

УДК 630*453.768.24

Р.В. Власов

Власов Ростислав Владимирович родился в 1973 г., окончил в 1995 г. С.-Петербургскую лесотехническую академию, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории ландшафтного лесоводства С.-Петербургского НИИ лесного хозяйства. Имеет 20 печатных работ, в основном по проблемам влияния лесохозяйственных мероприятий на короедов.



ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОСЕЛЕНИЙ КРОЕДА-ГРАВЕРА ПО ПОВЕРХНОСТИ СПЕЦИФИЧЕСКОГО КОРМОВОГО СУБСТРАТА

Рассмотрено пространственное размещение поселений короёда-гравера по поверхности деревьев ели, обработанных арборицидом раундап и окольцованных механическим способом. Показано значение взаимного расположения поселений с точки зрения внутривидовой конкуренции.

Ключевые слова: внутривидовая конкуренция, гравер, ель, индекс агрегации, размещение поселений.

Выбор кормовых объектов и процесс их заселения – критические фазы в жизненном цикле короёдов (Coleoptera, Scolytidae). Сопrotивляемость и кормовые качества растений-хозяев, а также внутривидовая конкуренция насекомых служат факторами их смертности на этих этапах [1, 3, 5, 6, 8–10]. На выживаемость насекомых и внутривидовую конкуренцию влияет, среди прочего, пространственное размещение поселений в пределах заселяемого дерева [7, 19, 25].

Несмотря на обилие публикаций с разносторонним анализом популяций короёдов, пространственное размещение их поселений по поверхности кормового субстрата и методы оценки взаимного расположения поселений в отечественной литературе освещены слабо. В основных работах по изучению обыкновенного гравера (*Pityogenes chalcographus* L.) нет данных о взаимном расположении семей и степени их агрегации. В зарубежных источниках этим моментам уделено больше внимания.

Основой наших исследований послужили материалы, собранные в 1997–2002 гг. в ОЛХ «Сиверский лес» (Гатчинский район Ленинградской области). Работа выполнена в рамках наблюдений за поведением короёдов в древостоях, пройденных химическим уходом. Ее целью было: 1) определить характер пространственного размещения поселений гравера относительно друг друга по поверхности деревьев; 2) установить влияние взаимного расположения и размера семей на внутривидовые отношения.

Пробные площади (ПП) размером 0,10 ... 0,56 га заложены в лесных культурах ели, требующих разреживания. Основные характеристики древостоев: возраст 20 ... 40 лет, средний диаметр 8,0 ... 10,2 см, густота 1,7 ... 4,0 тыс. деревьев на 1 га. Тип условий местопроизрастания – кислич-

ный и черничный. Варианты разреживания включали инъекцию в стволы деревьев арборицида раундап (глифосат) и механическое кольцевание. На ПП обработано от 50 до 368 деревьев со средним диаметром 5,8 ... 7,0 см.

Моделями для учета служили деревья ели, отмирающие в результате обработки и пораженные гравером. В общей сложности выпилено 70 отрезков (круговых палеток) с поселениями гравера, в расчетах оказалось возможным использовать 63. Расстояния между поселениями находили либо непосредственным измерением на самих палетках, либо по формулам, используя координаты поселений [25]. Измерения проводили на палетках без коры. Поскольку в этом случае входные каналы короеда не всегда могли быть точно установлены, мы определяли с точностью до 0,1 см расстояние от центров брачных камер (БК) до четырех ближайших.

Для выявления степени агрегации семей гравера использовали метод расстояний от случайной точки до объекта, предложенный Э. Пиелу [22] и признанный одним из лучших среди дистанционных [21]. Случайные точки (100 для каждой палетки) получены с помощью генератора случайных чисел программы MS Excel (Microsoft Corporation). Далее вычисляли расстояния от этих точек до центров ближайших БК и рассчитывали индекс Пиелу по формуле $\alpha = \pi D \omega$, где D – плотность поселения, семей/дм²; ω – среднее квадратов расстояний от случайной точки до БК. Поскольку α при случайном распределении равно не 1, а $(n-1)/n$ (n – число измеренных расстояний), то для наглядности значения α умножали на $n/(n-1)$, получая относительное α . Число объектов при использовании индекса Пиелу должно быть не менее 6 [25], и на 5 палетках вычислить α было невозможно.

По мере увеличения порядкового номера ближайшей БК стандартное (среднее квадратическое) отклонение расстояний в абсолютных значениях увеличивалось, а коэффициент вариации уменьшался (см. таблицу). Подобные закономерности отмечены и в размещении деревьев в буковых лесах Карпат [12]. Судя по значениям коэффициента вариации на отдельных ПП (20 ... 40 %), гравер стремился поддерживать расстояние между БК на определенном уровне. Вид кормового субстрата (инъектированные либо окольцованные деревья) практически не повлиял на фактическое минимальное расстояние до первой ближайшей БК (0,7 ... 1,0 см). Дж. Байерс [18] предложил понятие минимально допустимого расстояния между ближай-

Характеристика расстояний между центрами брачных камер гравера на деревьях ели

№ ПП	Число палеток	Ближайшие БК и их число	Расстояние до ближайших БК, см				Коэффициент вариации, %
			Минимум	Среднее значение	Максимум	Стандартное отклонение	
2Е (инъекция)	14	1 (198)	0,7	2,7	5,6	0,86	32
		2 (173)	1,3	3,5	6,6	0,99	28
		3 (158)	2,2	4,1	9,4	1,11	27
		4 (144)	2,4	4,8	11,8	1,29	27
3Е	14	1 (167)	0,7	2,9	6,4	0,98	34

(кольцевание)		2 (149)	1,6	3,9	8,2	1,07	27
		3 (135)	1,9	4,6	10,7	1,28	28
		4 (128)	2,2	5,2	11,8	1,38	26
4Е (инъекция)	15	1 (428)	0,7	2,1	4,9	0,72	34
		2 (401)	1,2	2,7	5,7	0,73	27
		3 (384)	1,5	3,2	7,6	0,81	25
		4 (362)	2,0	3,6	7,1	0,81	23
8Е (инъекция)	10	1 (191)	0,9	2,4	4,8	0,87	36
		2 (178)	1,6	3,3	6,6	0,92	28
		3 (165)	2,3	4,0	6,7	0,93	23
		4 (147)	2,6	4,6	7,8	1,00	22
9Е (инъекция)	8	1 (129)	1,0	2,5	5,7	0,99	40
		2 (129)	1,4	3,6	6,8	1,12	31
		3 (116)	2,6	4,4	7,8	1,00	23
		4 (94)	3,0	4,9	8,1	0,99	20

Примечание. В таблицу не включена пробная площадь 1Е, так как только две палетки было возможно использовать в расчетах.

шими поселениями, которое, как он полагает, контролируется поведенчески, наследственно закреплено, относительно независимо от плотности поселения и может быть параметром популяции или вида.

Размер семей короедов и их размещение взаимосвязаны. Для наглядности и удобства анализа этих факторов были объединены данные по отдельным ПП с инъекцией. Минимальное расстояние между ближайшими поселениями возрастало с увеличением числа самок в семье как на инъектированных, так и на окольцованных деревьях (рис. 1 *а, б*). Одновременное возрастание длины ходов с увеличением числа самок в семье [2] свидетельствует о том, что большие семьи первыми заселяли кормовой субстрат (при наличии достаточного пространства) [11]. Среднее расстояние между ближайшими поселениями было относительно постоянным при изменении

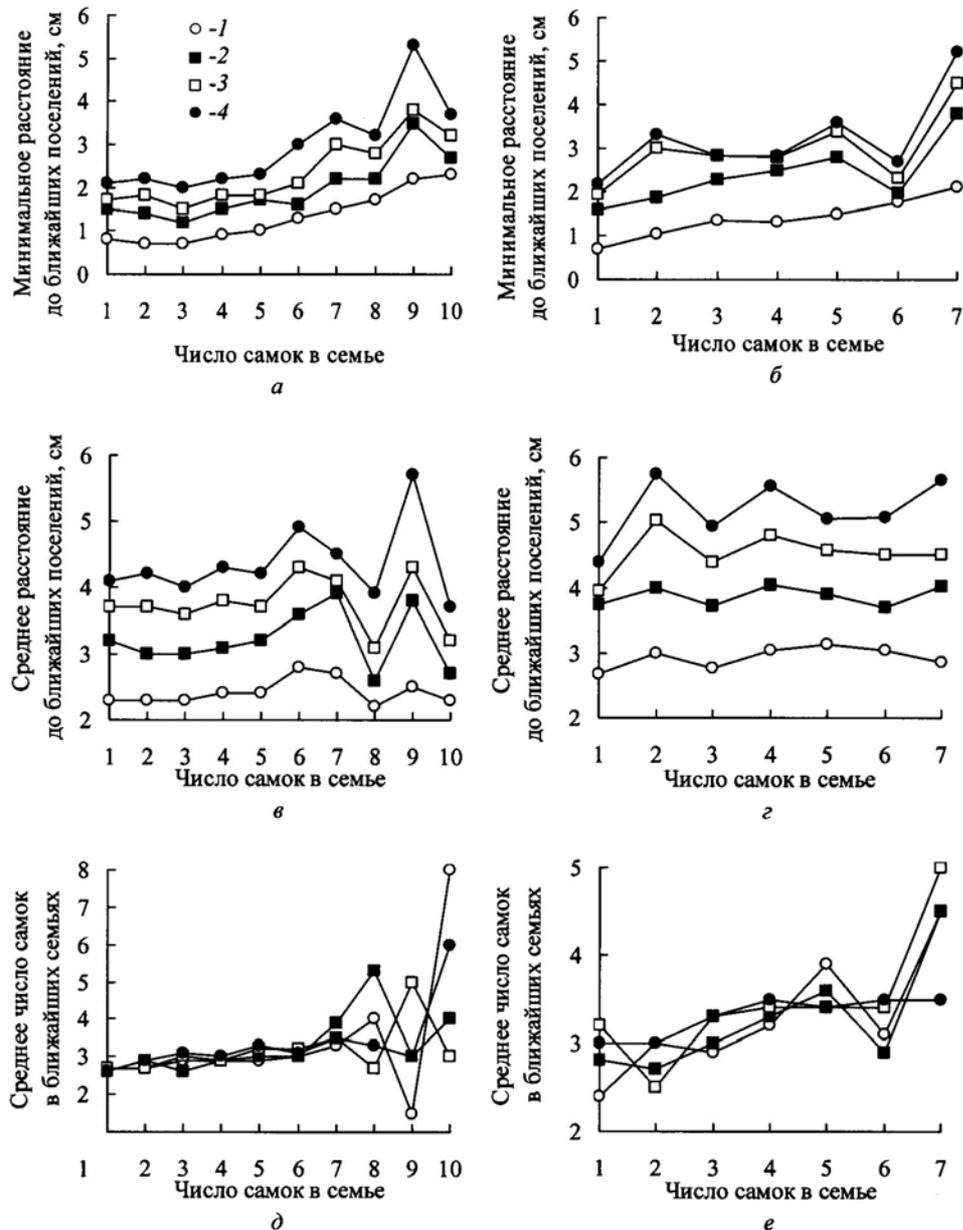


Рис. 1. Взаимосвязь размера семей короеда-гравера и их размещения на инъектированных (а, в, д) и окольцованных (б, г, е) деревьях ели: 1–4 – порядковый номер ближайших поселений

размера семьи (рис. 1 в, г). Колебания значений при наличии шести и более самок в семье на инъектированных деревьях можно объяснить малым числом таких семей (в сумме 4,4 % от общего их числа). Соседство семей определенного размера отражает последовательность заселения деревьев (в по-

Рис. 2. Зависимость размещения поселений короледа-гравера от плотности поселения на деревьях ели, обработанных раундапом. Горизонтальная линия обозначает случайное размещение (относительный индекс Пиелю равен 1)



рядке уменьшения числа самок) при сокращении доступного пространства (рис. 1 *д, е*). Крупные семьи первыми заселяли субстрат. Ближайшие окружающие их семьи, которые появились позже и имели меньше возможностей выбора места, в среднем мельче. Семьи с 1-2 самками предположительно заселяли субстрат последними, поэтому их окружали более крупные семьи.

Считают, что пространственное размещение поселений короледа зависит от плотности поселения, изменяясь от группового при низких плотностях до случайного и равномерного [9, 18, 23–25]. В наших опытах только на одной из 58 палеток было отмечено достоверно групповое размещение. В основном оно было равномерным (43 палетки) или случайным (14 палеток). Зависимость индекса Пиелю от плотности поселения на деревьях, обработанных раундапом, выражена слабо (рис. 2), однако ее наличие в целом подтверждается. На окольцованных деревьях эта зависимость не обнаружена. Полученные результаты отчасти объясняются причинами методического характера: 1) недостатком числа палеток с малыми плотностями поселения (менее 3 семей/дм²); 2) измерением расстояний между центрами БК, а не входными отверстиями; на палетках без коры; 3) наличием на некоторых палетках поселений других короледа. Необходимость избегать внутривидовой конкуренции возникает уже при плотности поселения 2-3 семьи/дм², поскольку с этого момента гравер стремился к более равномерному поселению (рис. 2).

Средняя длина маточных ходов гравера и его продукция (число молодых жуков на 1 дм², самку или семью) на отдельных палетках в наших экспериментальных условиях оказались связанными со степенью агрегации поселений. Максимальные значения этих показателей достигались при относительном индексе Пиелю 0,600 ... 0,775 (окольцованные деревья) и 0,650 ... 0,850 (инъектированные деревья).

Короледа активно выбирают место для своих поселений и обычно стремятся к равномерному размещению по поверхности кормового субстрата [4, 15, 16, 18 – 20, 25]. Этим обеспечивается рациональное освоение площади питания, снижение внутривидовой конкуренции и максимизация про-

дукции [4, 20, 25]. К механизмам, предположительно регулирующим размещение поселений, относят визуальную, обонятельную и звуковую коммуникацию насекомых, а также структуру поверхности коры [13–16, 18 – 20, 25]. Короеды обладают плохим зрением [17]. Звуковая коммуникация (стридуляция) у гравера, по-видимому, отсутствует [15, 16]. Влияние структуры коры деревьев в нашем случае маловероятно, так как были взяты молодые деревья небольшого диаметра с тонкой гладкой корой. Поэтому, скорее всего, для гравера имеет значение реакция на химические сигналы (феромоны). Для четкого понимания механизмов размещения поселений необходимы углубленные исследования различных видов коммуникации короедов.

Таким образом, выяснено, что при заселении короедом-гравером специфического кормового субстрата имеют место: увеличение минимального и поддержание относительно постоянного среднего расстояния между поселениями с возрастанием размера семьи равномерное размещение поселений, сокращение числа самок у более поздних поселений, стремление максимизировать длину маточных ходов и продукцию при равномерном размещении. Подобное поведение короеда ведет к ослаблению внутривидовой конкуренции.

Автор выражает благодарность Т.А. Семаковой за критические замечания по рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Васечко, Г.И. Оценка роли факторов смертности в динамике численности короедов [Текст] / Г.И. Васечко // Чтения памяти Н.А. Холодковского. – Л.: Наука, 1982. – Вып. 34. – С. 54–91.
2. Власов, Р.В. Искусственно созданный отпад как кормовой объект для обыкновенного гравера *Pityogenes chalcographus* L. (Coleoptera, Scolytidae) [Текст] / Р.В. Власов // Леса Евразии – Восточные Карпаты: матер. IV Междунар. конф. молодых ученых. – М.: МГУЛ, 2004. – С. 139–141.
3. Демаков, Ю.П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты) [Текст] / Ю.П. Демаков. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 2000. – 416 с.
4. Исаев, А.С. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов [Текст] / А.С. Исаев, Г.И. Гирс. – Новосибирск: Наука, 1975. – 348 с.
5. Исаев, А.С. Популяционная динамика лесных насекомых [Текст] / А.С. Исаев [и др.]. – М.: Наука, 2001. – 374 с.
6. Катаев, О.А. Особенности размножения стволовых насекомых в ельниках [Текст] / О.А. Катаев // Лесная энтомология: тр. ВЭО. – Л.: Наука, 1983. – Т. 65. – С. 54–108.
7. Киселев, В.В. Внутривидовые механизмы регуляции плотности популяции большого листовенничного короеда [Текст] / В.В. Киселев, В.М. Яновский // Проблема динамики численности насекомых-вредителей таежных лесов. – Красноярск: ИЛИД, 1976. – С. 3–11.
8. Маслов, А.Д. Факторы смертности короеда-типографа [Текст] / А.Д. Маслов, Л.С. Матусевич // Лесоведение. – 1990. – № 6. – С. 11–18.
9. Мозолевская, Е.Г. Анализ популяций сосновых лубоедов [Текст] / Е.Г. Мозолевская // Лесная энтомология: тр. ВЭО. – Л.: Наука, 1983. – Т. 65. – С. 19–40.

10. Мозолевская, Е.Г. Влияние состояния насаждений на динамику численности короедов [Текст] / Е.Г. Мозолевская // Чтения памяти Н.А. Холодковского. – Л.: Наука, 1982. – Вып. 34. – С. 3–24.
11. Рафес, П.М. Длина ходов и численность потомства короедов в зависимости от плотности поселения на примере малого лубоеда Холодковского [Текст] / П.М. Рафес // Сообщ. лаборатории лесоведения АН СССР. – М., 1962. – Вып. 6. – С. 167–190.
12. Цурик, Е.И. Размещение деревьев в буковых пралесах Карпат и оценка методов расчета их густоты [Текст] / Е.И. Цурик // Лесн. хоз-во. – 1981. – № 11. – С. 47–50.
13. Byers, J.A. Behavioral mechanisms involved in reducing competition in bark beetles [Text] / J.A. Byers // Holarctic Ecology. – 1989. – Vol. 12, N 4. – P. 466–476.
14. Byers, J.A. Chemical ecology of bark beetles [Text] / J.A. Byers // Experientia. – 1989. – Vol. 45. – P. 271–283.
15. Byers, J.A. Dirichlet tessellation of bark beetle spatial attack points [Text] / J.A. Byers // J. Animal Ecology. – 1992. – Vol. 61, N 3. – P. 759–768.
16. Byers, J.A. Grid cell contour mapping of point densities: bark beetle attacks, fallen pine shoots, and infested trees [Text] / J.A. Byers // Oikos. – 1992. – Vol. 63, N 2. – P. 233–243.
17. Byers, J.A. Host tree chemistry affecting colonization in bark beetles [Text] / J.A. Byers // Chemical Ecology of Insects. 2 / R.T. Cardé and W.J. Bell [ed.]. – New York: Chapman and Hall, 1995. – P. 154–213.
18. Byers, J.A. Nearest neighbor analysis and simulation of distribution patterns indicates an attack spacing mechanism in the bark beetle, *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) [Text] / J.A. Byers // Environ. Entomol. – 1984. – Vol. 13, N 5. – P. 1191–1200.
19. Hedden, R.L. Spatial attack pattern of a Western Washington Douglas-fir beetle population [Text] / R.L. Hedden, R.I. Gara // Forest Science. – 1976. – Vol. 22, N 1. – P. 100–102.
20. Nilssen, A.C. Spatial attack pattern of the bark beetle *Tomicus piniperda* L. (Col., Scolytidae) [Text] / A.C. Nilssen // Norw. J. Entomol. – 1978. – Vol. 25, N 2. – P. 171–175.
21. Payandeh, B. Comparison of methods for assessing spatial distribution of trees [Text] / B. Payandeh // Forest Science. – 1970. – Vol. 16, N 3. – P. 312–317.
22. Pielou, E.C. The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations [Text] / E.C. Pielou // J. Ecology. – 1959. – Vol. 47, N 3. – P. 607–613.
23. Prenzel, B.G. Within-tree dynamics of mass attack by *Dendroctonus pseudotsugae* (Coleoptera: Scolytidae) on its host [Text] / B.G. Prenzel, W.G. Laidlaw, H. Wieser // Can. Ent. – 1999. – Vol. 131, N 5. – P. 635–643.
24. Raffa, K.F. The role of host plant resistance in the colonization behavior and ecology of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) [Text] / K.F. Raffa, A.A. Berryman // Ecol. Monographs. – 1983. – Vol. 53, N 1. – P. 27–49.
25. Saarenmaa, H. Modeling the spatial pattern and intraspecific competition in *Tomicus piniperda* (Coleoptera, Scolytidae) [Text] / H. Saarenmaa // Commun. Inst. For. Fenn. – 1983. – N 118. – P. 1–40.

ФГУ СПбНИИЛХ

Поступила 14.11.05

R.V. Vlasov

Spatial Attack Pattern of Bark Beetle *Pityogenes chalcographus* on Specific Food Substrate

Spatial attack pattern of bark beetle *Pityogenes Chalcographus* L. (Coleoptera, Scolytidae) on spruce trees treated with arboricide Roundup and girded mechanically is considered. Significance of the attack location for intraspecific competition is shown.