юго-востоке Беломорско-Кулойского плато - в летние месяцы 2000, 2001 и 2004 гг. Основным методом полевых исследований был последовательный безвыборочный вылов видов в различных местообитаниях с помощью энтомологического сачка. Общий объем собранных материалов составил 606 экземпляров на островах [1] и 1922 экземпляра шмелей на материке соответственно.

Определение шмелей проводили на основе работ А. Локен [4, 5], Д. В. Панфилова [6] и Б. Питтиони [7]. Собранные материалы хранятся в Институте экологических проблем Севера Архангельского НЦ УрО РАН.

Для оценки количественной структуры фауны, наряду с общим числом особей видов в выборке и долевым соотношением между ними, использовали пятибалльную логарифмическую шкалу. Виды с обилием 4-5 баллов являются численно преобладающими (доминирующими), 3 балла – обычными, 1-2 балла - малочисленными.

В результате собственных исследований и опубликованных данных [1] было установлено, что по сравнению с материковыми северотаежными ландшафтами фауна шмелей Соловецких островов бедна и включает 10 видов. Аналогичные факты известны и для ряда других островов (Гренландии, Колгуева, Корсики, о-ва Южный архипелага Новая Земля и др.) [1]. Между тем, в пределах материковой северной тайги Восточной Европы средняя величина локальных фаун составляет 18-20 видов. Заселяющие Соловецкий архипелаг шмели относятся к четырем под родам, наибольшим числом видов представлены *Psithyrus* и *Pyrobombus*. На территории юго-востока Беломорско-Кулойского плато наибольшим числом видов представлены те же *Psithyrus* и *Pyrobombus*, все шме-

ли принадлежат девяти под родам. В общем, фауна шмелей Пинежского заповедника, Голубинского заказника и низовьев реки Пинеги насчитывает 23 вида.

Биоценозы изученных участков, где проводились выборки шмелей, имеют заметные различия в составе растительности. Так, фитоценозы Соловецкого архипелага представлены еловыми, елово-березовыми, сосновыми и березовыми травяными и зеленомошными лесами с участками разнотравно-злаковых лугов, березовыми криволесьями и тундрами. Луговая растительность представлена приморскими разнотравно-злаковыми, бобово-злаково-разнотравными лугами естественного происхождения и антропогенными луговыми сообществами с достаточно богатым составом энтомофильных растений. Район исследований характеризуется значительным количеством болот и прилежащих территорий с соответствующей растительностью (сабельник, болотная чина). В то же время, сбор материалов юго-востока Беломорско-Кулойского плато осуществлялся на участках, представленных карстогенным и карстово-ледниковым ландшафтами. Карстогенный ландшафт включает пойменные луга, приуроченные к речной долине Сотки, экстразональные суходольные луга, развитые на днищах и пологих склонах крупных карстовых логов и воронок, а также ельники аконитово - крупнотравные. В растительном покрове карстово-ледникового ландшафта преобладают ельники чернично-зеленомошные и мелкотравно - чернично - зеленомошные, и злаково-разнотравные луга прирусловой поймы Пинеги.

Различные типы фитоценозов накладывают существенный отпечаток на присутствие и обилие тех или иных видов шмелей и обуславливают соответствующую видовую структуру и состав доминантов. Преобладающими видами Соловецких островов являются *B. (Th.) pascuorum* и *B. (Pr.) jonellus*. *B. (Th.) pascuorum* занимает доминирующее положение из-за высокой экологической валентности – он заселяет самые разные местообитания и способен гнездиться в различных условиях, в силу чего он преобладает также в большинстве материковых северотаежных локальных фаун шмелей. Другой доминант в фауне шмелей Соловецких островов – *B. (Pr.) jonellus*, в отличие от предыдущего вида, немногочислен в составе материковых локальных фаун. Высокую численность его на территории архипелага можно объяснить оптимальными условиями обитания – присутствием кустарничковых тундр и березовых криволесий. [1]. К обычным видам, имеющим 3 балл обилия, относятся 2 вида - *B. (s. str.) sporadicus* и *B. (Pr.) pratorum*. Низким обилием на Соловецких островах отличаются остальные 6 видов шмелей, характеризующиеся 1 - 2 баллом обилия. В сборах на территории архипелага не отмечено большое число видов шмелей, характерных для материковой северной тайги. Вполне закономерно отсутствие в островных фаунах вида *B. (Mg.) consobrinus*, распространение которого сопряжено с ареалом его основного кормового растения – аконита северного, видимо, расселявшегося в атлантический период голоцена и отсутствующего на Соловецких островах. Другой вид – *B. (Th.) schrencki*, судя по всему, является одним из наиболее поздних восточных

иммигрантов – в настоящее время на севере он достиг лишь западной окраины Русской равнины [1].

При сравнении видового состава островных фаун шмелей с материковыми наблюдается ряд характерных отличительных признаков. Так, в составе локальных фаун карстогенного ландшафта доминируют лесные виды *B. (Th.) schrencki*, *B. (Th.) pascuorum* и *B. (Mg.) consobrinus* (4 – 5 балл обилия), достаточно многочисленны *B. (Pr.) cingulatus*, *B. (Pr.) modestus*, *B. (s. str.) sporadicus* - виды сибирского происхождения, типичные представители таежной энтомофауны. Большинство из перечисленных видов отличается высоким относительным обилием и формирует набор численно преобладающих видов топического комплекса шмелей карстогенного ландшафта. Высокая численность *B. (Mg.) consobrinus* обусловлена широким распространением в растительных сообществах карстогенного ландшафта аконита северного, не встречающегося в составе растительности еловых лесов архипелага. Это основное кормовое растение данного вида шмелей, который, в отличие от других видов рода, относится к узким политрофам, посещающим относительно небольшое число цветковых растений и в своем распространении тесно связан с аконитом. Преобладание *B. (Th.) pascuorum*, вероятно, как и для островов, объясняется его экологической пластичностью, способностью к расселению в различных биотопах и значительным разнообразием трофических растений. *B. (s. str.) sporadicus* – представитель еловых и смешанных лесов, характерный для малонарушенных лесов запада Русской равнины. Для участка карстово-ледникового ландшафта данные виды являются обычными, тогда как в долине реки Пинеги для всех из них характерно сравнительно низкое обилие, что связано с соответствующими биотопами и с их довольно узкой трофической специализацией; *B. (Pr.) modestus* в составе последнего топического комплекса не встречается. Преобладающий в долине реки Пинеги вид *B. (s. str.) lucorum* является эвритопным. Его обилием обуславливается и доминирование *B. (Ps.) bohemicus* – облигатного клептопаразита шмелей данного вида. Если лесные и эвритопные виды являются коренными элементами северотаежных сообществ, то виды - обитатели луговых биотопов ранее были распространены гораздо южнее, поскольку в пределах естественных биотопов северной тайги они отсутствуют. Так, в долине реки Пинеги в состав доминантов рассматриваемого топического комплекса входят нетипичные для северотаежных плакоров виды южного происхождения, характерные для луговых биотопов и предпочитающие обширные хорошо прогреваемые луговые местообитания с обилием рудерального разнотравья. Это доминирующие в исследуемом районе виды *B. (Kl.) soroensis* и *B. (Ml.) sichelii*, обычный для данной территории вид *B. (Ps.) rupestris*, а также малочисленные виды *B. (Ps.) barbutellus*, *B. (Th.) ruderarius*, *B. (Th.) veteranus*. В карстогенном ландшафте южные виды закономерно отсутствуют. Экстразональные суходольные луга в карстогенном ландшафте расположены изолированно в массивах малонарушенных лесов, что создает непреодолимые препятствия для вселения южных видов

этой группы, и освоения ими данных биоценозов не происходит.

Таким образом, биоразнообразие шмелей зависит от экологических и физико-географических особенностей рассматриваемых регионов. В целом, более богатым видовым разнообразием характеризуется материк за счет наличия множества разнообразных экотопов, создающих широкий спектр условий обитания различных видов. Разные экологические условия обуславливают различия в видовом составе шмелей островов и материка. В то же время, в результате исследований и последующего сравнительного анализа были установлены заметные отличительные черты не только в современном видовом составе шмелей островных и материковых ландшафтов, но и в возможных путях формирования локальных фаун в исторический период. Известно, что процессы формирования флоры и фауны в целом протекали одновременно, то есть необходимо учитывать региональные особенности истории формирования растительного покрова – основного источника жизнедеятельности изучаемых насекомых.

Так, обедненность островных фаун шмелей обусловлена двумя важнейшими причинами, несомненно оказывающими комплексное воздействие [1]. Первая включает современные природно-ландшафтные условия островов – площадь, условия местообитаний, степень изоляции от материка, климат и др. Тогда как вторую составляют геологические или естественно-исторические факторы, связанные с генезисом островов, в том числе тектонические процессы, оледенения, морские трансгрессии, береговая абразия и аккумуляция. Необходимо учитывать, что контуры островов и материкового побережья в разные исторические эпохи значительно отличались от современных, то есть современные условия для расселения не соответствуют таковым в прошлом [3]. В настоящее время изоляция Соловецкого архипелага является главной преградой для проникновения шмелей, обитающих на материковых участках, поскольку они не способны преодолевать значительные водные пространства. Наименьшее расстояние от островов до Онежского полуострова составляет около 23 км, до берегов Карелии – 33 км. Можно предположить, что формирование фауны шмелей Соловецких островов началось после деградации скандинавского ледника. Вероятно, проникновение шмелей на территорию архипелага происходило в раннем голоцене примерно 10 тыс. лет назад через Онежский полуостров. Предположительно, в это время острова были удалены на очень малое расстояние от материка, составляющее не более 5 км и возможное для преодоления шмелями или даже были связаны с ним. В раннем голоцене биоценозы островов были представлены преимущественно березовыми и сосново-березовыми лесами и редколесьями, что позволяет предположить наличие видового состава шмелей, сходного с современным (*B. (Th.) pascuorum*, *B. (s. str.) lucorum*, *B. (Pr.) jonellus*, *B. (Pr.) hypnorum*, *B. (Pr.) pratorum* и их гнездовые паразиты шмели-кукушки). Увеличение расстояния между архипелагом и материком произошло за счет повышения уровня океана в бореальный период голоцена и таким образом, последующие миграции шмелей про-

исходили только между островами самого архипелага. Представители более поздних иммиграционных потоков шмелей, идущих с юга и востока Евразии, в фауне Соловецких островов практически отсутствуют, поскольку эти насекомые не способны к преодолению широких водных преград [1].

В то же время, анализ видового состава шмелей материковых северотаежных ландшафтов показал, что в нем заметную роль играют виды сибирского происхождения. Это свидетельствует о специфике формирования фауны и флоры карстовых ландшафтов тайги Русской равнины в течение голоцена. Около 10 – 11 тыс. лет назад растительный покров района исследований был представлен разреженными березовыми лесами с заселившими их *B. (Th.) pascuorum*, *B. (Pr.) hypnorum*, *B. (Pr.) pratorum*, *B. (Pr.) jonellus*, *B. (s. str.) sporadicus*, *B. (s. str.) lucorum*, *B. (Ps.) bohemicus*, *B. (Ps.) norvegicus*, *B. (Ps.) flavidus*, *B. (Ps.) sylvestris*. Европейско-азиатские лесные виды *B. (Th.) schrencki*, *B. (Mg.) consobrinus*, *B. (Pr.) modestus*, *B. (Pr.) cingulatus*, топически и трофически связанные с синузией евросибирского горно-лугового высокогорья, проникли на территорию района исследований вследствие формирования здесь приречных и приручейных еловых лесов, что обуславливает присутствие большинства растений этой синузии. Вполне возможно, что северотаежные ландшафты с активным развитием карстовых процессов послужили рефугиумами для реликтов атлантического оптимума голоцена из-за ряда факторов среды, связанных с карстом, когда происходило наиболее интенсивное расселение различных видов из Сибири на европейский субконтинент. В последствии, формирование фауны шмелей района продолжалось за счет проникновения отдельных, не характерных для естественных северотаежных лесных массивов видов из более южных природных зон по азональным местообитаниям в долинах крупных рек, в том числе р. Пинеги (*B. (Th.) ruderarius*, *B. (Th.) veteranus*, *B. (Kl.) soroensis*, *B. (Ml.) sichelii*, *B. (Ps.) rupestris*, *B. (Ps.) barbutellus*). Дело в том, что долины крупных рек представляют собой своеобразные «миграционные коридоры» для экспансии на Север видов более южного происхождения. В целом, современная фауна шмелей материковых ландшафтов юго-восточной части Беломорско - Кулойского плато имеет восточноевропейский таежный облик.

Таким образом, специфические особенности и главные отличительные признаки биоразнообразия и фауногенеза шмелей островных и материковых ландшафтов, обусловлены комплексом экологических и исторических (палеогеографических) факторов.

Экологические факторы заключаются в особенностях того или иного экотопа, то есть зависят от конкретных условий среды обитания шмелей, их трофических и топических предпочтений и адаптивных возможностей. Исторические факторы обусловлены особенностями путей расселения насекомых. Особая значимость его прослеживается для исследуемых территорий островов и материковых участков севера Русской равнины, поскольку фауна этих территорий носит аллохтонный и миграционный характер. Различия в путях расселения энтомофауны, современная

изоляция архипелага по сравнению с материком, неоднородность островных и материковых условий существования приводят к существенным различиям современного видового состава, структуры локальных фаун шмелей и особенностей их фауногенеза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Болотов И.Н., Подболоцкая М.В. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) Европейского Севера России. Соловецкие острова // Вестник Поморского университета, 2003. Сер. ест-е и точные науки. № 1 (3). С. 74-87.
2. Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника (северная тайга ЕТР, Архангельская область). Биоразнообразие и георазнообразие в карстовых областях. Архангельск. 2000. 267с.
3. Кучеров И.Б. Географическая изменчивость ценогической приуроченности растений и ее причины (на примере лесов Европейского Севера) // Журнал общей биологии, 2003. Т. 64. № 6. С. 479-500.
4. Løken A. Studies of scandinavian bumble bees (Hymenoptera, Apidae) // Norwegian Journal of Entom., 1973. V. 20. №1. 218 p.
5. Løken A. Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lepelletier (Hymenoptera, Apidae) // Entom. Scandinavica, 1984. V. 23. 45 p.
6. Панфилов Д.В. Определительные таблицы видов сем. Apidae – Пчелиные // Определитель насекомых европейской части СССР. Т.3. Ч.1. Л., 1978. С. 508-519.
7. Pittioni B. Die Hummeln und der Schmarotzerhummeln der Balkan-Halbinsel. II. Spezieller Teil // Mitteilungen aus den Koniglichen Naturwissenschaftlichen Inst. in Sofia, 1939. Bd. 12. S. 49-122.

Работа представлена на II научную конференцию студентов, молодых ученых и специалистов с международным участием «Современные проблемы науки и образования», 19-26 февраля 2005г. Хургада (Египет) Поступила в редакцию 24.01.05 г.

РОЛЬ ОПИОИДНЫХ ПЕПТИДОВ В АДАПТИВНЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ ГЛАНДУЛОЦИТОВ ГЛАВНЫХ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ

Курзанов А.Н.

*Кубанская государственная медицинская академия,
Российский центр функциональной хирургической
гастроэнтерологии,
Краснодар*

Сложная иерархия механизмов регуляции секреции пищеварительных желез в конечном итоге сводится к тонкой регуляции функционального состояния glanduloцитов и формированию локальных или общеорганных эффектов. Единственным эффектором всех видов активных секреторных реакций является glanduloцит. Следовательно секреторная активность glanduloцита является центральным звеном в системе регуляции функционального состояния пищеварительной железы. В нормально функционирующей

системе пищеварения объем и качество секретируемого пищеварительными железами сока в большей мере соответствуют количеству, составу и свойствам содержимого пищеварительного тракта. Это принято называть адаптированностью секреции (Коротько Г.Ф., 1987; 1999). Адаптивное варьирование состава и свойств выделяемого железой секрета прежде всего обеспечивается изменением числа одновременно секретирующих glanduloцитов, вырабатывающих разные компоненты пищеварительных соков, а также изменениями количества и качества секреторных продуктов. Адаптация качества и количества секрета к характеристикам содержимого желудочно - кишечного тракта определяется соотношением одновременно и последовательно действующих механизмов регуляции пищеварительных желез, исключительно тонким балансом стимуляторов, ингибиторов и модуляторов, функционального состояния glanduloцитов. Мы полагаем, что наряду со специфическими, существуют общие универсальные молекулярно - клеточные механизмы регуляции функционального состояния пищеварительных желез и, в частности, их адаптивных реакций.

В анализе этих механизмов важное место занимают исследования вовлечения в них процессов сигнальной трансдукции на разных уровнях организации (межнейрональном, клеточном, молекулярном). Важными звеньями межклеточной трансдукции является восприятие сигналов и их передача электрическим, химическим путем в нервных сетях, обеспечение нейромедиаторными системами передачи сигналов в синапсах.

Мы полагаем, что опиоидные пептиды выступая в качестве внеклеточных сигнальных молекул, способны модулировать функциональное состояние нейронов, контролирующей деятельность glanduloцитов. При этом, по-видимому, опиоидные пептиды индуцируют разные программы молекулярно-клеточных событий, развивающихся после лиганд - рецепторного взаимодействия. Это, во-первых, срочные изменения физиологического ответа на пептидный стимул, осуществляющиеся через вторичные мессенджеры на посттрансляционном уровне, и, во-вторых, развитие длительных изменений функциональной активности нейронов по типу следовых процессов. По современным представлениям, длительные изменения функциональной активности клеток могут обеспечиваться различными путями: посттрансляционной модификацией предшествующих нейрональных белков и экспрессией синтеза новых или модуляцией экспрессии предшествующих нейрональных белков (Савватеева Е.В., 1991; Han K.K., Martinage A., 1992; Uenishi N. et al, 1991). Модуляция экспрессии предшествующих белков может осуществляться как на уровне трансляции, так и на уровне транскрипции генов (Cole A.J. et al., 1989; Dragunov M. et al., 1992; Jeffery K.J. et al., 1990). Т.о. эффекты опиоидных пептидов, вероятно, могут осуществляться не только на посттрансляционном уровне вторичными мессенджерами клетки, но и через индукцию экспрессии определенных генов.

В нервных клетках идентифицированы гены, чья транскрипция активируется быстро и кратковременно (ранние гены или гены раннего ответа) и гены поздние