АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР • 1979

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ · ВЫП. 119

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ

СВЕРДЛОВСК

УДК 578.087

«Применение количественных методов в экологии». Сб. статей. Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

В сборнике обсуждены вопросы выбора признаков, сбора и анализа материала в экологической работе. На конкретном материале показано применение оригинальных или новых для экологии методов: последовательного анализа и вычисления расстояния Махаланобиса для черепных признаков песцов из разных фаз численности, определения характера связи между варьирующими признаками, определения объема мозга млекопитающих и связи его с весом тела, простых методов изучения поведения грызунов, определения погрызов листьев и вычисления индексов биоценотического сходства.

При обсуждении ряда методических вопросов, таких как выбор показателя для оценки метаболизма животных, использование «эпигенетических» признаков черепа и оценка сочетанности функций по сезонным колебаниям признаков, затронуты вопросы общебиологического характера.

Сборник представляет интерес для экологов и зоологов широкого профиля.

Ответственный редактор
В. С. Безель

© УНЦ АН СССР, 1979. П $\frac{21004—906}{055(02)7}$ 24—1979

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ 1979

И. А. БОГАЧЕВА

УПРОЩЕННЫЙ МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ ДОЛИ ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ, ИЗЪЯТОЙ ЛИСТОГРЫЗУЩИМИ НАСЕКОМЫМИ

Листогрызущие насекомые в количественном отношении — один из наиболее важных путей перехода вещества и энергии с первого трофического уровня на следующий. Обычно в лесных биогеоценозах они потребляют около 10% листовой массы (Злотин, Ходашева, 1973; Rotacher и др., 1954; Bray, 1961, 1964; Kaczmarek, 1967, Smith, 1972; Chew, 1974), а по некоторым данным (Рафес, 1968; Kitazawa, 1967) — даже до 30—40%. С такими величинами нельзя не считаться при определении продукции, произведенной каким-либо видом растений или фитоценозом в целом. С другой стороны, определение количества потребленного корма необходимо при изучении биологии фитофагов. И, наконец, эти данные нужны при рассмотрении внутрибиогеоценотических закономерностей и цепей питания.

При определении фитомассы, изъятой растительноядными животными, можно идти двумя принципиально различными путями. Один путь, «от животного», заключается в следующем. Определяя прямым или косвенным путем (газообмен, расчет через продукцию или экскреты с использованием энергетических коэффициентов) потребление корма животным и привлекая материалы по численности животных и другие показатели, исследователь может получить данные по потреблению корма изучаемым видом животных за единицу времени — сутки, вегетационный сезон, время существования одной генерации и так далее. С другой стороны, определить количество изъятой листовой поверхности можно по следам деятельности листогрызущих насекомых, по погрызам на листьях, хотя часто это весьма сложно.

Будем рассматривать определение изъятия фитомассы листогрызущими насекомыми по погрызам листьев в конце сезона. Прежде всего заметим, что многие авторы (Медведев, Каландадзе, 1972; Rotacher и др., 1954; Bray, 1964; Kaczmarek, 1967; Haukioja, Niemelä, 1974, и др.) советуют применять этот метод, не делая никаких ссылок на его ограниченность. Однако другие авторы считают этот путь или вообще неприемлемым, или при-

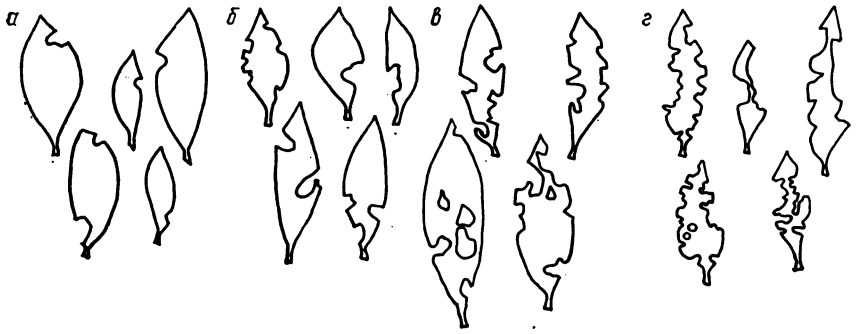
емлемым лишь с известными оговорками. Дело в том, что к концу сезона величина отверстия, которое было фактически выедено насекомым, меняется, так как лист растет (Varley, 1967). Райхл и другие (Reichle и др., 1973) считают, что надо принимать во внимание рост листа, пропорционально которому растягивается и отверстие. Наконец, П. М. Рафес (1970, 1972) и Смит (Smith, 1972) считают, что отверстие в листе изменяется не пропорционально росту листа: оно загнивает с краев и становится больше. Эти авторы не считают возможным определять величину изъятия по отверстиям в листе в конце вегетационного сезона (Рафес и др., 1972). Видимо, в каждом конкретном случае исследователь должен сначала убедиться, что, измеряя выеденные отверстия в конце сезона, он имеет дело с реальными величинами изъятия. Если отверстие в листе увеличивается пропорционально увеличению общей площади листа, то его доля от площади листа остается неизменной в течение сезона.

Если наблюдатель будет определять процент изъятия в конце сезона, то при обычной процедуре измерений ему предстоят огромные затраты времени и утомительный, однообразный труд. Эта обычная процедура состоит в следующем. Все листья в пробе разделяются на поврежденные и неповрежденные, и обе порции взвешиваются; отверстия в листе измеряются на миллиметровой бумаге; изъятая площадь переводится в весовые единицы, для чего взвешиваются листовые высечки заранее известной площади; вычисляется процент изъятия. Основную долю времени при этом отнимает измерение отверстия в листьях, особенно если поврежденных листьев в пробе много. Поэтому многие исследователи пытались механизировать эту работу путем использования различных планиметров или хотя бы получать фотографические отпечатки листьев, измерять отверстия в которых можно уже не в полевой, а в лабораторной, более спокойной обстановке (Pond и др., 1970; Robinson и др., 1970; Kogan, 1972; Peters и др., 1973). Другие авторы пытаются повысить точность измерений, оценивая площадь мелких погрызов с помощью окулярмикрометра (Медведев, Каландадзе, 1972).

Мы хотим предложить другой метод измерения отверстий, выеденных в листе, с помощью которого можно определять потребление насекомыми листовой массы в процентах от общей. Величина повреждения оценивается при этом в баллах с последующим переводом балльной оценки в относительные величины изъятия.

Процедура наших измерений состояла в следующем.

1. Отбор проб. В зависимости от задачи исследования пробы могут представлять из себя побеги, срезанные с одной ветки, растения или какой-либо характеризуемой площадки. Важно, чтобы пробы достаточно полно представляли изучаемый объект. Собственно, для работы нужны только листья, но при взятии проб удобнее срезать облиственные побеги.



Оценка повреждений листьев листогрызущими насекомыми.
а — 1, *б* — 2, *в* — 3, *г* — 4 балла.

2. Оценка повреждений каждого листа в пробе в баллах. Нами была разработана шестибалльная шкала: 0 баллов — лист не поврежден; 1 балл — в листе один-два небольшие отверстия; 2 балла — в листе один-три более крупных или несколько мелких отверстий; 3 балла — несколько довольно крупных отверстий, захватывающих основные жилки листа, или целый ряд мелких; 4 балла — множественные повреждения листа; 5 баллов — изъято (на глаз) более 50% поверхности листа (см. рисунок). Рекомендуем исследователю сделать такую эталонную шкалу (зарисовка 10—20 листьев каждого балла повреждения) до начала работы и следить все время, чтобы по ходу работы принцип оценки оставался неизменным.

3. Перевод балльной оценки повреждения в единицы потребления. Эталонную балльную шкалу лучше всего составлять прямо на миллиметровой бумаге. Это сразу же позволит подсчитать для каждого листа соответствующий ему процент изъятия площади и затем средний процент для 1, 2, 3, 4 баллов. Повреждение в 5 баллов, составляющее от 50 до 100% изъятия листовой пластины, невозможно измерить точно, поэтому мы считали его равным 75%. Далее, предполагая, что первоначальная площадь листьев любой степени повреждения была одна и та же (что является известным упрощением), определяем общий процент изъятия площади листьев. Для этого необходимо средний процент, соответствующий каждому баллу, перемножить на процент листьев, имеющих данную степень повреждения, и сложить затем полученные результаты. Вычисления при этом идут по следующей схеме (табл. 1).

Чтобы пользоваться балльным методом, необходимо, конечно, в первую очередь быть уверенным, что при этом получаются результаты, близкие к оценке прямым методом. При этом мы исходили из следующего. Для того, чтобы оценить повреждение на какой-то сравнительно небольшой площади высокого кустар-

Таблица 1

Определение балла повреждения во взятой пробе

Колич. баллов	Колич. листьев разной степени повреждения		Средний процент изъятия, соответствующий данному баллу	Площадь, изъятая насекомыми, % от общей
	экз.	% от общего		
0	120	75,98	0,00	0,00
1	15	9,49	1,70	0,1613
2	6	3,79	6,50	0,2463
3	3	1,89	12,10	0,2286
4	8	5,06	31,00	1,5686
5	6	3,79	75,00	2,8425
Всего . .	158	100,00	—	5,0473

ника, мы брали 10 проб, срезая все облиственные побеги ивы с куста в проекции $1/2 \times 1/2$ *м*. Ошибка среднего *m* составляла при таких определениях около 15%. Примерно такую же ошибку мы получаем на низком редком кустарнике при анализе 20 проб, так как неоднородность материала в этом случае заметно выше. Полевая обработка этих 10 или 20 проб занимает у исследователя значительное время — четыре — пять дней работы. Обычно желательно бывает за короткий период (10—15 дней) провести такие работы в нескольких разных местах; поэтому тратить на работу в одном месте больше четырех — пяти дней невозможно, и невольно приходится мириться со сравнительно большой ошибкой (15%). Значит, будет достаточно, если балльным методом мы будем получать результаты, которые укладываются внутри $M \pm m$, т. е. их отклонение от результатов абсолютного метода не превысит 15%.

Мы предприняли оценку одного и того же материала балльным и прямым методами. Было проанализировано 86 проб, каждая из которых, взятая с отдельного невысокого растения ивы, содержала от 10 до 307 листьев (в среднем 129). Отклонение результатов, полученных путем балльной оценки, по сравнению с прямым методом составило в среднем 26,2%, причем отдельные балльные определения отклонялись от реальной величины вдвое и иногда несколько больше. Из 86 определений 51 выходило за пределы желательной ошибки (15%).

Исследованный нами материал группировался по вариантам, причем в каждом варианте было по 6—10 проб. Мы проанализировали этот же материал иначе, считая за одну большую пробу весь вариант. Теперь мы имели 10 таких больших проб; в среднем в каждой пробе было около 1100 листьев (от 599 до 1462). Этот материал снова был оценен двумя методами, результаты представлены в табл. 2.

Таблица 2

Сравнение величин изъятия листовой поверхности, полученных разными методами

№ варианта	Размеры изъятия, % от общей площади		Отклонение балльной оценки от абсолютной, %
	по абс. оценке	по балльной оценке	
1	2,66	2,41	9,4
2	2,10	1,82	13,3
3	1,33	1,28	3,8
4	1,85	1,51	18,4
5	1,41	1,50	6,4
6	1,95	1,68	13,8
7	3,69	3,49	5,4
8	2,43	3,22	32,5
9	3,05	2,64	13,4
10	4,70	4,18	11,1

Из табл. 2 видно, что наибольшее отклонение от прямой оценки составило 32,5%, среднее — 13,1%, и только два из 10 определений вышли за пределы желательной нам ошибки в 15%. Следовательно, отобрав с площадки пробу объемом в 1000—2000 листьев, мы получаем результаты, достаточно близкие к тем, которые получаются прямым методом.

Наиболее быстрая процедура балльной оценки в полевых условиях состоит в следующем. Исследователь отбирает с интересующего его массива кустарников пробу таким образом, чтобы она содержала около 2000 листьев. Надо только стремиться к тому, чтобы проба была взята равномерно по площади и высоте растений, т. е. побеги должны срезаться из разных точек участка и на разной высоте кроны. Затем следует изготовить на миллиметровке эталонную шкалу, после чего можно перейти к собственно балльной оценке. Не удаляя листья с веток, оценивают повреждения каждого листа в баллах, производя следующую запись: 0; 1; 1; 0; 0; 0; 5; 2; 0; 0; 2; 0 и т. д. Эталонная шкала и эта запись — все, что необходимо для последующего анализа материала в лабораторных условиях. Интересующий исследователя результат будет получен при затратах не четырех — пяти дней полевого времени, как при прямом методе оценки, а всего 4—5 *ч.* Время последующей лабораторной обработки материала при обоих методах примерно одинаково.

Выигрыш во времени при работе в поле — главное преимущество балльного метода перед прямым. Более того, балльный метод не требует специального оборудования, кроме куска миллиметровой бумаги и карандаша, а при прямой оценке необходимы весы, использование которых в поле не всегда удобно.

Исследователь легко и просто может обучиться балльному методу оценки изъятой площади. Не обязательно придерживаться нашей точки зрения на то, какие повреждения следует оценивать одним баллом, какие — двумя и т. д. Более того, не обязательна именно шестибалльная шкала оценки; можно выработать свою собственную шкалу с иным количеством баллов. Важен сам принцип: установить соответствие каждого балла своей шкалы с величиной изъятой площади и перевести балльную оценку в относительные величины изъятия.

Следует, однако, указать на важное обстоятельство, ограничивающее применение балльного метода оценки повреждений. Мы пробовали этот метод только при небольших размерах повреждений, потому что с более значительными изъятиями в естественных условиях не сталкивались. Ни в одной из 86 проб изъятие не превышало 11%. Как мы уже указывали, нормальные размеры изъятия в естественных биогеоценозах относительно невелики, поэтому область применения балльного метода достаточно широка. Не видим мы препятствий к использованию этого метода и при средней степени повреждения. Если же в пробах будет встречаться слишком много листьев, повреждения которых мы оцениваем пятью баллами, то балльный метод перестанет быть точным, так как измерить сильно объеденный лист по миллиметровке нельзя. По этой же причине примерной будет и прямая оценка. В этом случае нужны модификации обоих методов.

Если исследователю необходимо узнать не только процент изъятия площади листьев, но и реально потребленную насекомыми биомассу листьев, он должен еще внести в полученные им результаты поправку на рост листа. В простейшем случае, когда выеденное в листе отверстие растягивается пропорционально всей поверхности листа, довольно легко внести эту поправку, измеряя величину листьев во время нанесения растениям массовых повреждений и вторично осенью. Наконец, если растение распускается рано и раскрывает сразу все листья, ошибка в определении изъятой фитомассы может быть малой (Reichle и др., 1973); тогда можно не делать поправку на рост листьев.

Выводы

1. Балльный метод оценки изъятой площади листьев дает нам величины, близкие к реальным. Если проба около 2000 листьев, то среднее отклонение результата балльной оценки от действительной величины изъятия будет немногим более 10%.

2. Этот метод по сравнению с прямым дает примерно десятикратную экономию времени в полевых условиях. Он прост и не требует специального оборудования.

3. В изложенном виде метод применим для оценки небольших и средних повреждений.

4. Из-за довольно большого объема пробы метод может быть применен для определения повреждений на отдельных достаточно крупных кустах и деревьях, а также на участках с однородным растительным покровом.

ЛИТЕРАТУРА

Злотин Р. И., Ходашева К. С. Влияние животных на автотрофный цикл биологического круговорота.— Проблемы биогеоценологии. М., «Наука», 1973.

Медведев Л. Н., Каландадзе Н. И. Опыт учета потребления листвы березы фитофагами.— Лесоведение, 1972, № 1.

Рафес П. М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М., «Наука», 1968.

Рафес П. М. Принципы определения ущерба, наносимого насекомыми лесу.— Труды МОИП, отд. биол., 1970, т. 38.

Рафес П. М. О взаимодействиях между листогрызущими насекомыми и кормовым растением.— Докл. АН СССР, 1972, т. 207, № 2.

Рафес П. М., Гниненко Ю. И., Соколов В. К. О взаимодействиях дерева и листогрызущих насекомых.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1972, т. 77, № 6.

Bray J. R. Measurements of leaf utilisation as an index of minimum level of primary consumption.— Oikos, 1961, vol. 12, N 1.

Bray J. R. Primary consumption in three forest canopies.— Ecology, 1964, vol. 45, N 1.

Chew R. M. Consumers as regulators of ecosystems: an alternative to energetics.— Ohio J. Sci., 1974, vol. 74, N 6.

Haukioja E., Niemelä P. Applicability of laboratory measurements of consumption to field population of Dineura viridiborsata (Retz.) (Hymenoptera, Tenthredinidae) larvae.— Ann. Zool. Fennici, 1974, vol. 11.

Kaczmarek W. Elements of organisation in the energy flow of forest ecosystems (preliminary notes).— Sec. prod. terrestrial ecosystems, 1967, vol. II.

Kitazawa Y. Common metabolism of soil invertebrates in forest ecosystems of Japan.— Там же.

Kogan M. Fluorescence photography in the quantitative evaluation of feeding by phytophagous insects.— Ann. Entomol. Soc. Amer., 1972, vol. 65, N 1.

Peters J. C., Boldt P. E., De Loach C. J. Photometric and geometric estimates of leaf surface area of cabbage, mustard and turnip plants as an aid to studying insect population dynamics.— J. Econ. Entomol., 1973, vol. 66, N 1.

Pond D. D., Moore C. A., Howe D. E. Photographi prints for assessing potato flea beetle damage.— Там же, 1970, vol. 63, N 5.

Reichle D. E., Goldstein R. A., Van Hook R. J., Dodson G. J. Analysis of insect consumption in a forest canopy.— Ecology, 1973, vol. 54, N 5.

Robinson P. P., Shands W. A., Stormann C. L., Simpson G. W. An improved optical planimeter for measuring the area of detached leaves used in estimating populations of aphids.— J. Econ. Entomol., 1970, vol. 63, N 4.

Rotacher J. S., Blow F. E., Potts S. M. Estimating the quantity of tree foliage in oak stands in the Tennessee Valley.— J. Forestry, 1954, vol. 52.

Smith P. H. The energy relations of defoliating insects in a hazel coppice.— J. Animal. Ecol., 1972, vol. 41, N 3.

Varley G. C. The effect of grazing by animals on plant productivity.— Sec. prod. terrestrial ecosystems, 1967, vol. II.