

Стратегия освоения насекомыми
кормовых объектов
в очаге массового размножения:
анализ с использованием моделей
пространственных точечных процессов

Секретенко О.П., Ковалев А.В., Суховольский В.Г.

*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
МНЦИЭСО при Президиуме КНЦ СО РАН
Красноярск*

План

1. Черный пихтовый усач. Взаимодействие с деревом и древостоем
2. Черный пихтовый усач. Заселение ствола
3. Предварительный анализ размещения насечек
4. «Взаимодействие» между насечками: моделирование и тестирование
5. Что у других фитофагов? Тополевая моль-пестрянка
6. Заключение

Основной вопрос

Оптимизируют ли насекомые-фитофаги на стадии откладки яиц размещение будущих личинок?

Какие факторы насекомые-фитофаги могут учитывать при размещении яиц

1. Конкуренция личинок за корм

«.....поведенческие реакции насекомого обеспечивают ему оптимальное размещение потомства на кормовом объекте и соответственно достаточно высокую выживаемость.»

«.....уже на стадии откладки яиц усач «программирует» такую плотность, при которой конкуренция на личиночной стадии сводится к минимуму.....»

Исаев А.С., Рожков А.С., Киселев В.В. Черный пихтовый усач Monochamus urussovi (Fisch.). Новосибирск: Наука, 1988. 272 с.

Какие факторы насекомые--фитофаги могут учитывать при размещении яиц:

2. Энтومорезистентность (иммунитет) растений

«...в ответ на дефолиацию или повреждение тканей растений в них запускается каскад защитных реакций путем увеличения продукции фитотоксинов, которые могут отрицательно сказываться на состоянии организма насекомого-фитофага.» Бахвалов С.А. и др. (2011) Влияние энтومорезистентности кормовых растений на популяционную динамику массовых видов насекомых-филлофагов. *Евразийский энтомолог. журнал* 10(3): 271–277.

«We document a novel case of cooperative behaviour, the aggregative oviposition of a leaf beetle, *Pyrrhalta viburni* Paykull, and the realised fitness benefit of overcoming a plant defensive response (wound tissue production).» Desurmont G.A., Weston P.A. (2011) Aggregative oviposition of a phytophagous beetle overcomes egg-crushing plant defences. *Ecological Entomology* 3: 335–343.

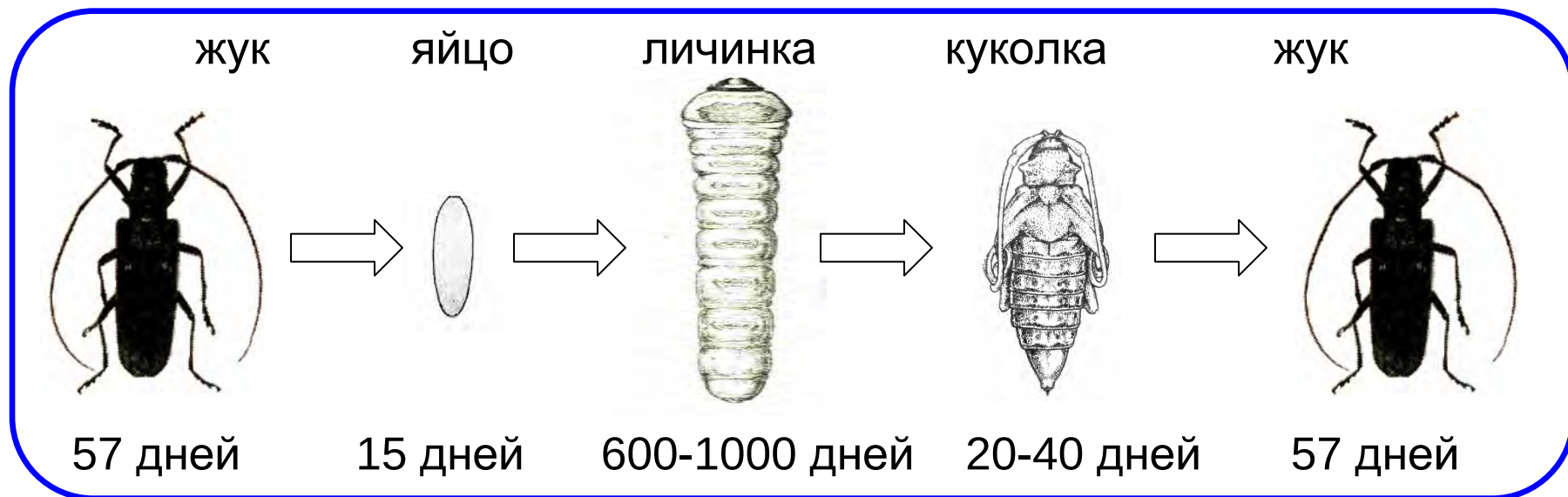


Черный пихтовый усач *Monochamus urussovi* Fisch.

Взаимодействие с деревом и насаждением

Развивается на хвойных породах. В пихтовниках образует очаги массового размножения

- Для откладки яиц (заселения) использует стволы ослабленных деревьев
- Жуки питаются корой побегов кроны, что может ослабить здоровое дерево и сделать его пригодным для заселения
- Личинки питаются под корой



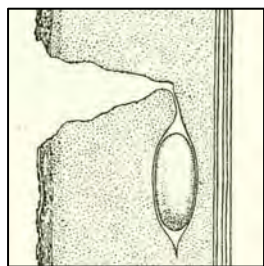
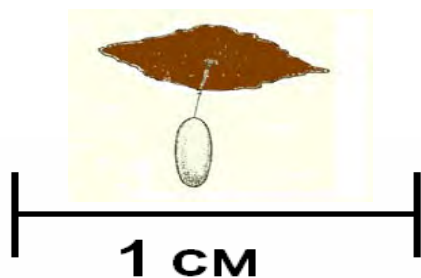
Цикл развития усача. Продолжительность 2-3 года

Черный пихтовый усач. Заселение ствоа. Насечки

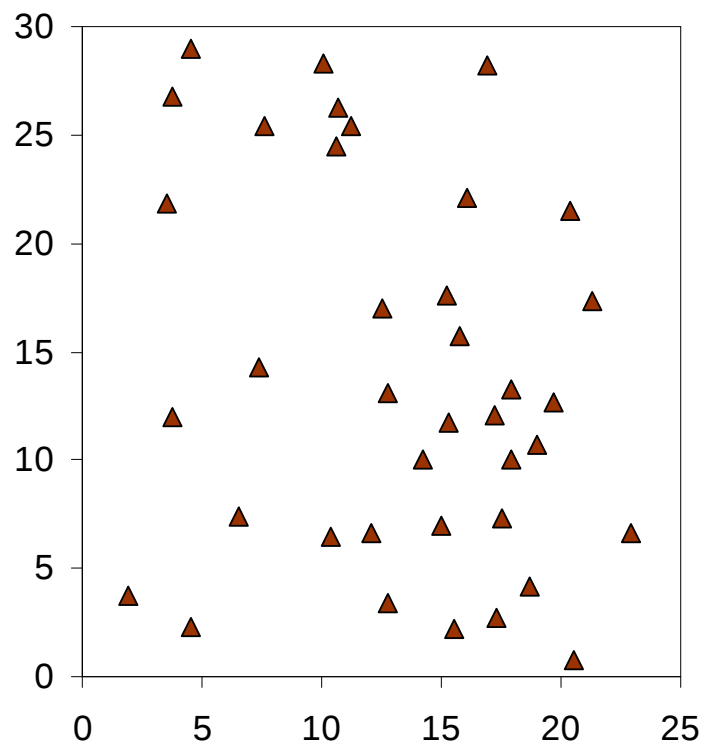
Самка помещает яйцо под кору через насечку.

Средняя плотность насечек 2 шт/дм².

Ствол к концу заселения покрыт насечками от комля до начала кроны.



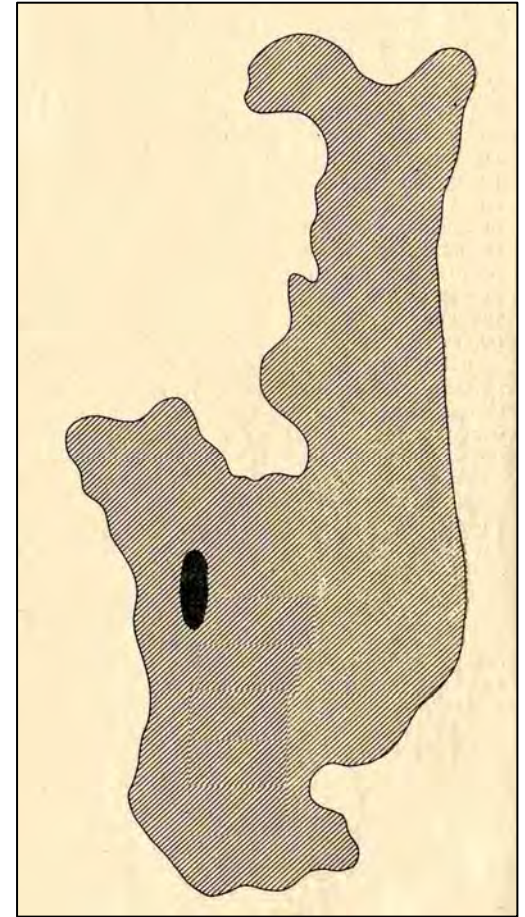
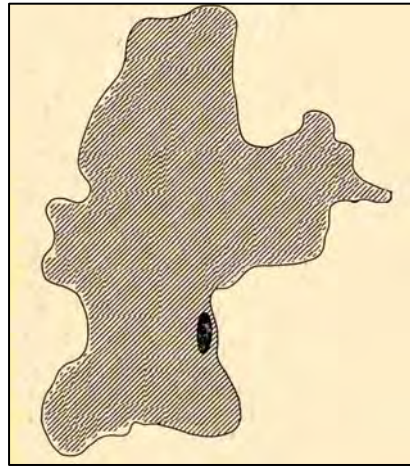
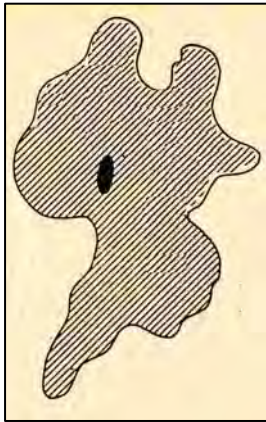
Насечки



Размещение насечек на коре пихты

Черный пихтовый усач. Площади питания личинок

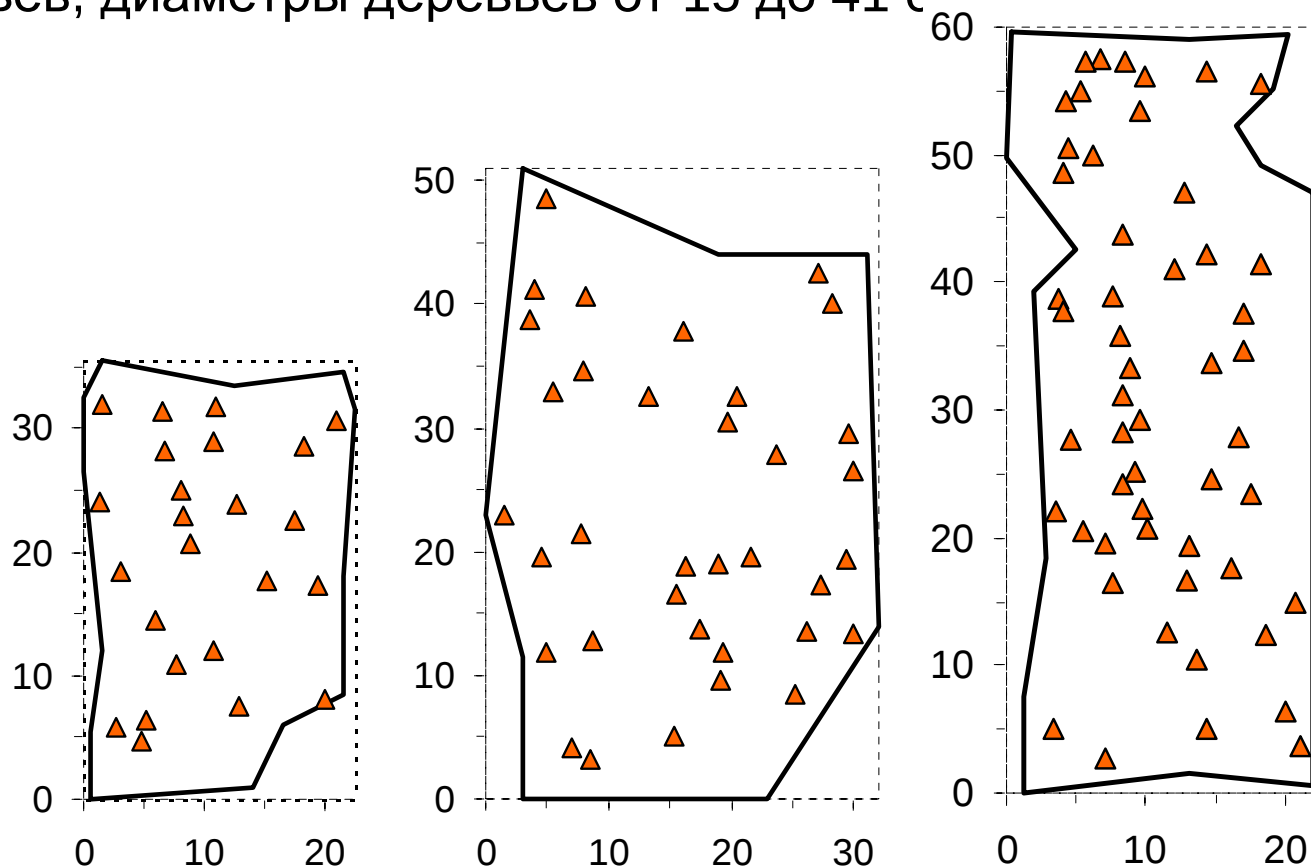
Личинки питаются лубом и заболонью, образуя к концу развития компактную подкорковую площадку размером до 1,2 дм². Для нормального развития одной особи нужна площадь 0,5 дм².



Площади питания личинок разного возраста

Материалы наблюдений

Координаты 317-ти насечек на развертках боковых поверхностей стволов 11 деревьев, диаметры деревьев от 15 до 41 см



Ствол с насечками

Учетные площадки - 11 многоугольников
величиной от 3 до 13 дм²

Заселение ствола усачом как пространственный точечный процесс

“Точечные процессы или случайные точечные поля суть математические модели для дискретных множеств точек, случайно распределенных в пространстве” (Д. Штойян, в кн. Введение в стохастическую геометрию / Амбарцумян Р.В., Мекке Й., Штойян Д. (1989) М. : Наука)

Последовательность изучения пространственного размещения насечек

- ☐ Предварительный анализ
 - Однородно ли размещение
 - Наблюдается ли «взаимодействие» насечек
- ☐ Моделирование
 - Выбор модели
 - Оценивание параметров модели
 - Проверка статистических гипотез
 - Проверка адекватности модели

Работа выполнена в пакете spatstat в среде статистических вычислений R:

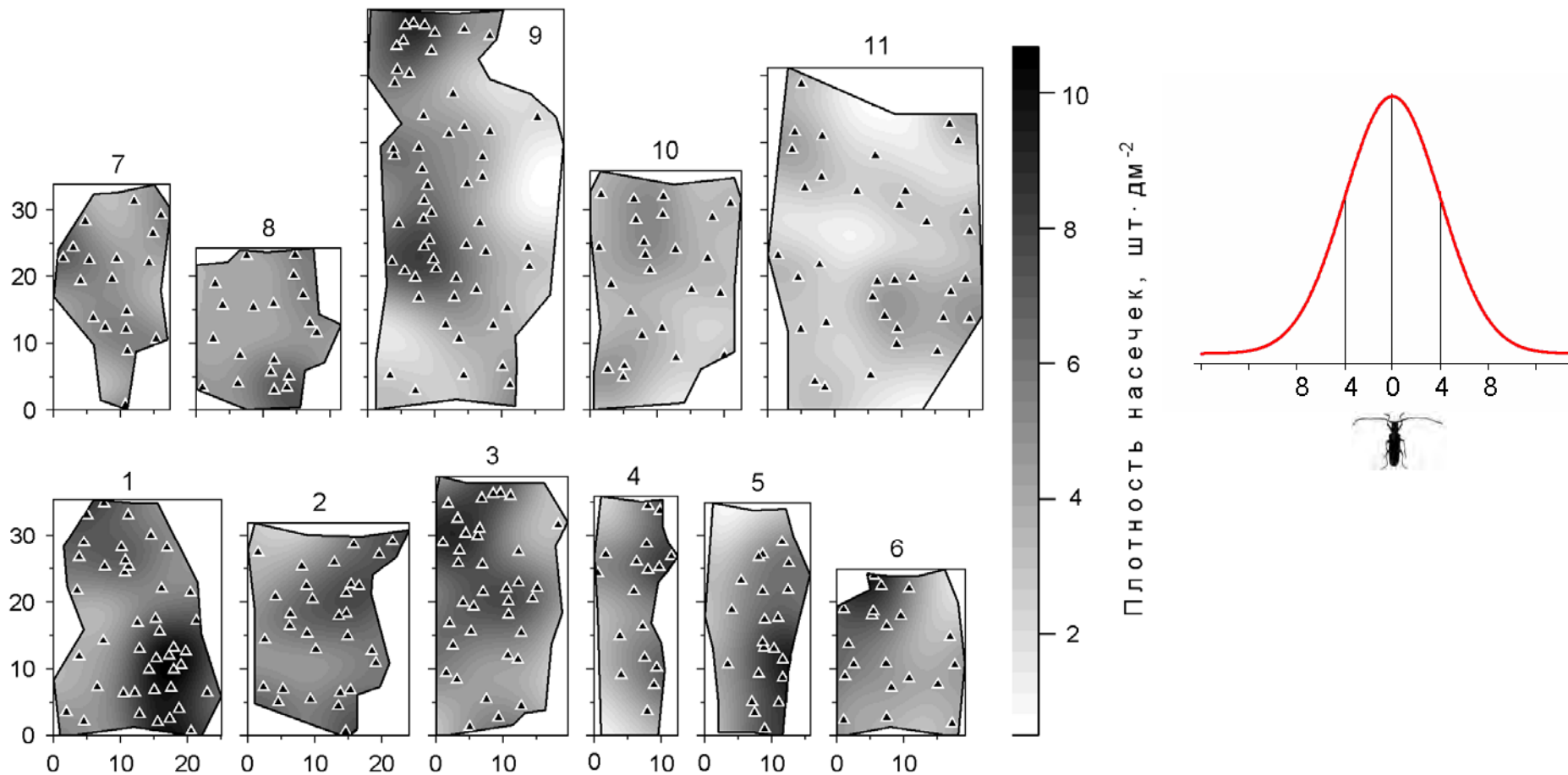
Baddeley A., Turner R. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns // Journal of Statistical Software. 2005. V. 12 (6), p. 1-42.

Однородно ли размещение насечек

Диаметр дерева, см	Плотность насечек, шт/дм ²
15	5.03
18	4.87
19	5.01
19	4.74
24	6.31*
27	5.60*
28	4.78
29	3.56
29	5.68*
35	2.77*
41	4.66

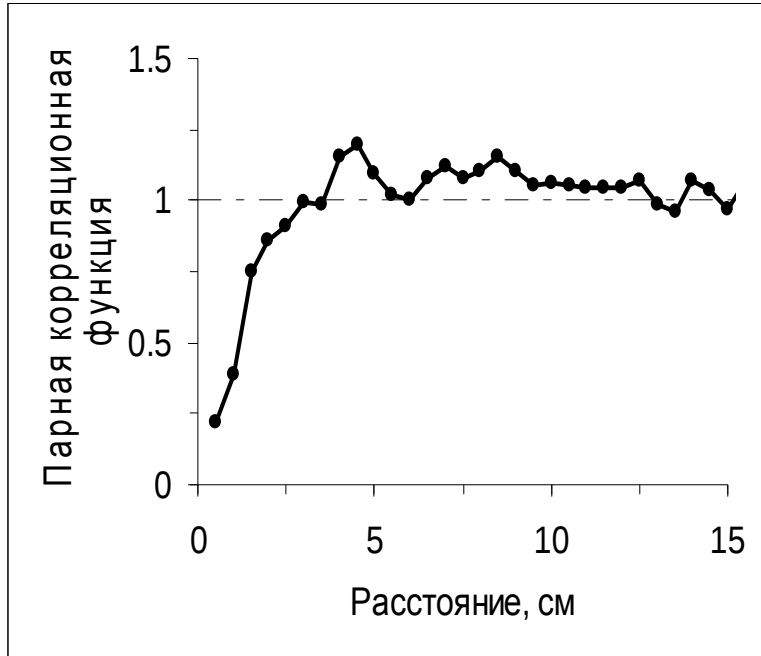
По критерию Фишера 10 деревьев
не различаются между собой
по плотности насечек ($p < 0.05$)

Непараметрическое оценивание плотности насечек сглаживанием с Гауссовским ядром



Локальная плотность при параметре сглаживания 4 см
лежит в диапазоне 2 – 10 шт/дм²

Независимо ли расположены насечки относительно друг друга?



Парная корреляционная функция $g(r)$ характеризует зависимость расположения точек процесса относительно друг друга.

Определяется через $K(r)$ - функцию Рипли, характеризующей среднее число точек в круге радиуса r с центром в “типичной” точке процесса

$$g(r) = \frac{1}{2\pi r} \frac{dK(r)}{dr}$$

Модель точечного процесса с парным взаимодействием

$$\lambda(u; \mathbf{X}) = b(u) \prod_{\substack{i=1 \\ x_i \neq u}}^n h(u, x_i)$$

$\lambda(u, \mathbf{X})$ – условная интенсивность точечного процесса

u – координата точки плоскости

$\mathbf{X} = \{x_1, \dots, x_n\}$ – координаты точечных элементов процесса

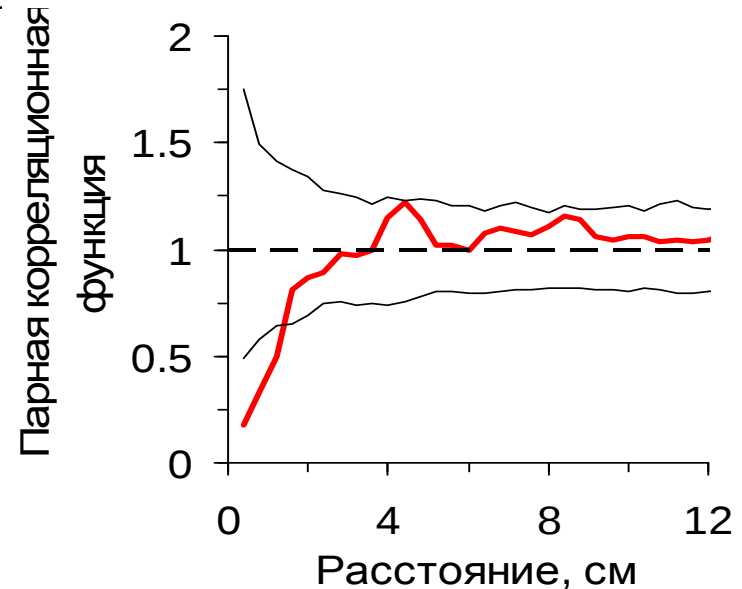
$b(u)$ - пространственный тренд интенсивности

$h(u, \mathbf{X})$ – функция взаимодействия

Проверка гипотезы согласия модели однородного процесса Пуассона с натурными данными методом Монте-Карло

- Нет взаимодействия между элементами процесса
- Интенсивность постоянна

$$\lambda(u, x) = \beta$$



Число реализаций модели 1500

Уровень значимости 0,05

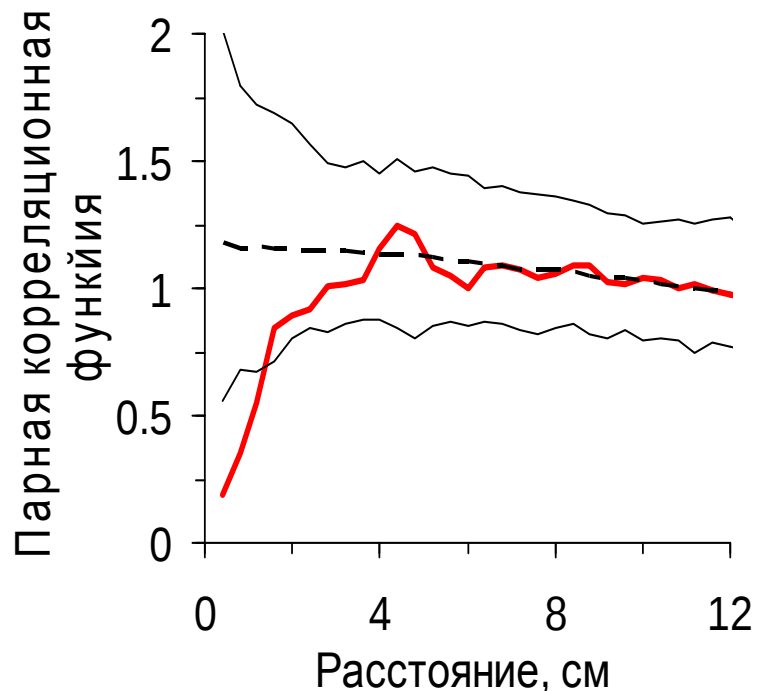
Тестирование гипотезы соответствия моделей и данных выполнено модифицированным методом огибающих

Grabarnik P., Myllymäki M., Stoyan D. (2011) Correct testing of mark independence for marked point patterns. Ecological Modelling 222: 3888–3894.)

Проверка гипотезы согласия модели неоднородного процесса Пуассона с натурными данными

- Нет взаимодействия между элементами процесса
- Интенсивность пропорциональна оцененной сглаженной плотности насечек

$$\lambda(u, x) = a\beta(u)$$



Число реализаций модели 1500

Уровень значимости 0,05

Однородная и неоднородная модели взаимодействующих точек

$$\lambda(u; X) = \beta \prod_{\substack{i=1 \\ x_i \neq u}}^n h(u, x_i) \quad \text{однородный ресурс}$$

$$\lambda(u; X) = b(u) \prod_{\substack{i=1 \\ x_i \neq u}}^n h(u, x_i) \quad \text{неоднородный ресурс}$$

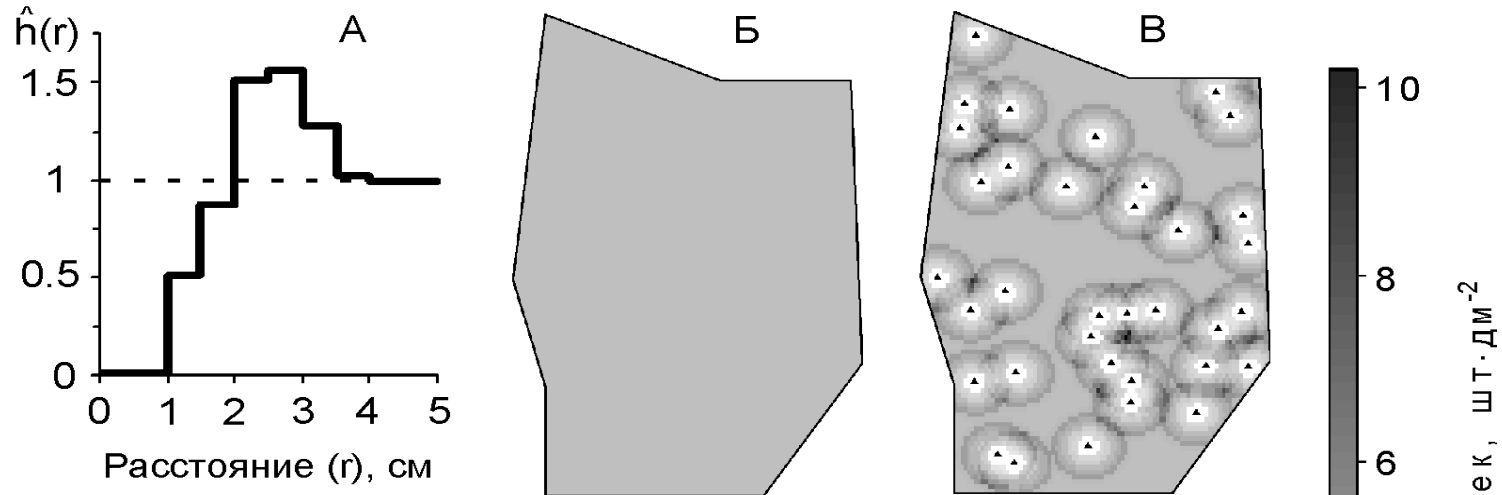
Функция взаимодействия задана в виде ступенчатой функции

$$h(r) = \begin{cases} \varphi_1 & r \leq 0.5\text{см} \\ \varphi_2 & 0.5\text{см} < r \leq 1\text{см} \\ \dots & \\ \varphi_8 & 3.5\text{см} < r \leq 4\text{см} \\ 1 & r > 4\text{см} \end{cases}$$

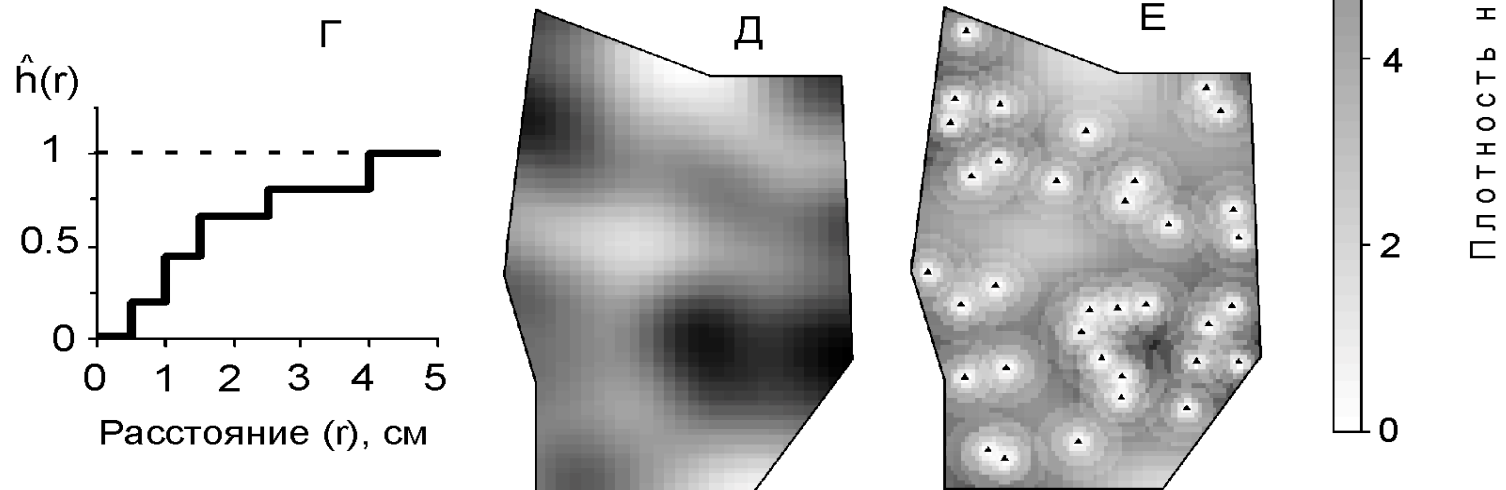
$\varphi_1, \dots, \varphi_8$ – числовые параметры функции взаимодействия, которые рассчитываются по имеющимся данным в результате «фитирования» модели путем максимизации функции псевдоправдоподобия.

Однородная и неоднородная модели взаимодействия точек

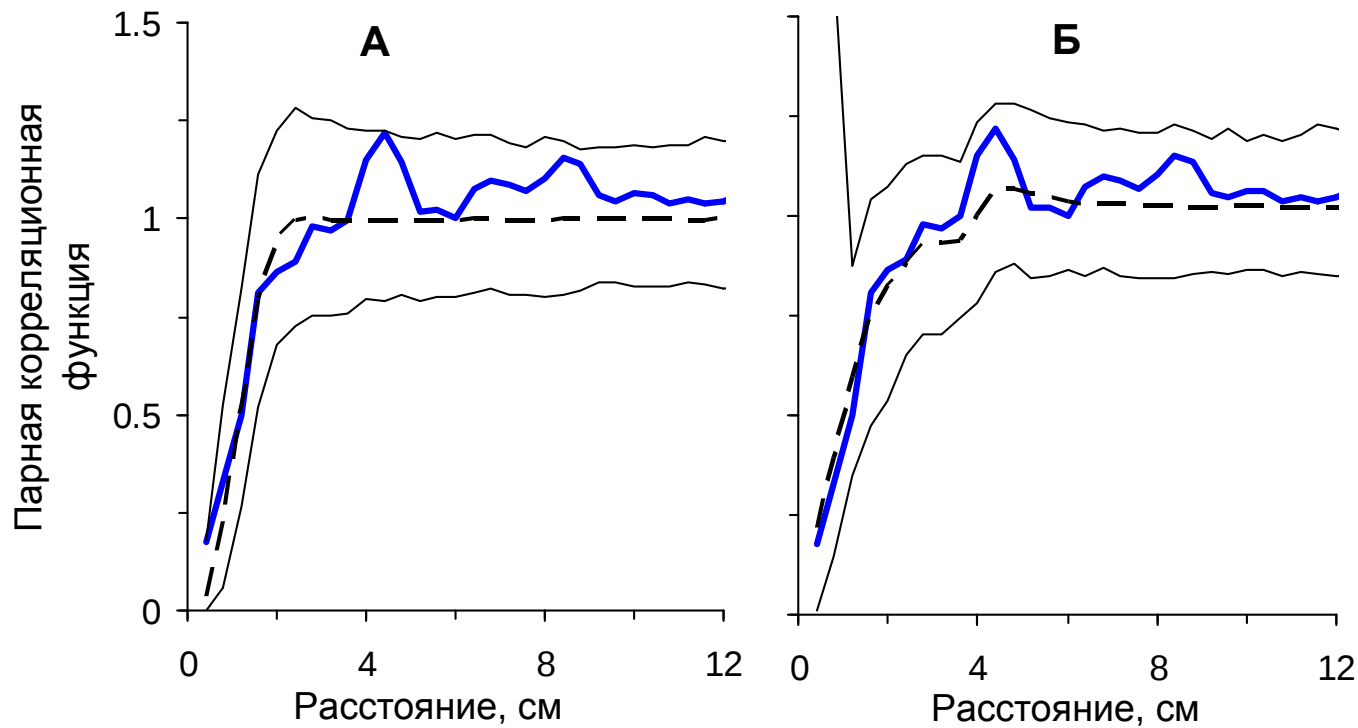
Модель 1: конкуренция-кооперация при однородном ресурсе



Модель 2: конкуренция за неоднородный ресурс



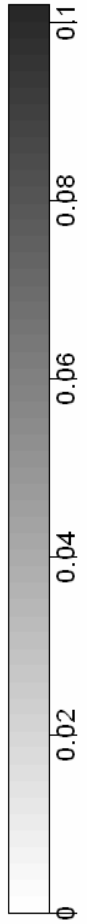
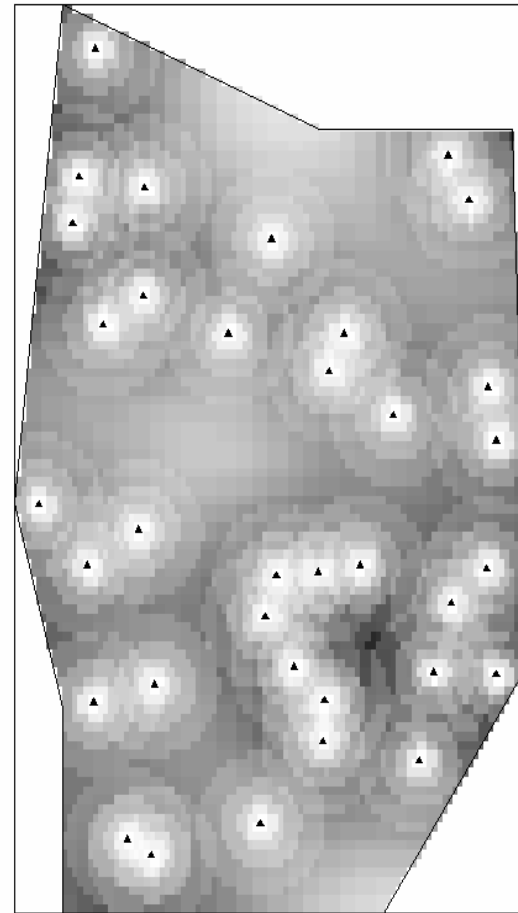
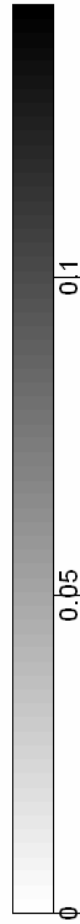
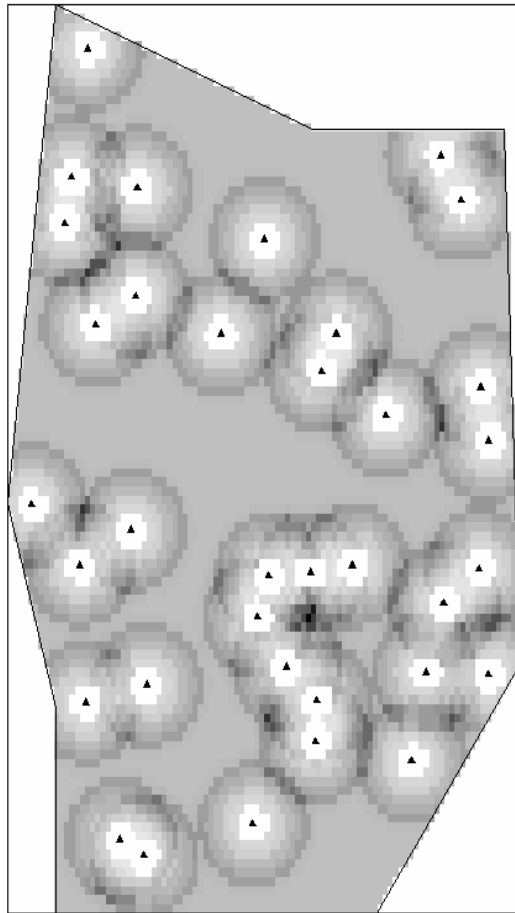
Проверка гипотезы согласия моделей однородного (А) и неоднородного (Б) процессов взаимодействия точек с натурными данными



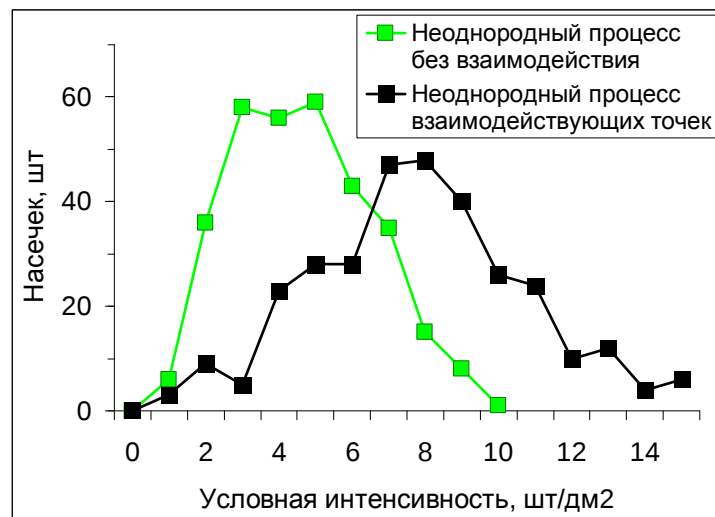
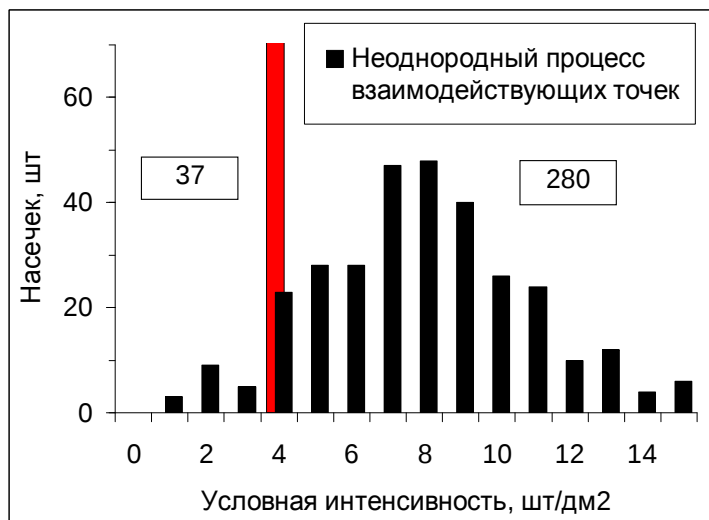
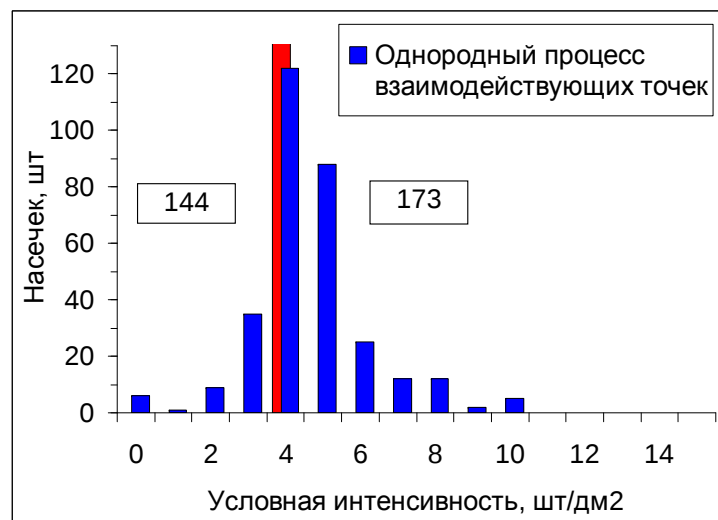
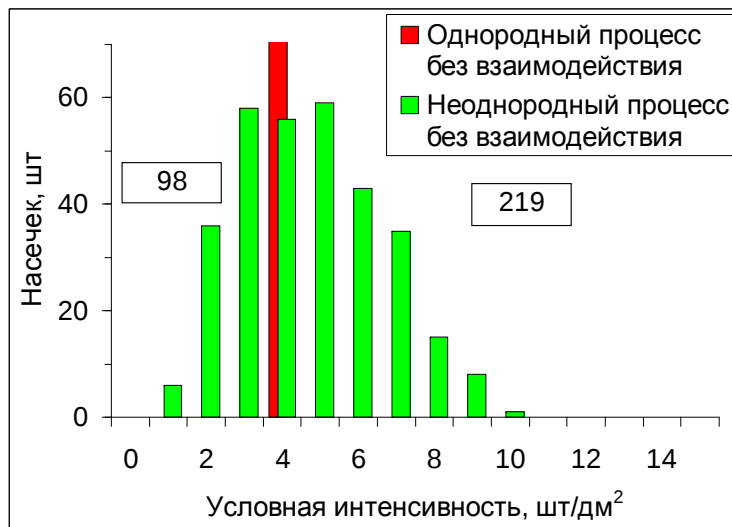
Итоги тестирования моделей

- Гипотезы о согласии с натурными данными моделей, не учитывающих взаимодействие насечек, отклоняются
- Гипотезы о согласии с натурными данными моделей, учитывающих взаимодействие насечек, не отклоняются

Условная интенсивность может быть рассчитана в каждой точке, где расположена насечка



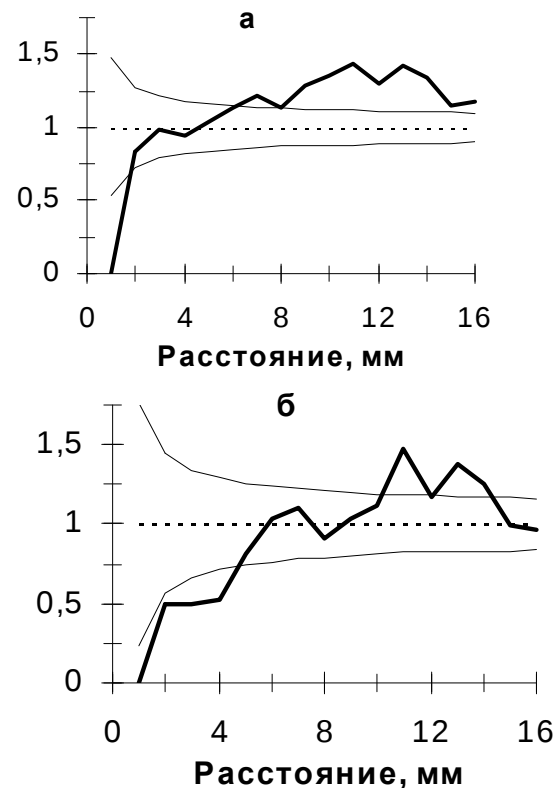
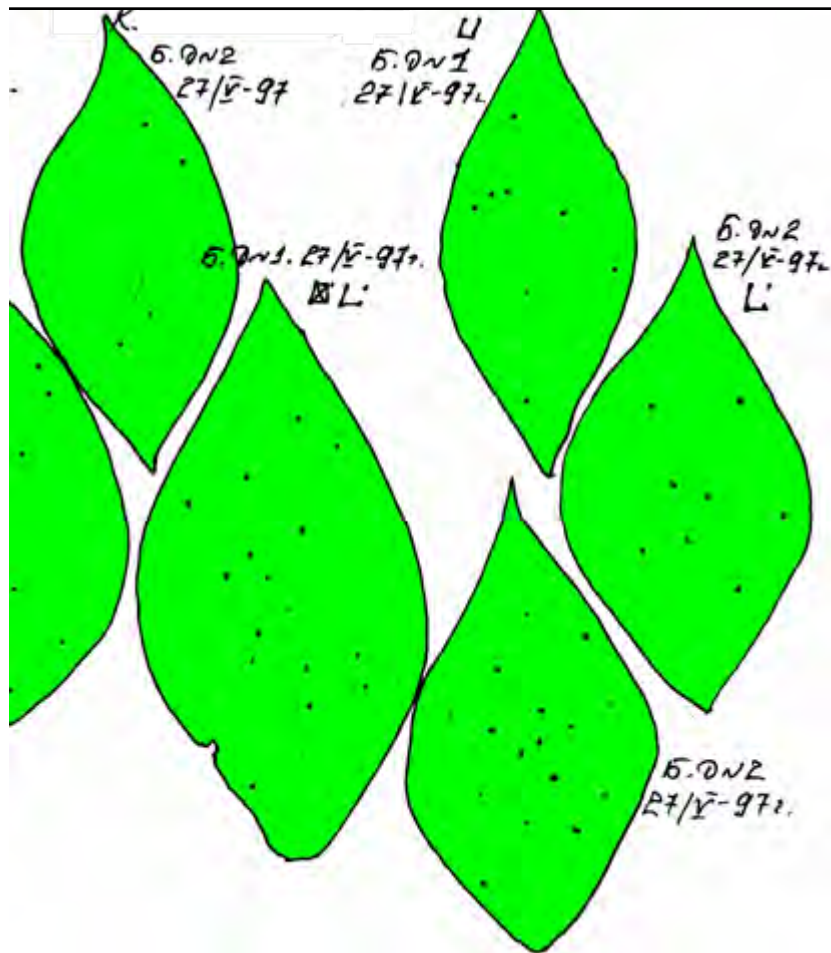
Соответствие реального расположения насечек и условных интенсивностей



Общий итог моделирования

- Лучшая модель размещения насечек усача – неоднородный процесс взаимодействующих точек

Тополевая моль-пестрянка



Парные корреляционные функции размещения яиц тополевой моли на листьях с высокой (а) и низкой (б) плотностью яиц

Выводы

1. Использование характеристик пространственного распределения яиц позволяет выявить особенности репродуктивной стратегии у скрытоживущих насекомых.
2. У жуков черного пихтового усача существует стратегия откладки яиц, позволяющая уменьшить конкуренцию за корм между будущими личинками за счет уменьшения возможности перекрытия областей питания отдельных личинок.
3. Размещение насечек может быть описано как точечный процесс с негативным взаимодействием.
4. Критическая величина расстояния между насечками, при достижении которой зависимость в их расположении становится несущественной, составляет около 4 см, что примерно согласуется с размером площади питания, необходимой для выживания одной личинки.
5. Вопрос об учете жуками усача в процессе откладки яиц кооперативного эффекта, связанного с коллективным преодолением насекомыми защитной реакции дерева, остается открытым и нуждается в дальнейшем исследовании.

Благодарю за внимание!



Функция взаимодействия задана в виде ступенчатой функции

$$h(r) = \begin{cases} \varphi_1 & r \leq 0.5\text{см} \\ \varphi_2 & 0.5\text{см} < r \leq 1\text{см} \\ \dots & \\ \varphi_8 & 3.5\text{см} < r \leq 4\text{см} \\ 1 & r > 4\text{см} \end{cases}$$

$\varphi_1, \dots, \varphi_8$ – числовые параметры функции взаимодействия, которые рассчитываются по имеющимся данным в результате «фитирования» модели путем максимизации функции псевдоправдоподобия:

$$PL(\varphi; X) = \left(\prod_{i=1}^n \lambda_{\varphi}(x_i; X) \right) \exp \left(- \int_A \lambda_{\varphi}(u; X) du \right)$$