

Влияние качественной структуры популяции на микростациональную избирательность имаго-самок непарного шелкопряда в нагорных дубравах Саратовской области.

Белов А.Н.

Микростациональная избирательность непарного шелкопряда при откладке яиц - предмет многочисленных исследований, проводившихся в разных частях его ареала и в разные периоды вспышки массового размножения. В европейской части ареала насекомого откладка яиц обычно производится на комлевую часть стволов деревьев, а также на пни, валежник, камни и т.п. Соотношение средней численности кладок яиц на деревьях разных пород существенно различалось при исследованиях в разных регионах, типах леса и разные периоды вспышек размножения непарного шелкопряда [1, 3, 4 и др.]. Отмечена очевидная связь количества отложенных кладок с индивидуальными особенностями деревьев (физиологическим состоянием дерева, формой ствола и др. [1, 7].

Обзор результатов исследований показывает, что при безусловном преимущественном выборе тех или иных мест характерным является разнообразие микростаций, используемых бабочками-самками непарного шелкопряда для откладки яиц. При этом ни в одной из известных нам публикаций не исследовалась связь разнообразия мест откладки яиц с неоднородностью популяции насекомого по тем или иным параметрам.

При проведении настоящего исследования мы исходили из того, что каждая популяция имеет определенную структуру, формируемую группами особей, различающихся по качественным признакам, причем в фазе имаго эти различия могут влиять на избирательность микростаций при откладке яиц бабочками-самками. В лесной энтомологии используется ряд качественных показателей, на основе которых выделяются группы особей разных морфологических типов, разного физиологического состояния и т.п. В нашем анализе использован такой качественный показатель как фактическая плодовитость бабочек; известно, что у насекомых одного и того же вида плодовитость тем больше, чем крупнее и физиологически здоровее особи [6]. В свою очередь физиологическое состояние особей играет заметную роль в формировании их поведенческого отклика.

Существенным преимуществом показателя фактической плодовитости у непарного шелкопряда является простота его измерения в полевых условиях на основе подсчета яиц в кладках.

В работе использованы результаты исследований в типичных очагах массовых размножений непарного шелкопряда в порослевых нагорных дубравах Базарно-Карабулакского опытного мехлесхоза Саратовской обл. При описании участков исследований регистрировали общую крутизну и экспозицию склонов и локальные особенности этих показателей, основные лесоводственные характеристики (состав пород, средние показатели толщины стволов и высоты деревьев по породам, степень сомкнутости крон и равномерность распределения деревьев по площади участка, наличие или отсутствие прогалин, густота и особенности размещения подроста, подлеска, травянистого покрова).

В первой декаде сентября, по завершении лёта бабочек, в участках древостоев с разной плотностью популяции производили измерение линейных размеров кладок на всех деревьях каждого опытного участка и сбор кладок непарного шелкопряда с 10-20 деревьев, а также по несколько кладок с подроста и подлеска для последующего лабораторного анализа, отдельно отбирая кладки без признаков повреждения птицами, млекопитающими из отряда грызунов, кожеедами и т.п. Для каждого учетного дерева регистрировали его породу, диаметр ствола на высоте пня, особенности формы ствола, трещиноватость коры в комлевой части ствола. Очистку кладок от пушка и подсчет количества яиц в них (с разделением на нормально развивающиеся, неоплодотворенные и пораженные яйцеедами) производили в условиях стационарной лаборатории во ВНИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства.

В общей сложности было обследовано 22 участка леса, в которых на 547 деревьях обнаружено 1546 кладок яиц непарного шелкопряда, в том числе на 417 деревьях от одной до трех, на 86 – от четырех до шести, на 26 – от семи до девяти и на 18 деревьях – 10 и более кладок.

В данной работе использованы экспериментальные данные, полученные в восьми древостоях, пять из которых являются чистыми дубняками с единичной примесью других пород, в состав двух древостоев, наряду с дубом, входят липа, осина и сосна и один древостой представляет собой осинник с участием липы и клена. Древостои заметно различаются по ряду показателей (таблица 1), в том числе по степени сомкнутости крон, густоте подроста и подлеска и характеру размещения растительности нижнего яруса по площади лесных участков.

Наибольшим разнообразием локальных условий произрастания деревьев отличается пробная площадь 82-А: древостой расположен на юго-западном склоне с меняющимися крутизной и экспозицией и значительно варьирующей густотой подлеска (в основном бересклет бородавчатый). Сходные, но менее выраженные условия произрастания на пробной площади 71-В и 71-Г. Для насаждений в участках 70-А и 69-Б, помимо разнообразия древесных пород, характерен произрастающий куртинами подрост из липы и клена и неравномерно расположенный травяной покров – средней густоты в первом и редкий во втором участке. Пробные площади 67-А и 82-Б отличаются более однородными локальными условиями: оба насаждения расположены на ровной местности с небольшим уклоном на юго-восток, деревья основного яруса и редкий подлесок (бересклет бородавчатый) расположены по территории сравнительно равномерно. Наиболее однородные условия на пробной площади 55-А: густо растущие молодые деревца, выросшие на месте срубленного дубняка, сравнительно мало отличаются по размерам, и, главное, форме ствола, густой, равномерно расположенный травостой еще более нивелирует локальные условия.

На основе обобщения указанных особенностей отдельных опытных участков для каждого из них экспертным способом была дана оценка относительной степени разнородности микростадий как потенциальных мест откладки яиц бабочками непарного шелкопряда по 10-балльной шкале. Высший балл 10, характеризующий наибольшую разнородность микростадий, присвоен пробной площади 82-А; наименьшим баллом 2 оценены условия пробной площади 55-А.

Таблица 1

Лесоводственно-таксационные характеристики опытных участков

Пробная площадь	Состав пород	Бонитет	Возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр ствола, м	Степень сомкнутости крон	Подрост, подлесок*
82А	10Д ед ЛпКл	IV	50	13	14	0,55	Р
71В	10Д ед ЛпКл	V	45	10	11	0,50	Р
71Г	10Д ед ЛпКл	IV	45	13	13	0,80	Ср
70А	4Д4Лп1С1Ос + КлС	IV	30	10	14	0,70	Р
69Б	1С2Д3Лп4Ос	II	30	13	14	0,90	Ср
67А	10Д + КлБС	IV	40	12	14	0,65	Ор
82Б	10Д ед Лп	IV	60	11	13	0,60	Ор
55А	8Ос1Лп1Кл ед Д	III	15	5	5	0,95	О

***Примечание.** О – отсутствует, Ор – очень редкий, Р – редкий, Ср – средней густоты

Для целей настоящего исследования использованы результаты анализа кладок, собранных только с деревьев; объем полученных данных в отличие от данных по подросту и подлеску достаточен для применения методов вариационной статистики. В анализ включены данные по деревьям, на которые бабочками непарного шелкопряда было отложено не менее 4 кладок.

Количество учетных деревьев, отобранных для анализа, колебалось от 5 до 12 при общем количестве кладок яиц от 29 до 94 в одном участке древостоя; максимальное число кладок на одном дереве - 24 (пробная площадь 82-Б). Среднее число яиц в кладке в целом для опытных участков древостоев колебалось от 214,9 до 383,4, при этом для разных деревьев в пределах одной и той же пробной площади этот показатель варьировал весьма существенно. В частности, как видно из таблицы 2, среднее число яиц в кладках на отдельных деревьях пробной площади 82-А варьировало от 98,0 до 443,0; коэффициент вариации, равный 34,8%, характеризует изменчивость среднего числа яиц в кладке на разных деревьях этого участка леса как очень значительную. Несколько меньше показатель подеревной вариабельности среднего числа яиц в кладках на пробных площадях 71-В и 71-Г (соответственно 28,0 и 25,0%), в остальных опытных участках данный статистический показатель варьирует от 12,8 до 20,0%.

Как показал статистический анализ, коэффициент вариации среднего размера кладок на отдельных деревьях достоверно (с вероятностью более 99,9%) связан с показателем разнородности локальных участков: коэффициент корреляции $r = 0,950 \pm 0,127$.

Дисперсионный анализ фактических данных выявил существенные различия в средней величине кладок на учетных деревьях. Как видно из таблицы 3, средние размеры кладок на учетных деревьях пробных площадей 82-А, 71-В и 70-А различались с вероятностью более 95%: вычисленные значения критерия Фишера F_{ϕ} превышают соответствующие теоретические величины F_{05} . На одной пробной площади (69-Б) вероятность различий в среднем размере кладок близка к 95% уровню: $F_{\phi} = 2,65$ при $F_{05} = 2,78$. На остальных пробных площадях соотношение вычисленных и теоретических значений критерия Фишера свидетельствует о малой вероятности достоверного различия.

Анализ с использованием критерия t Стьюдента позволил оценить статистическую достоверность различий в средних размерах кладок для отдельных пар учетных деревьев. В общей сложности проанализировано 252 парных сочетания учетных деревьев: наибольшее для пробных площадей 71-Г и 82-А (соответственно 66 и 36), наименьшее – 69-Б (10), для остальных 5 пробных площадей – по 28 сочетаний.

В целом по всем опытным участкам в 54 из 252 случаях (21,4%) выявлены достоверные с вероятностью более 90% различия в средних размерах кладок яиц непарного шелкопряда, отложенных на разные деревья, при этом в 3 случаях вероятность достоверного различия превысила 99,9%, в 7 случаях – 99% и в 25 случаях – 95%. Нетрудно заметить, что количество достоверных различий при парном сравнении учетных деревьев весьма близко соотносится с комплексным показателем разнородности микростаций на соответствующих пробных площадях: на пробной площади 82-А с наиболее пестрыми микростациональными условиями выявлено 18 достоверных сочетаний (с вероятностью более 90%) из 36, тогда как на пробной площади 82-Б с существенно более однородными условиями, расположенной на другом склоне нагорья, не выявлено ни одного такого сочетания.

Из таблицы 2 видно, что на пробной площади 82-А заметно выделяется учетное дерево № 5, средний размер кладок на котором оказался достоверно меньше аналогичного показателя для 8 остальных проанализированных деревьев. Из 7 обнаруженном на этом дереве кладок в трех оказалось менее 40 яиц (9, 22 и 37), в одной – 95 и в трех остальных соответственно 138, 152 и 233 яйца. Кроме того, при анализе данных по остальным 8 деревьям на этой пробной площади выявлены достоверные различия в средних размерах кладок еще для 10 парных сочетаний.

Таблица 2

Результаты парного сравнения средних размеров кладок на 9 учетных деревьях (УД) пробной площади 82-А по критерию t Стьюдента

Номер учетного дерева	Разность средних оценок числа яиц к кладкам на дереве (над диагональю таблицы) и вычисленные значения критерия t Стьюдента для парных сочетаний деревьев (под диагональю таблицы)								
5	98,0	107,3	345,0	190,1	144,0	208,7	238,1	236,2	148,7
11	1,85 ¹⁾	205,3	237,7	82,8	36,7	101,4	130,8	128,9	41,5
23	4,50***	2,77*	443,0	154,9	201,0	136,3	106,9	108,9	196,3
25	3,99**	1,36	1,96 ¹⁾	288,1	46,1	18,6	48,0	46,0	41,4
24	3,31**	0,63	2,62*	0,97	242,0	64,7	94,1	92,2	4,7
31	4,88**	1,77 ¹⁾	1,79 ¹⁾	0,40	1,52	306,7	29,4	27,5	60,0
29	4,13***	1,89 ¹⁾	1,25	0,79	1,64	0,52	336,1	1,9	89,4
6	4,79***	2,06 ¹⁾	1,36	0,87	1,87 ¹⁾	0,57	0,03	334,2	87,4
26	3,79**	0,76	2,64*	0,95	0,12	1,57	1,65	1,93 ¹⁾	246,7

Примечание: по диагонали таблицы приведено среднее число яиц в кладках на данном дереве; символами показаны вероятности достоверного различия: *** - 99,9%, ** - 99%, * - 95%, ¹⁾ – 90%.

В результате корреляционного анализа для некоторых пробных площадей выявлена зависимость среднего размера кладок на учетных деревьях от диаметра их ствола. Наиболее тесна данная связь для пробной площади 82-А: коэффициент корреляции равен

$0,646 \pm 0,289$ при уровне вероятности $P > 90\%$. Положительные, но достоверные с меньшей степенью вероятности показатели связи получены для пробных площадей 71-В, 67-А и 82-Б. По данным для пробных площадей 71-Г и 70-А связь между средним размером кладок и толщиной ствола учетных деревьев характеризуется коэффициентами корреляции соответственно $0,224 \pm 0,308$ и $0,077 \pm 0,407$; ошибки коэффициентов корреляции в данном случае заметно больше самих показателей связи, что говорит о малой вероятности существенности анализируемой связи. Корреляционный анализ данных по пробным площадям 69-А и 55-А не проводили из-за малого числа учетных деревьев на первой и малой вариабельности толщины стволов учетных деревьев на второй площади.

Как следует из эмпирических уравнений линейной регрессии, рассчитанных на основе экспериментальных данных и приведенных в таблице 6, при увеличении диаметра ствола деревьев на 1 см среднее число яиц в кладках, отложенных бабочками, возрастало в среднем от 4,6 яиц/кл. на пробной площади 82-Б до 18,6 яиц/кл. на пробной площади 82-А. Другими словами, имеется прямая связь между толщиной стволов деревьев и размерами кладок, отложенных бабочками непарного шелкопряда на комлевую часть стволов этих деревьев.

Результаты исследования позволяют рассматривать избирательность мест откладки яиц бабочками-самками непарного шелкопряда не только с количественной, но и качественной точки зрения. Количественная составляющая термина «избирательность микростадий бабочками-самками» позволяет дифференцировать микростанции по числу бабочек, избравших их для откладки яиц, качественная составляющая этого термина - по фактической плодовитости бабочек и, косвенно, по величине особей, их физиологическому состоянию, морфологическому типу и т.п. При этом характеристики микростадий с наибольшими количественными и качественными показателями избирательности могут значительно различаться. В частности, в условиях района исследований отмечена достоверная обратная зависимость числа отложенных кладок от толщины ствола деревьев дуба [2]. В то же время, как показано выше, более крупные и, соответственно, более физиологически здоровые бабочки-самки непарного шелкопряда чаще выбирают толстые деревья, которые отличаются большим количеством и глубиной трещин в коре комлевой части ствола, представляющих собой одно из лучших укрытий яиц от хищников и паразитов. Различия в предпочитаемых микростациях в данном случае обусловлены особенностями качественной структурой популяции непарного шелкопряда, в которой, судя по оценкам фактической плодовитости, как правило, количественно доминируют более мелкие имаго-самки: ряд распределения кладок по числу яиц обычно характеризуется отчетливо выраженной левой, положительной асимметрией [5].

При обсуждении полученных результатов следует учитывать, что бабочки-самки непарного шелкопряда вынуждены производить поиск мест для откладки яиц в условиях острого дефицита времени. После выхода из экзувия в месте окукливания (чаще всего в периферийной части ветвей нижней части кроны дерева) бабочка с достаточно большой скоростью совершает чаще всего лишь один кратковременный полет протяженностью в несколько метров или десятков метров, в ходе которого она и совершает выбор места для откладки яиц. По нашим наблюдениям, в условиях района исследований имаго-самки непарного шелкопряда способны к весьма дальним перелетам: как минимум, на несколько сотен метров. Лимитирующим фактором, в значительной мере определяющим поведение бабочек-самок в период лёта и дальность их перелетов, по-видимому, является угроза гибели от хищных лесных птиц. В этих условиях удачный выбор места откладки яиц во многом зависит от остроты реакции особи, способности мгновенно сделать удачный выбор микростанции, что напрямую связано с физиологическим состоянием насекомого.

Таким образом, достоверно установлено, что различающиеся по качественным признакам особи различаются и по предпочитаемым местам откладки яиц. Особи с лучшими качественными показателями обладают более ярко выраженной способностью к поиску оптимальных микростадий. Проведенный анализ позволяет говорить о вполне определенной этологической гетерогенности популяции имаго-самок непарного шелкопряда, базирующейся на различиях в физиологическом состоянии насекомых, и, соответственно, об изменчивости их микростадиальной избирательности при изменениях качественной структуры популяции в разные фазы вспышек массового размножения.

Наиболее заметно расслоение популяции по результативности поискового поведения бабочек-самок проявляется в насаждениях с наибольшей дифференциацией качества микростадий. В условиях района исследований такие насаждения характеризуются низкой степенью сомкнутости крон, сочетающейся с меняющейся крутизной и экспозицией локальных участков склонов, неравномерным размещением подроста и подлеска, большим разбросом индивидуальных таксационных параметров деревьев основного яруса.