

## ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ЭКСПЕРИМЕНТА НА ПРОЯВЛЕНИЕ ЭФФЕКТА ГРУППЫ У НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА *LYMANTRIA DISPAR* (L.)

© 2017 г. В. И. Пономарев<sup>а</sup>, \*, Г. И. Клобуков<sup>а</sup>, В. В. Напалкова<sup>а</sup>, И. А. Кшнясев<sup>б</sup>, \*\*

<sup>а</sup>Ботанический сад УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

<sup>б</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН,  
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

\*e-mail: v\_i\_ponomarev@mail.ru

\*\*e-mail: kia@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 27.05.2016 г.

Изучено влияние условий выращивания гусениц непарного шелкопряда на показатели их развития (длительность развития и смертность) в младших возрастах при групповом и одиночном режимах выращивания. Проведен анализ влияния выбора экспериментальной единицы (гусеница или контейнер, в котором содержат гусениц) и объема, приходящегося на одну гусеницу, на проявление эффекта группы. Получены количественные оценки исследованных эффектов.

**Ключевые слова:** непарный шелкопряд, эффект группы, выживаемость, длительность развития.

**DOI:** 10.7868/S0367059717040126

Увеличение внутривидовых контактов может приводить к изменению поведения и физиологических особенностей особей популяции. Это явление получило название “эффект группы” [1]. Э. Вилсон [2] описывает эффект группы как изменение в поведении или физиологии в пределах вида, вызванное сигналами, не ориентированными ни в пространстве, ни во времени. В этом определении отсутствует качественная оценка эффекта – положительна или отрицательна влияние группового содержания особей на показатели развития. В то же время в других определениях “эффекта группы” чаще присутствует оценочный критерий данного явления. В частности, говорится о том, что он содействует выживанию, размножению и более эффективной эксплуатации ресурсов, провоцирует усиление метаболизма [3]. Проявление эффекта группы у насекомых вызывают коммуникационные сигналы разной природы: в частности зрительные сигналы [4], тактильные стимулы [5], химические сигналы [6]. Значительное влияние агрегации особей насекомых на их морфофизиологические показатели отмечают многие авторы. Положительное влияние группового содержания гусениц на скорость их развития у таких эруптивных видов насекомых-филлофагов, как непарный шелкопряд *Lymantria dispar* (L.), проявляется главным образом в 1–2-м личиночных возрастах. При этом эффект группы выражается в первую очередь в снижении смертности и увеличении скорости развития [7]. В некоторых случаях у этого вида не наблюдается различий

между гусеницами, содержащимися при разном уровне плотности, по уровню смертности [7, 8] и скорости развития [7]. В ряде случаев отмечается увеличение смертности при групповом содержании гусениц в младших возрастах [9]. Из определения “эффекта группы” Э. Вилсона [2] и литературных данных о характере проявления эффекта следует, что это явление многофакторное и нелинейное.

Изучение воздействия коммуникационных сигналов разной природы на проявление эффекта группы возможно только в лабораторных, контролируемых, условиях, позволяющих минимизировать незапланированное влияние абиотических условий на получаемые результаты. Выращивание в лабораторных экспериментах проводят в каких-либо емкостях (чашки Петри, пластиковые стаканы и т.д.). При изучении эффекта группы часть гусениц выращивают в групповом режиме, часть – в одиночном. В связи с этим использование емкостей одного объема вносит дополнительный источник возможной изменчивости – объем в емкости, приходящейся на одну гусеницу. Второй дополнительный источник – возможное влияние гусениц одних возрастов на показатели развития гусениц других возрастов. В этом случае на проявление эффекта группы будет оказывать влияние дополнительный фактор, отсутствующий в случае выращивания в группе гусениц одного возраста. Поэтому перед планированием эксперимента прежде всего необходимо установить: 1) уровень объективности выбора экспериментальной едини-

цы и 2) влияние условий содержания гусениц (объем контейнеров) при проведении эксперимента на показатели их развития.

Согласно определениям, приведенным в работе М.В. Козлова [10], “Экспериментальная единица — это наименьшее подразделение материала, которое может быть подвергнуто воздействию изучаемого фактора *независимо* от других экспериментальных единиц... Измеряемая (оцениваемая) единица — это элемент экспериментальной единицы, служащий основой для получения индивидуальной оценки либо замера. Хотя экспериментальная единица выступает в качестве наименьшего независимого элемента экспериментального воздействия, она может (но не обязана) состоять из нескольких измеряемых единиц” (с. 54).

При изучении эффекта группы в лабораторных условиях контрольную часть особей выращивают в контейнерах индивидуально — в этом случае экспериментальная и измеряемая единицы идентичны. Другую часть особей выращивают в группе, поэтому в зависимости от цели и условий эксперимента экспериментальные единицы могут различаться: в одном случае — контейнер, в другом — гусеница. При этом выбор экспериментальной единицей контейнера приводит к тому, что объектом исследования в одиночном режиме выращивания является гусеница, в групповом — группа гусениц.

Цель настоящего исследования — изучение влияния условий выращивания гусениц (объем контейнера, приходящийся на гусеницу, длительность нахождения эмбрионов на зимовке, выбор экспериментальной единицы) на получаемые результаты.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовали гусениц непарного шелкопряда из двух популяций. Зауральская популяция была представлена двумя микропопуляциями: а) Свердловская обл., Каменск-Уральский район, кладки собраны в березовых насаждениях осенью 2013 г., второй год кризиса вспышки, плотность — 1 кладка на 10–20 деревьев; б) парк в черте г. Екатеринбурга, смешанные насаждения, кормовая порода — береза повислая (*Betula pendula* Roth) — составляет 20%, небольшой подъем численности (1 кладка на 25–50 деревьев кормовой породы) после двух лет крайне низкой плотности (менее одной кладки на 100 деревьев кормовой породы), все кладки собраны с деревьев березы осенью 2013 г. Западносибирская популяция: Новосибирская обл., Карасукский район. Кладки собраны в березовых насаждениях осенью 2013 г., кульминация вспышки, более 3–5 кладок на дерево.

Отродившихся из кладок гусениц выращивали в групповом и одиночном режимах на искусственной питательной среде (ИПС) [11] в климатической камере при температуре 26°C и влажности 60% в контейнерах (чашках Петри) объемом 100, 50 и 10 мл. Световой режим: 16 ч день, 8 ч ночь. В связи со значительными различиями в проявлении эффекта группы, в зависимости от сумм эффективных температур (СЭТ), необходимых для отрождения [12], для экспериментов отбирали гусениц, отродившихся в течение одного дня.

При изучении вопроса объективности выбора экспериментальной единицы в групповом режиме гусениц выращивали в трех вариантах. Группа 1 — гусениц после линьки на 2-й возраст пересаживали в другие чашки Петри (объем 100 мл), поддерживали постоянную плотность (20 особей в чашке в 1-м возрасте, 10 особей в чашке во 2-м возрасте) за счет ссаживания гусениц из других чашек, экспериментальная (измеряемая) единица — гусеница. Группа 2 — гусениц не изымали из чашек Петри (объем 100 мл) до перехода последней гусеницы на 3-й возраст, начальное количество гусениц в чашке — 20 особей, экспериментальная единица — контейнер. Группа 3 — гусениц изымали из чашки после их линьки на 2-й возраст. Плотность в чашке снижалась по мере выхода гусениц на 2-й возраст. Начальное количество гусениц — 20 особей, экспериментальная единица — контейнер. Переход гусениц в следующий возраст учитывали один раз в день, в первой половине дня.

При изучении влияния объема, приходящегося на одну особь, на проявление эффекта группы гусениц после линьки на 2-й возраст отсаживали в другие чашки, поддерживали постоянную плотность (при начальном количестве в 1-м возрасте 20 особей в чашке во 2-м возрасте содержали 10 особей в чашке; при начальном количестве в 1-м возрасте 10 особей в чашке во 2-м возрасте содержали 5 особей в чашке). Учет перехода в следующий возраст проводили один раз в день, в первой половине дня.

Даты отрождения гусениц западносибирской популяции — 31.03.2014 и 17.04.2014, зауральской — 02.02.2014 и 26.02.2014. Как отмечалось выше, использовали гусениц, отродившихся в течение одного дня. Однако в связи с тем, что в начале февраля у гусениц из Каменск-Уральского района отрождение было растянуто, для эксперимента были взяты гусеницы, отродившиеся на второй день от начала отрождения. У гусениц из парка г. Екатеринбурга отрождение в конце февраля было дружным, и для эксперимента были взяты гусеницы, отродившиеся в первый день. Такая же схема отбора особей была использована и для гусениц западносибирской популяции: в конце марта отрождение было более растянуто, и гусе-

**Таблица 1.** Длительность развития и смертность гусениц в одиночном и групповом вариантах выращивания (объем чашек Петри – 100 мл, в групповом режиме – по 20 гусениц в контейнере; западносибирская популяция, кладки 2013 г.)

Вариант	Кол-во экспериментальных единиц	Кол-во измеряемых единиц	Время развития, дни $\pm$ SD		Смертность, %	
			до 2-го возраста	до 3-го возраста	1-й возраст	2-й возраст
Одиночные	50	50	11.1 $\pm$ 2.11a	18.3 $\pm$ 2.29a	4a	4a
Группа 1	100	100	10.8 $\pm$ 2.16a	16.8 $\pm$ 3.39b	6a	8a
Группа 2	20	400	10.6 $\pm$ 0.60a	15.2 $\pm$ 1.37c	3a	45b
Группа 3	20	400	10.7 $\pm$ 0.60a	–	5a	–

Примечание. Обозначение вариантов группового режима выращивания – согласно методике; статистически значимые различия по F-критерию ( $p < 0.05$ ) указаны разными буквами; (–) – дальнейшее выращивание не проводили, так как его условия аналогичны условиям в группе 1; статистическая значимость различий по смертности рассчитана по критерию Пирсона –  $\chi^2$ ; SD – стандартное отклонение по экспериментальной единице.

ниц, отродившихся на 30.03.2014, было недостаточно для проведения эксперимента, поэтому были использованы гусеницы, отродившиеся 31.03.2014. В эксперименте от 17.04.2014 синхронность отрождения была высока, и для эксперимента были взяты гусеницы, отродившиеся в первый день.

Для статистического моделирования длительности развития гусениц использовали аппарат теории общих регрессионных моделей (GRM), позволяющий оценивать эффекты режима одиночного и вариантов группового выращивания гусениц (параметризованных с помощью K-1 индикаторных/фиктивных переменных), так и учитывать влияние сопутствующих/мешающих факторов. Отбор оптимальных моделей выполнен по принципу минимума критерия Маллоуза –  $C_p$  [13]. Переменные, измеренные в шкале отношений (длительность развития и относительный объем на гусеницу), предварительно логарифмировали.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты эксперимента по влиянию выбора экспериментальной единицы на проявление эффекта группы приведены в табл. 1. Анализ результатов показывает, что ни по длительности развития в первом возрасте, ни по смертности различий не отмечено. Однако при учете в качестве экспериментальной единицы контейнера стандартное отклонение составляет 0.6 дня. Учитывая, что учет проводили один раз в день, почти вся величина наблюдаемой изменчивости может быть связана с точностью измерения. При выборе в качестве экспериментальной единицы гусеницы (варианты “Одиночные” и “Группа 1”) стандартные отклонения сходны и составляют 2.11 и 2.16 дней (Хартли- $F_{\max}(49;99) = 1.05$ ;  $p = 0.870$ ).

Анализ вклада неидентичности экспериментальных единиц (контейнеров) в дисперсию дли-

тельности развития гусениц (табл. 2) показал, что для гусениц 1-го возраста добавочная компонента дисперсии между контейнерами пренебрежимо мала (2.95 и 2.83%). Во 2-м возрасте вклад условий между контейнерами возрастает до 5.46%, но также остается статистически незначимым. При этом значительно возрастает смертность – главным образом за счет каннибализма (88% от всех погибших гусениц). Длительность развития особей до 3-го возраста статистически значимо уменьшается в групповых режимах выращивания по сравнению с одиночным, наиболее высока скорость развития в группе 2 (см. табл. 1).

Сравнение времени выхода гусениц на 3-й возраст в группе 1, где в контейнерах содержались гусеницы одного (2-го) возраста, и в группе 2, где в контейнерах содержались гусеницы разных возрастов, показывает, что ускорение развития в группе 2 может быть объяснено избирательной гибелью особей с замедленным развитием (см. рисунок).

Доля гусениц, вышедших на 3-й возраст, %



Длительность развития гусениц до 3-го возраста в разных вариантах группового выращивания (см. табл. 1); тест Колмогорова–Смирнова:  $d_{\max} = 0.27$ ;  $p < 0.001$ .

**Таблица 2.** Оценки (REML)\* компоненты дисперсии “между контейнерами”. ANOVA со случайными или смешанными эффектами: случайный фактор – контейнер, зависимая переменная – логарифм продолжительности развития гусениц

Источник дисперсии	$E(\sigma^2)$	ase	Z	p	%
Группа 2, развитие до 2-го возраста					
Контейнер	0.0002	0.0002	1.14	0.253	2.95
Ошибка	0.0077				
Группа 3, развитие до 2-го возраста					
Контейнер	0.0002	0.0002	1.09	0.275	2.83
Ошибка	0.0073				
Группа 2, развитие до 3-го возраста					
Контейнер	0.0002	0.00017	1.26	0.21	5.46
Ошибка	0.0037				

\* Метод максимального правдоподобия с ограничениями (REML). Варианты эксперимента – см. табл. 1.

Учитывая, что в группе 2 значительно изменяется масса гусениц внутри контейнера по мере их роста, можно предположить, что изменение пищевого поведения – переход части особей к каннибализму – спровоцировано недостатком индивидуального пространства. Однако этому феномену может быть и другое объяснение – контакты гусениц разных возрастов: гусеницы старшего возраста съедали гусениц младшего. Таким образом, на показатели развития гусениц в группе в лабораторных условиях значительное влияние оказывает выбор экспериментальной единицы. Выбор в качестве экспериментальной единицы контейнера при выращивании гусениц в климатической камере при изучении эффекта группы, согласно проведенному анализу, слабо обоснован, так как различия между контейнерами по изменчивости показателей крайне незначительны. В то же время при выборе в качестве экспериментальной единицы контейнера появляются дополнительные эффекты, влияющие на показатели развития гусениц, в частности каннибализм.

Проблема выбора экспериментальной единицы тесно связана с проблемой “мнимой повторности” [14]. Наиболее сжато эту проблему сформулировал Л. Оксанен [15]: “1. В неповторяемом эксперименте невозможно установить причинные связи, поскольку на процесс выявления эффекта воздействия накладывается пространственно-временная изменчивость системы. 2. Логически корректное выявление причинной связи может быть искажено различными комбинациями посторонних факторов (например, изменением биомассы в одной камере роста в ходе одного и того же эксперимента), поэтому в любом случае есть альтернатива объяснению, казалось бы, очевидного эффекта воздействия. 3. Использование статистического анализа без истинной повторности неинформативно, потому что нулевая гипотеза об идентичности двух ста-

стистических совокупностей в тривиальном случае неверна для живой природы” (с. 27).

Резкое увеличение смертности в результате каннибализма при использовании в качестве экспериментальной единицы контейнера показывает, что применение чашки Петри при изучении эффекта группы напрямую затрагивает второй пункт, связанный с изменением ситуации в чашке по мере увеличения биомассы при росте гусениц. Аналогичные результаты получили американские исследователи [16] – резкое увеличение каннибализма при росте плотности содержания гусениц в контейнере (экспериментальная единица – контейнер). Крайне незначительные различия условий между контейнерами (особенно в 1-м возрасте) при выращивании гусениц в климатической камере напрямую затрагивают третий пункт – в данном случае “статистические совокупности” почти идентичны.

С учетом полученных результатов анализ влияния объема на длительность развития гусениц проводили, считая экспериментальной единицей гусеницу – как при одиночном, так и групповом выращивании (с соответствующими условиями выращивания гусениц в группе – в режиме “Группа 1”) (табл. 3). Предварительный анализ результатов показал, что происходит увеличение скорости развития гусениц при увеличении количества гусениц в группе. Этот факт широко известен [7–9].

Различия в смертности гусениц первого возраста в вариантах выращивания из одних и тех же популяций могут быть обусловлены СЭТ, необходимых для отрождения гусениц. В предыдущих работах [12] мы отмечали более высокую смертность в младших возрастах гусениц, которым необходима большая СЭТ для весеннего эмбрионального доразвития. По-видимому, более высокая смертность в 1-м возрасте в экспериментах

**Таблица 3.** Показатели развития гусениц непарного шелкопряда в младших возрастах при одиночном и групповом выращивании в зависимости от объема чашки Петри (кладки 2013 г.)

Режим: мл/гусениц	Кол-во гусениц	Время развития, дни $\pm$ SE		Смертность, %		Каннибализм, % от смертности
		до 2-го возраста	до 3-го возраста	1-й возраст	2-й возраст	
Западносибирская популяция, отрождение 31.03.2014						
100/1	50	10.2 $\pm$ 0.46bc	16.3 $\pm$ 0.67ab	42a	6a	0
10/1	50	10.3 $\pm$ 0.37bc	16.8 $\pm$ 0.53a	36a	4a	0
100/10	100	11.7 $\pm$ 0.26a	17.8 $\pm$ 0.49a	36a	5a	0
50/10	100	10.9 $\pm$ 0.25b	16.8 $\pm$ 0.41a	36a	12a	13
10/10	100	10.1 $\pm$ 0.23c	15.4 $\pm$ 0.30b	32a	8a	3
Западносибирская популяция, отрождение 17.04.2014						
100/1	50	11.1 $\pm$ 0.30a	18.2 $\pm$ 0.50e	4a	4ad	0
10/1	50	9.5 $\pm$ 0.28b	16.0 $\pm$ 0.54bc	0	0	0
100/10	100	10.9 $\pm$ 0.23a	17.1 $\pm$ 0.36ae	3a	14b	53
100/20	100	10.8 $\pm$ 0.23a	16.8 $\pm$ 0.36ad	6a	8bd	42
50/10	100	11.2 $\pm$ 0.25a	17.4 $\pm$ 0.37ae	3a	9bd	50
50/20	100	10.1 $\pm$ 0.23b	16.2 $\pm$ 0.30bd	5a	1a	33
10/10	100	10.0 $\pm$ 0.23b	15.1 $\pm$ 0.28c	17b	11b	86
10/20	100	9.6 $\pm$ 0.19b	15.1 $\pm$ 0.33c	2a	40c	81
Зауральская популяция, парк в г. Екатеринбурге, отрождение 06.02.2014						
100/1	50	—	16.6 $\pm$ 0.55a	30a	0	0
10/1	50	—	16.4 $\pm$ 0.35a	38a	2a	0
100/20	100	—	16.5 $\pm$ 0.25a	36a	6a	7
Зауральская популяция, Каменск-Уральский район, отрождение 26.02.2014						
100/1	50	—	17.1 $\pm$ 0.41a	1a	0	0
10/1	50	—	16.6 $\pm$ 0.47a	2a	0	0
100/20	100	—	16.6 $\pm$ 0.34a	1a	5	0

Примечание. Статистическая значимость различий по времени выхода на определенный возраст для одного дня отрождения рассчитана по F-критерию ( $p < 0.05$ ); по смертности — по критерию Пирсона —  $\chi^2$ . Статистически значимые различия указаны разными буквами; (—) — анализ не проводили; SE — стандартная ошибка.

(см. табл. 3), гусеницы для которых были взяты на второй день после начала массового отрождения (от 02.02.2014 и от 31.03.2014), объясняется именно этим явлением.

Анализ влияния условий выращивания на длительность развития гусениц проводили методом общих регрессионных моделей (зависимая переменная — длительность развития гусениц, выращивавшихся без изъятия из контейнера до выхода последней гусеницы на 3-й возраст). Переменные, измеренные в шкале отношений (длительность развития и объем на гусеницу), логарифмировали. Для определения степени коллинеарности предикторов оценивали фактор инфляции дисперсии (VIF).

Для 1-го возраста наиболее оптимальной признана модель, включающая три предиктора: длительность зимовки (нахождение эмбрионов при температурах ниже порога развития до их выставления на отрождение), одиночное/групповое вы-

ращивание, объем контейнера, приходящийся на гусеницу (табл. 4).

Дисперсионный анализ отвергает нулевую гипотезу об отсутствии эффектов ( $F(3; 2081) = 29.07$ ;  $p < 0.00001$ ), а коэффициент инфляции дисперсии (VIF) не превышал 2.01, что свидетельствует об отсутствии существенной проблемы коллинеарности предикторов при использованной параметризации. Коэффициенты регрессии для модели длительности развития гусениц до 2-го возраста приведены в табл. 5. Время прохождения 1-го возраста существенно не зависит от особенностей группового выращивания:  $b(\text{Группа 1}) \approx b(\text{Группа 3}) \approx 0$ . Увеличение длительности зимовки (более поздняя дата отрождения) очень слабо (на 0.05%) сокращает время прохождения указанной стадии. При одиночном выращивании (по контрасту с групповым) продолжительность развития сокращается на 5.1% (3.6–6.6%). При десятикратном увеличении

**Таблица 4.** Выбор оптимальных ( $C_p = \min$ ) моделей для описания длительности развития гусениц до 2-го возраста:  $\lg(\text{дни}) = \sum b_i X_i + e$ 

Ранг модели	$C_p$	$P$	Стандартизованные коэффициенты регрессии ( $\beta$ ) для предикторов – $X_i$					
			длительность зимовки	группа 1	группа 3	одиночные	Lg (объем на гусеницу)	
<b>1</b>	<b>3.5</b>	<b>3</b>	<b>-0.107</b>				<b>-0.205</b>	<b>0.229</b>
2	4.5	4	-0.098	0.025			-0.197	0.238
3	5.5	4	-0.107		0.001		-0.205	0.229
4	6.0	5	-0.098	0.038	0.020		-0.188	0.238
5	17.7	3		0.060			-0.155	0.258

Примечание.  $P$  – число предикторов в модели, исключая свободный член ( $b_0$  – Группа 2). Полужирный шрифт – лучшая модель.

**Таблица 5.** Оценки параметров лучшей ( $C_p = \min$ ) регрессионной модели для описания длительности развития гусениц до 2-го возраста:  $\lg(\text{дни}) = \sum b_i X_i + e$ 

Предикторы	b	SE	t(2081)	$p <$	95% ДИ	
$b_0$ #	1.065	0.016	64.66	0.0001	1.032	1.097
Одиночки ( $x = 1$ )	-0.051	0.008	-6.74	0.0001	-0.066	-0.036
Длительность зимовки, дни	-0.0003	0.0001	-4.50	0.0001	-0.0002	-0.0004
Объем на гусеницу, $\lg(\text{мл}/n)$	0.043	0.006	7.80	0.0001	0.032	0.054

Примечание. # – “референтный уровень” – ожидаемое значение  $\lg(\text{дни})$ , при нулевых значениях непрерывных предикторов и всех фиктивных переменных, оставшихся в модели, т.е. здесь в  $b_0$  объединены все три варианта группового выращивания [Группы 1...3].

**Таблица 6.** Выбор оптимальных ( $C_p = \min$ ) моделей для описания длительности развития гусениц до 3-го возраста:  $\lg(\text{дни}) = \sum b_i X_i + e$ 

Ранг модели	$C_p$	$P$	Стандартизованные коэффициенты регрессии ( $\beta$ ) для предикторов – $X_i$			
			длительность зимовки	группа 1	одиночки	Lg(объем на гусеницу)
<b>1</b>	<b>3.05</b>	<b>3</b>		<b>0.22</b>	<b>-0.05</b>	<b>0.28</b>
2	5.00	4	0.006	0.22	-0.04	0.28
3	52.80	1				0.18

Примечание.  $P$  – число предикторов в модели, исключая свободный член ( $b_0$  – Группа 2). Полужирным шрифтом выделена лучшая модель.

удельного объема, приходящегося на одну гусеницу ( $\lg 10 = 1$ ), ожидается рост времени развития на 4.3%.

Для длительности развития до 3-го возраста оптимальной признана модель, в которой учитывали три фактора: объем, приходящийся на гусеницу, вариант группового режима выращивания, при котором гусеницы после выхода на следующий возраст из контейнера изымались и поддерживалась постоянная плотность, экспериментальная единица – гусеница, одиночное выращивание (табл. 6). Дисперсионный анализ отвергает нулевую гипотезу об отсутствии эффектов на дли-

тельность развития гусениц до 3-го возраста ( $F(3; 1428) = 35.42; p < 0.00001$ ), VIF не превышал 2.06.

Коэффициенты регрессии для длительности развития гусениц до 3-го возраста приведены в табл. 7. Для описания длительности развития до 3-го возраста временем выставления на отрождение можно пренебречь. При десятикратном увеличении объема на одну гусеницу вне зависимости от режима выращивания время развития увеличивается на 4%. Влияние одиночного выращивания на длительность развития резко сократилось (вклад снизился фактически до 0), но возросло влияние выращивания гусениц в групповом режиме, при котором экспериментальной единицей является

**Таблица 7.** Оценки параметров лучшей ( $C_p = \min$ ) регрессионной модели для описания длительности развития гусениц до 3-го возраста:  $\lg(\text{дни}) = \sum b_i X_i + e$

Предикторы	b	SE	t(1428)	p	95% ДИ	
$b_0$ #	1.166	0.005	216.5	0.0001	1.156	1.177
Группа 1	0.022	0.003	6.6	0.0001	0.016	0.029
Одиночки	-0.006	0.005	-1.2	0.216	-0.015	0.003
Объем на гусеницу, $\lg(\text{мл}/n)$	0.040	0.005	7.6	0.0001	0.030	0.051

Примечание. # – референтный уровень ( $b_0$ ), ожидаемое значение  $\lg(\text{дни})$  при нулевых значениях непрерывных предикторов и всех фиктивных переменных, т.е. здесь  $b_0$  – маркирует вариант группового выращивания – “Группа 2”.

гусеница (“Группа 1”). Другими словами, время достижения 3-го возраста для условий варианта “Группа 2” (групповой режим выращивания, в котором гусеницы не изымались из контейнера до достижения последней гусеницей третьего возраста, происходило значительное увеличение плотности гусениц) сходно с одиночками, но меньше на 2.2% (1.6–2.9%), чем для условий варианта “Группа 1” (гусениц содержали в группе в одном возрасте, поддерживая относительно равную плотность гусениц в разных возрастах).

В целом анализ результатов проведенных экспериментов показал, что значительное влияние эффекта группы на длительность развития, вне зависимости от дополнительных факторов, отмечено только для 1-го возраста. Снижение удельного объема на одну гусеницу приводит к ускорению развития гусениц в 1, 2-м возрастах вне зависимости от режима выращивания. В задачи данной работы не входил анализ причин наблюдаемого эффекта. В соответствии с поставленной целью важно, что происходит значимое увеличение скорости развития, которое не имеет отношения к эффекту группы и обусловлено другими факторами. Чтобы выяснить какими, необходимы дополнительные исследования.

Таким образом, анализ результатов экспериментов показывает, что для получения устойчивого результата при изучении вклада в эффект группы наличия либо отсутствия внутривидовых контактов необходимо использовать контейнеры таких размеров, при которых объем, приходящийся на одну гусеницу, был бы сопоставим. Здесь необходимо отметить, что почти все исследователи, изучавшие эффект группы, придерживались именно этого принципа [7, 8, 17, 18]. Исключения составляют работы И.М. Киреевой [9], которая использовала контейнеры одинакового объема вне зависимости от количества гусениц в группе. Согласно ее данным, с увеличением количества гусениц в группе значительно понижалась выживаемость гусениц в младших возрастах. Более того, А.С. Конилов [17] акцентировал внимание на том, что проявление эффекта группы напрямую зависит от объема, приходящегося на гусеницу, как при групповом, так и одиночном

выращивании. К сожалению, количество задействованных особей в проведенном им эксперименте было крайне незначительным (4 варианта по 16–20 особей).

Полученные результаты позволяют сделать несколько выводов. Влияние изменения объема, приходящегося на особь, на скорость ее развития может указывать на то, что эффект группы в значительной степени связан с агрегацией гусениц. Влияние изменения количества особей в группе на проявление эффекта группы в значительной степени может быть связано с изменением объема, приходящегося на особь. Выбор экспериментальной единицы без предварительного анализа влияния такого выбора на результаты эксперимента может привести к появлению дополнительных (не учитываемых при анализе) проблем при интерпретации результатов эксперимента.

Работа выполнена при поддержке Комплексной программы Уральского отделения РАН на 2015–2017 гг. (№ 15-12-4-19). Авторы признательны д.б.н. А.В. Ильиных за предоставление кладок западносибирской популяции непарного шелкопряда.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Grassé P.P., Chauvin R.* L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'insectes // *Rev. Sci.* 1944. V. 82. P. 461–464.
2. *Wilson E.O.* Sociobiology: The New Synthesis. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 1975. 366 p.
3. *Захваткин Ю.А., Исаичев В.В.* Словарь-справочник. М.: Нива России, 1992. 335 с.
4. *Preiss R.* Flight-phase and visual-field related optomotor yaw responses in gregarious desert locusts during tethered flight // *J. of Comparative Physiology A.* 1993. № 127. P. 733–740.
5. *Lihoreau M., Rivault C.* Tactile stimuli trigger group effects in cockroach aggregations // *Animal Behaviour.* 2008. № 75. P. 1965–1972.
6. *Wyatt T.D.* Pheromones and Animal Behaviour: Communication by Smell and Taste. Cambridge: University Press, 2003. 391 p.
7. *Васильева Т.Г.* Исследование эффекта группы у непарного шелкопряда // *Непарный шелкопряд в*

- Средней и Восточной Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 51–58.
8. Злотин А.З. Влияние плотности и химической обработки корма на развитие *Ocneria dispar* L. при лабораторном разведении // Зоол. журнал. 1965. Т. XLIV(12). С. 1809–1812.
  9. Киреева И.М. Экология и физиология непарного шелкопряда. Киев: Наукова думка, 1983. 380 с.
  10. Козлов М.В. Планирование экологических исследований: теория и практические рекомендации. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 171 с.
  11. Ильиных А.В. Оптимизированная искусственная среда для культивирования непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.) // Биотехнология. 1996. № 7. С. 42–43.
  12. Пономарев В.И., Шаталин Н.В., Стрельская Т.М. Влияние ионов железа ( $Fe^{3+}$ ) при добавлении в корм на проявление эффекта группы у гусениц непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) // Изв. Санкт-Петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТА, 2009. Вып. 187. С. 249–258.
  13. Mallows C.L. Some comments on *Cp* // Technometrics. 1973. V. 15. № 4. P. 661–675.
  14. Hurlbert S.H. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments // Ecol. Monographs. 1984. V. 54. P. 187–211.
  15. Oksanen L. Logic of experiments in ecology: is pseudoreplication a pseudoissue? // Oikos. 2001. V. 94. P. 27–38.
  16. Mason C.J., Cannizzo Z., Raffa K.F. Influence of diet and density on laboratory cannibalism behaviors in gypsy moth larvae (*Lymantria dispar* L.) // J. Insect Behav. 2014. V. 27. P. 693–700.
  17. Конигов А.С. Регуляторы численности лесных насекомых. Новосибирск, 1978. 96 с.
  18. Баранчиков Ю.Н., Вишкова Т.А. Плотностные эффекты в онтогенезе непарного шелкопряда // Болезни и вредители в лесах России: век XXI: Мат-лы Всеросс. конф. с междунар. участием и V ежегодных чтений памяти О.А. Катаева. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2011. С. 107–109.