

ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

Известия ТСХА, выпуск 2, 1985 год

УДК 630*411

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА И ЕГО ЭНТОМОФАГОВ В ПРОСТРАНСТВЕ ПРИ КОЛЕБАНИЯХ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

А. Н. БЕЛОВ, Н. Б. ПАНИНА

(Лаборатория экономики и планирования с.-х. производства
и других отраслей АПК, Высшая школа управления сельским хозяйством)

Моделирование — один из наиболее емких методов описания распределений живых организмов по территории занимаемой ими стации. Первые попытки использования с этой целью вероятностных статистических моделей (на примере растительных сообществ) относятся к 20-м годам текущего столетия [15, 17]. Однако широкое применение моделей в практике экологических исследований стало возможным лишь в последние 20—25 лет в связи с развитием количественного метода изучения природных популяций живых организмов.

В настоящее время выделяют 3 общих типа природных распределений: относительно равномерное (регулярное), случайное (беспорядочное) и агрегированное (неравномерное). Последний тип в природных экосистемах встречается наиболее часто.

Для аппроксимации агрегированных распределений предложен ряд теоретических моделей [14, 16, 19 и др.], основанных на различных предположениях о факторах, определяющих особенности размещения особей в пространстве. Соответствие реального распределения той или иной теоретической модели позволяет выбирать наиболее эффективные методы математической статистики для анализа экспериментальных данных.

Большинство теоретических моделей включает специфические параметры, имеющие биологический смысл, что позволяет на основе выборочных данных составить достаточно полную картину реального распределения популяции на исследуемой территории. Значительный интерес представляет анализ изменений модели распределения и ее отдельных характеристик при колебаниях плотности популяции. Такой анализ дает возможность лучше понять зависимость распространения конкретного вида насекомого от условий обитания, получить более наглядное представление об изменениях пространственного размещения особей при меняющейся плотности популяции.

Материал и методика

Анализировали данные учетов численности непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (*Lepidoptera; Lymantriidae*) и его энтомофагов — паразитов из семейств *Tachinidae* и *Sarcophagidae* (*Diptera*). Работу вели в порослевых средневозрастных дубовых древостоях III—V бонитета в Пензенской и Саратовской областях.

Учеты непарного шелкопряда проводили путем осмотра не менее 100 (в некоторых случаях более 500) деревьев на каждом участке исследования. Всего осмотрено около 30 тыс. деревьев (дуб, липа, береза и другие породы). У каждого учетного дерева измеряли толщину ствола на высоте груди, регистрировали наличие или отсутствие изгиба ствола в комплевой части, густоту кустарниковой и травянистой растительности вблизи дерева и т. д.

Учет двухкрылых вели с помощью раско-

пок лесной подстилки и верхнего минерального слоя почвы на площадках 25×25 см, расположенных в случайном порядке. Местоположение каждой площадки регистрировали на схеме участка исследования с указанием расстояний от стволов и границ проекции кроны ближайших деревьев. На одном участке закладывали от 40 до 80 учетных площадок (всего 800).

Собранные куколки двухкрылых помещали в бумажные пакеты. Наиболее многочисленными были представители трех видов насекомых: *Parasetigena silvestris* R.-D., *Blepharipoda scutellata* R.-D., *Pseudosarcophaga affinis* F. Единично встречались *Blepharipoda schineri* Mesn., *Drino inconspicua* Mg., *Compsilura concinnata* Mg., *Parasarcophaga uliginosa* K. и *Parasarcophaga harrax* P. Статистические параметры распределения отдельных видов энтомофагов в

почве различались несущественно, что связано со значительным сходством в их биологии в период оккулирования личинок. Поэтому в дальнейшем использованы обобщенные данные анализа по всем видам двукрылых.

Средняя плотность непарного шелкопряда в разных выборках колебалась от 0,1 до 11,2 кладки на дерево, плотность популяции двукрылых — от 0,025 до 1,575 куколки на учетную площадку (соответственно от 0,4 до 25,2 куколки на 1 м²).

Результаты

При выборочных исследованиях природных распределений животных наиболее достоверные результаты дает сопоставление рядов реального и теоретических распределений. В нашем анализе использованы 4 теоретические модели. Частоты отрицательного биномиального распределения рассчитывали по формуле, предложенной Блессом и Фишером [12], частоты распределения Неймана (тип А) — по алгоритму, приведенному в работе Уэдли [20], частоты случайного распределения — по стандартной таблице значений функции Пуассона [7]. Фактические данные сравнивали также с моделью А. В. Смуррова [9].

Таблица 1

Сопоставление фактических распределений насекомых с теоретическими моделями

Распределение	Ряд распределения						
	0	1	2	3	4	5	>5
Кладки яиц непарного шелкопряда на стволах деревьев							
Выборка 1—502 дерева ($m=0,143$, $s^2=0,325$)							
Фактическое	460	26	7	6	1	2	0
Отриц. бином	458	29	9	4	2	0	0
Неймана	463	20	13	5	1	0	0
Смуррова	471	11	10	6	3	1	0
Пуассона	435	61	5	1	0	0	0
Выборка 2—139 деревьев ($m=1,521$, $s^2=5,180$)							
Фактическое	64	30	17	9	4	6	9
Отриц. бином	65	30	17	10	7	4	6
Неймана	78	11	13	11	10	6	10
Смуррова	86	4	8	12	11	8	10
Пуассона	31	46	35	18	6	2	1
Выборка 3—99 деревьев ($m=4,090$, $s^2=26,250$)							
Фактическое	21	21	13	5	6	4	29
Отриц. бином	24	16	12	9	7	6	25
Неймана	47	1	2	4	7	10	28
Смуррова	56	0	0	0	1	2	40
Пуассона	2	7	14	19	20	16	21
Куколки двукрылых в почвенных площадках 25×25							
Выборка 4—80 площадок ($m=0,575$, $s^2=0,728$)							
Фактическое	47	25	4	3	1	0	0
Отриц. бином	47	22	7	3	1	0	0
Неймана	51	22	6	1	0	0	0
Смуррова	49	20	8	2	1	0	0
Пуассона	45	26	7	2	0	0	0
Выборка 5—80 площадок ($m=1,575$, $s^2=4,882$)							
Фактическое	39	13	9	3	7	4	5
Отриц. бином	39	20	8	5	3	2	3
Неймана	44	8	9	7	5	3	4
Смуррова	47	3	6	7	7	5	5
Пуассона	17	26	21	11	4	1	0

В табл. 1 приведены данные наиболее типичных выборок. Из них видно, что во всех случаях для фактических распределений характерна более высокая встречаемость крайних рядов, чем в модели Пуассона. Эта особенность является одним из признаков агрегированного распределения. Из трех апробированных теоретических моделей агрегированного типа наиболее близка к реальному распределению модель отрица-

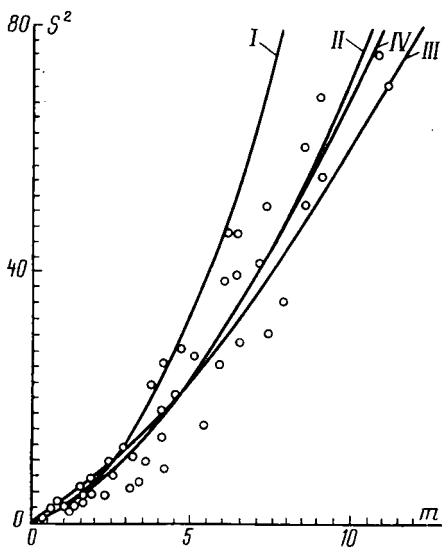


Рис. 1. Связь между средней m и дисперсией s^2 распределения кладок яиц непарного шелкопряда в древостое.

Точками отмечены фактические значения, кривыми линиями — теоретические значения, рассчитанные на основе отрицательного биномиального распределения с постоянными (I) и переменными (II) значениями экспоненты и на основе модели Тейлора с постоянными (III) и переменными (IV) значениями индекса агрегированности.

внешних факторов. Следовательно, значения k должны быть относительно постоянно (в не очень широком диапазоне значений m).

В нашем случае исходные данные включают множество выборок с разными значениями средней, что требует расчета обобщенного (pooled) значения экспоненты k_p :

$$k_p = \Sigma m^2 / (\Sigma s^2 - \Sigma m), \quad (1)$$

где m и s^2 — соответственно значения средней и дисперсии для отдельных выборок.

Значения k_p для непарного шелкопряда оказались равными 0,883, для двукрылых 0,965. В обоих случаях значения экспоненты свидетельствуют о сильной агрегированности реальных распределений.

Необходимо проверить, насколько точно рассчитанные значения индекса агрегированности характеризуют реальные распределения. Это можно сделать путем сопоставления фактических и теоретических оценок дисперсии. Фактические значения дисперсии рассчитывают по формуле

$$s^2 = \Sigma (x_i - m)^2 / (n - 1), \quad (2)$$

где n — размер выборки; x_i — число особей в данной пробе. Теоретические значения дисперсии при отрицательном биномиальном распределении можно определить из уравнения

$$s^2 = m + m^2 / k_p. \quad (3)$$

Как видно из рис. 1, использование рассчитанной выше k_p дает удовлетворительные результаты лишь в сравнительно узком интервале плотности популяции. При средней численности непарного шелкопряда от 0,1 до 2,0 кладок на дерево коэффициент степени сглаживания¹ [10] оказался равным 0,890, что указывает на значительную близость фак-

тельного бинома, преимущества которой особенно заметны при высоких плотностях популяции.

Отрицательное биномиальное распределение определяется двумя параметрами — средней плотностью популяции m и значением экспоненты k . Последняя статистическая характеристика может служить показателем неравномерности распределения — индексом агрегированности. Чем больше его численное значение, тем меньше агрегированность распределения. При сильно выраженной скученности размещения особей в пространстве обычно $k < 1,0$. При $k > 8$ агрегированность почти отсутствует: фактическое распределение в этих случаях ближе к случайному [5].

Согласно теоретическому положению [11], значение экспоненты отрицательного бинома зависит от биологических особенностей данного вида насекомого, т. е. оно является специфической количественной характеристикой вида, тогда как плотность популяции m зависит от

¹ Коэффициент степени сглаживания колеблется от 1 при полном совпадении фактических и теоретических данных до значений, близких к нулю, при их явном несоответствии.

тических и расчетных данных. При большей плотности популяции теоретическая кривая на рис. 1 явно не соответствует реальному распределению (коэффициент степени сглаживания равен 0,167). Сходные результаты получены при анализе данных учетов численности куколок двукрылых.

Сопоставление значений экспоненты для отдельных выборок позволило выявить их положительную связь с выборочными средними. Так, из табл. 1 следует, что для 1-й выборки значение экспоненты равно 0,112, для 2-й — 0,633, для 3-й — 0,795. Криволинейную форму связи достаточно хорошо отражают следующие уравнения:

$$k = m / (0,519m + 0,9675) \text{ при } \eta = 0,832 \pm 0,082 \quad (4)$$

для распределения непарного шелкопряда [2],

$$k = m / (0,743m + 0,160) \text{ при } \eta = 0,857 \pm 0,094 \quad (5)$$

для распределения куколок двукрылых.

Использование приведенных выше уравнений вместо постоянного значения экспоненты существенно повышает степень аппроксимации фактических данных формулой (3). Коэффициент степени сглаживания для непарного шелкопряда в этом случае равен 0,970, для двукрылых — 0,990 во всем интервале значений средней.

Вероятностные модели — не единственный способ количественного описания пространственного распределения популяции. Как указывает Тейлор [18], связь между дисперсией и средней может быть выражена степенной моделью общего вида:

$$s^2 = am^b, \quad (6)$$

где a и b — специфические характеристики. Значение a в основном зависит от размеров элементарной единицы учета, b — индекс агрегированности. При неравномерности реального распределения $b > 1$, чем больше значение b , тем более неравномерно распределение. Поскольку параметр b отражает специфические видовые свойства организмов, его численное значение, по мнению Тейлора, должно быть постоянным для данного вида животного.

После логарифмического преобразования модели (6) при соблюдении последнего условия, т. е. $b = \text{const}$, получаем уравнение прямой линии:

$$\lg(s^2) = \lg a + b \lg m, \quad (7)$$

параметры которого были рассчитаны на основе фактических данных. Для распределения кладок яиц непарного шелкопряда $a = 2,474$; $b = 1,9315$; для распределения двукрылых $a = 1,766$; $b = 1,227$.

Однако, как видно из рис. 1, модель Тейлора в этом случае недостаточно полно соответствует фактическим данным: коэффициент степени сглаживания для непарного шелкопряда равен 0,627. Существенно более точным выражением связи между дисперсией и средней в логарифмической шкале является не прямая линия, а парабола второго порядка (рис. 2):

$$\lg(s^2) = 0,354 + 1,349 \lg m + 0,133(\lg m)^2 \quad (8)$$

для распределения непарного шелкопряда,

$$\lg(s^2) = 0,280 + 1,855 \lg m + 0,650(\lg m)^2 \quad (9)$$

для распределения двукрылых.

Простое преобразование показывает, что индекс агрегированности b в обоих уравнениях является функцией плотности популяции, соответственно

$$b = 1,349 + 0,133 \lg m; \quad (10)$$

$$b = 1,855 + 0,650 \lg m. \quad (11)$$

На рис. 1 линии, отражающие связь между дисперсией и средней при использовании переменных значений индексов агрегированности k и b , почти полностью совмещены и сливаются в одну в большей ча-

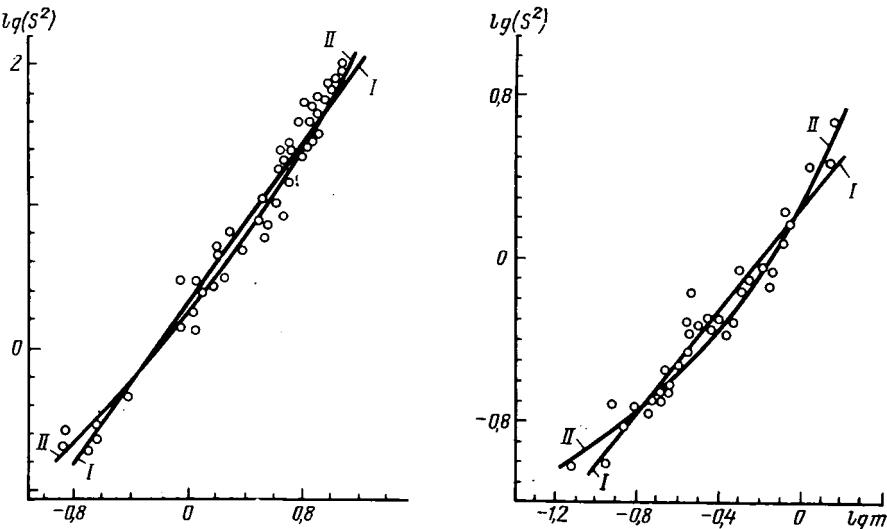


Рис. 2. Аппроксимация зависимости между средней и дисперсией распределения кладок яиц непарного шелкопряда (слева) и куколок двукрылых (справа) уравнениями прямой линии (I) и параболы второго порядка (II) в логарифмической шкале.

сти графика, с одинаковой точностью аппроксимируя фактические данные. Между тем нетрудно убедиться, что численные значения индексов агрегированности, рассчитанные по уравнениям (4, 5, 10 и 11), дают противоречивую информацию. Судя по значениям экспоненты, при увеличении плотности популяции агрегированность распределения кладок яиц непарного шелкопряда и куколок двукрылых уменьшается, а соответствующие значения b модели Тейлора свидетельствуют об обратном.

Причина возникшего противоречия, на наш взгляд, заключается в неоднозначности понятия «агрегированность распределения». Смысл термина достаточно ясен: он означает скопление, скученность особей в одних участках и их отсутствие или малую численность в других в пределах стации. (Далее мы будем пользоваться терминами «предпочитаемые» и «непредпочитаемые» микростации.) Однако при рассмотрении конкретного содержания понятия «агрегированность» следует учитывать, что оно может означать либо соотношение абсолютного количества особей во всех предпочитаемых микростациях с абсолютным количеством особей во всех непредпочитаемых микростациях, либо соотношение средней численности особей, приходящихся на единицу площади (объема), в микростациях первого и второго типов.

Приверженность непарного шелкопряда к определенным микростациям отмечалась многими авторами [1, 4, 6 и др.]. У бабочек насекомого ярко выражено стремление к откладке яиц в определенные места, в поисках которых они могут совершать перелеты на значительные — до нескольких километров — расстояния.

В районе наших исследований бабочки непарного шелкопряда наиболее часто откладывают яйца на кору комлевой части деревьев при толщине ствола 12 см (на высоте 1,3 м); предпочтитаются деревья с изгибом комля при отсутствии вблизи них кустарниковой растительности [3]. В среднем на учетных участках деревья с такими признаками составляли 1/10 часть древостоя.

Личинки двукрылых перемещаются значительно менее активно. Покинув тело гусеницы или куколки насекомого-хозяина (обычно это происходит в кроне дерева), личинка падает на лесную подстилку и стремится тут же — в месте падения — проникнуть в нее для окукливания. В период наших исследований около 80 % всех куколок было обнаружено в пределах проекций крон деревьев. За их пределами в одной

учетной площадке в среднем обнаружено 2,1 куколки. На расстоянии до 10 см от ствола находилось 3,0 куколки, от 10 до 30 см — 9,5, от 30 до 50 см — 11,5, от 50 до 80 см — 4,0 и более 80 см — 3,2 куколки. Таким образом, наиболее высока численность куколок в полосе шириной 50—60 см на периферии проекции кроны, занимающей около 35 % территории под кроной среднего дерева (20 % всей территории древостоя при средней степени сомкнутости полога леса 0,7).

Отмеченные биологические особенности изучаемых насекомых свидетельствуют о принципиально разных механизмах их распределений. Агрегированность непарного шелкопряда является следствием актив-

Таблица 2

Соотношение числа кладок яиц непарного шелкопряда
в предпочтаемых и непредпочитаемых микростациях

Средняя выборочная t	Общее число кладок		Среднее число кладок на дерево	
	предпочтаемые (10 деревьев) u	непредпочита- емые (90 деревьев) v	предпочтаемые \bar{u}	непредпочита- емые \bar{v}
0,402	5	35	0,5	0,39
0,705	10	61	1,0	0,68
1,240	20	104	2,0	1,16
2,612	50	211	5,0	2,34
4,581	100	358	10,0	3,98

ного поиска оптимальных микростаций бабочками. Агрегированность распределения куколок двукрылых по территории, напротив, является вынужденной, пассивной.

Обобщенные данные о соотношении числа кладок яиц непарного шелкопряда и численности куколок двукрылых в предпочтаемых и непредпочитаемых микростациях приведены в табл. 2 и 3. При увели-

Таблица 3

Соотношение численности куколок двукрылых
в предпочтаемых и непредпочитаемых микростациях

Средняя выборочная t	Общее число куколок		Среднее число куколок в площадке	
	предпочтаемые (20 площадок) u	непредпочита- емые (80 площадок) v	предпочтаемые \bar{u}	непредпочитаемые \bar{v}
0,716	15	57	0,75	0,712
0,895	20	70	1,0	0,875
1,253	30	95	1,5	1,188
1,610	40	121	2,0	1,512
1,968	50	147	2,5	1,837

чении плотности популяции возрастает как среднее, так и абсолютное число особей насекомых в обоих типах микростаций. Однако из сопоставления разности соответствующих показателей ($u-v$; $\bar{u}-\bar{v}$) видно, что перераспределение общего числа кладок яиц шелкопряда и куколок двукрылых в древостое происходит в пользу микростаций, отнесенных нами к непредпочитаемым, тогда как средняя численность насекомых возрастает быстрее в предпочтаемых участках.

Сопоставляя полученные данные с результатами проведенного ранее статистического анализа, можно констатировать, что оба индекса агрегированности — экспонента k отрицательного бинома и b модели Тейлора правильно, но односторонне отражают процесс перераспределения насекомых при меняющейся плотности их популяций. Первый статистический параметр характеризует изменения в соотношении абсолютного числа особей в скоплениях (предпочтаемые микростации) и

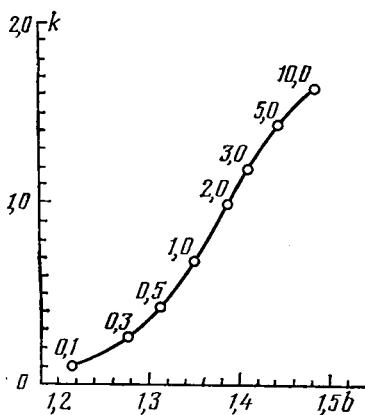


Рис. 3. Соотношение между значениями экстенсивного (k) и интенсивного (b) индексов агрегированности распределения кладок яиц непарного шелкопряда. Числа рядом с кривой линией на графике показывают соответствующие уровни средней плотности популяции насекомого.

настивными индексами агрегированности.

Результаты наших исследований позволяют предложить следующую методику учета численности насекомых.

Поскольку значение b в модели Тейлора характеризует варьирование средней густоты заселения насекомыми отдельных участков, его оценка может служить критерием при выборе размера единицы учета. Один из распространенных способов расчета оптимального размера учетных площадок основан на алгоритме, предложенном Камероном [13]:

$$f = (s_1^2/s_2^2) (T/t), \quad (12)$$

где в данном случае f — размер учетной площадки, м²; T — затраты времени на разметку площадки, запись данных, переходы и т. д.; t — затраты времени непосредственно на проведение раскопок и подсчет числа насекомых в площадке; s_1^2 и s_2^2 — соответственно внутрипробная и межпробная дисперсии, определяемые статистическим анализом данных специального учета, при котором каждая площадка делится на несколько (обычно на 4) частей.

Как показал анализ данных учета куколок двукрылых, отношение дисперсий в формуле (12) тесно коррелирует со значением b :

$$\lg(s_1^2/s_2^2) = 3,25 - 13,5 \lg b; r = 0,813 \pm 0,261, \quad (13)$$

откуда

$$f = \text{antilog} (3,25 - 13,5 \lg b) T/t \text{ при } 2,0 \geq b \geq 1,4 \quad (14)$$

Уравнение (14) позволяет определять оптимальный размер учетных площадок при определении численности насекомых, оккуливающихся в почве, непосредственно в процессе работы. Вначале закладывают 5—6 базовых учетных площадок размером 25×25 см и определяют значение b по уравнению (7), принимая $a=1,8 \div 1,9$, и рассчитывают необходимый размер площадки. Тем самым план учета в каждом конкретном случае правильно отражает пространственную структуру популяции и дает возможность получать достоверные результаты без излишних затрат труда и времени.

Выводы

1. Рассмотренные индексы агрегированности в соответствии с особенностями отражения ими изменений пространственного распределения

ния насекомых при изменениях плотности популяции могут быть подразделены на две группы: экстенсивные (экспонента k отрицательного бинома, индекс Морисита, «показатель пятнистости» Ллойда, индекс Романовского и Смуррова), которые служат мерой изменений в соотношении абсолютного числа особей в предпочтаемых микростациях и на остальной территории, и интенсивные (индекс b модели Тейлора), характеризующие соотношение средней плотности заселения предпочтаемых и непредпочтаемых микростаций.

2. При увеличении плотности популяций непарного шелкопряда и двукрылых абсолютное число особей в предпочтаемых микростациях возрастало медленнее, а среднее число особей, приходившихся на единицу площади, увеличивалось быстрее, чем на остальной территории. Эта закономерность обуславливает тесную зависимость индексов агрегированности от средней плотности популяции рассмотренных видов насекомых.

3. Разработан упрощенный способ расчета оптимального размера учетной площадки для насекомых, оккуливающихся в почве. В качестве основного критерия использована степень варьирования густоты заселения территории стации; для количественного измерения степени варьирования служит индекс b модели Тейлора. Расчет оптимального размера учетной площадки может проводиться непосредственно в ходе учетных работ по данным предварительной выборки малого объема.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аверкиев И. С. Изучение непарного шелкопряда в лесах Среднего Поволжья. — Лесное хозяйство, 1939, № 11, с. 50—52. — 2. Белов А. Н. Размер выборки при учете кладок яиц непарного шелкопряда в дубовых древостоях. — Лесоведение, 1978, № 3, с. 77—83. — 3. Белов А. Н. Характер микростационального распределения кладок яиц непарного шелкопряда. — В кн.: Защ. леса от вредит. и болезн. М., ВНИИ лесоводства и механизации лесн. хозя-ва, 1980, с. 40—47. — 4. Бенкевич В. И. О местах наибольшего заселения яйцекладками непарного шелкопряда. — Лес и степь, 1952, № 12, с. 75—76. — 5. Воронцов А. И. Патология леса. — М.: Лесная промышленность, 1978. — 6. Кондаков Ю. П. Распределение яйцекладок непарного шелкопряда в лесах южной части Красноярского края. — Учен. зап. Красноярск. пед. ин-та, 1961, т. 20, № 2, с. 17—32. — 7. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1973. — 8. Романовский Ю. Э., Смурров А. В. Методика исследования пространственного распределения организмов. — Журн. общ. биол., 1975, т. 36, № 2, с. 227—236. — 9. Смурров А. В. Новый тип статистического пространственного распределения и его применение в экологических исследованиях. — Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 2, с. 288—289. — 10. Трулль О. А. Математическая статистика в лесном хозяйстве. — Минск: Высшая школа, 1966. — 11. Ансонстоуб F. J. — Biometrics, 1949, vol. 5, p. 165—173. — 12. Bliss C., Fisher R. A. — Biometrics, 1953, vol. 9, N 2, p. 176—200. — 13. Самегор J. M. — Biometrics, 1951, vol. 7, p. 83—96. — 14. Fisher R. A. — Ann. Eugenics, 1941, vol. 11, p. 182—187. — 15. Gleason H. A. — Bull. Torrey Bot. Club, 1920, vol. 47, N 1, p. 21—33. — 16. Нейман J. — Ann. Math. Stat., 1939, N 10, p. 35—57. — 17. Svedberg T. — Svensk. Bot. Tidskr., 1922, vol. 16, N 1, p. 1—8. — 18. Taylor L. R. — Nature. Ld., 1961, vol. 189, N 4766, p. 732—735. — 19. Thomas M. — Biometrika, 1949, vol. 36, p. 18—25. — 20. Wadley F. M. — Ann. Ent. Soc. Amer., 1950, vol. 43, N 4, p. 581—586.

Статья поступила 10 ноября 1984 г.

SUMMARY

The work was carried out in sprouting middle-aged oak-tree stands of the III—V bonitet in the Penza and Saratov region.

Distribution of egg layings of gypsy moth among the trees and pupae in the soil is analysed. The distribution of population in space is shown to be made up of varying average density of population of desired and undesired microstations and absolute number of individuals in them. Classification of aggregability indices taking into consideration this peculiarity is offered. Recommendations are given to improve methods of studying the distribution of insects in space.