

ВЛИЯНИЕ ФАЗЫ ДИНАМИКИ ПЛОТНОСТИ И ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ПРОЯВЛЕНИЕ ЭФФЕКТА ГРУППЫ У НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА *LYMANTRIA DISPAR* (L.)

© 2021 г. В. И. Пономарев^а *, Г. И. Клобуков^а, В. В. Напалкова^а,
Е. М. Андреева^а, И. А. Кшняев^б

^аБотанический сад УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

^бИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: v_i_ponomarev@mail.ru

Поступила в редакцию 11.08.2020 г.

После доработки 16.04.2021 г.

Принята к публикации 25.04.2021 г.

На основании многолетнего лабораторного выращивания на искусственной питательной среде разной модификации гусениц непарного шелкопряда из яйцекладок, собранных в одном лесном массиве в разные фазы динамики численности, изучено влияние биотических и абиотических факторов на длительность развития и выживаемость гусениц в младших возрастах при групповом и одиночном режимах выращивания. Показано, что на длительность развития гусениц в младших возрастах оказывают влияние сумма эффективных температур на раннеэмбриональной стадии развития, длительность нахождения эмбрионов при температуре ниже порога развития, состав корма. Влияние группового режима выращивания (групповой эффект) на скорость развития гусениц связано с фазой динамики численности, и его наиболее выраженное положительное проявление отмечено в эруптивный период. Установлено, что реакция гусениц на состав корма, опосредованная через длительность развития, в разных режимах выращивания в зависимости от фазы численности различается. В зависимости от состава корма эффект группы может быть обусловлен как ускорением развития гусениц в групповом режиме, так и замедлением их развития в одиночном режиме выращивания. Получены количественные оценки исследованных эффектов.

Ключевые слова: непарный шелкопряд, эффект группы, младшие возрасты, эруптивная фаза, состав корма, плотностно-зависимые явления в популяциях

DOI: 10.31857/S036705972106010X

Насекомые, дающие вспышки массового размножения, достигая высокой плотности, сталкиваются с такими проблемами, как усиление конкуренции за пищевой субстрат и пространство [1, 2], усиление пресса хищников и паразитов [3, 4], ускорение распространения инфекционных заболеваний [5, 6]. Однако уровень смертности в период высокой плотности зачастую ниже ожидаемого за счет физиологических и поведенческих изменений, вызванных высокой плотностью особей [7]. Б.П. Уваров [8], одним из первых обнаруживший плотностно-зависимые популяционные эффекты у саранчи, назвал их “фазовым полиморфизмом”. Это явление, которое можно рассматривать как компонент эффекта Олли [9], получило название “групповой эффект” [10].

Групповым эффектом называют зависимые от плотности популяции структурные и функциональные особенности вида (различная окраска покровов насекомых, ускоренное развитие след-

ствие агрегации, изменение скорости потребления кислорода у водных животных и др.) [11]. Э. Вилсон [12] описывает групповой эффект как изменение в поведении или физиологии в пределах вида, вызванное сигналами, не ориентированными ни в пространстве, ни во времени.

Наиболее актуально исследование этого эффекта у видов, дающих периодические вспышки массового размножения, так как выявляемые закономерности позволяют более полно понимать процессы, происходящие в популяциях таких видов при увеличении плотности. Учитывая разнообразие факторов, влияющих на эффект группы, изучение этого явления оптимально с использованием вида, хорошо развивающимся в лабораторных условиях, при фиксированных абиотических показателях, на питательной среде постоянного состава. Этим требованиям соответствует непарный шелкопряд *Lymantria dispar* (L.), одна-

ко до настоящего времени многолетнего исследования эффекта группы у этого вида не проводили.

Цель настоящей работы — анализ проявления эффекта группы у непарного шелкопряда в зависимости от состава корма, абиотических условий развития и фазы градационного цикла родительского поколения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были гусеницы зауральской популяции. Основные кормовые породы данной популяции — береза повислая (*Betula pendula* Roth) и береза пушистая (*B. pubescens* Ehrh.). Яйцекладки непарного шелкопряда для проведения экспериментов собирали в березовых насаждениях близ пос. Покровское (Каменск-Уральский район Свердловской области, 56°28' с.ш. и 61°37' в.д.). Состав насаждения — береза повислая, II бонитет, возраст 70–80 лет, относительная полнота 0.7. В этом районе с 2005 г. по 2011 г. наблюдалась вспышка массового размножения непарного шелкопряда с сильной и сплошной дефолиацией насаждений. Значительный рост плотности популяции был также отмечен в 2016–2017 гг. В эти годы вспышка массового размножения была зафиксирована на всем юге Свердловской области и в прилегающих областях (Курганская и Тюменская) с существенной дефолиацией. В районе сбора кладок увеличение плотности прошло по продромальному типу, без значимой дефолиации. Сбор яйцекладок проводили в августе–сентябре, ежегодно собирая (вне зависимости от плотности кладок) не менее 50 яйцекладок. Плотность кладок приведена в табл. 1. Яйца кладок смешивали для нивелирования влияния на результаты генетических различий.

Отродившихся из кладок гусениц выращивали в групповом и одиночном режимах на стандартной искусственной питательной среде (ИПС) [13] в климатической камере при 26°C и влажности 60%, световой режим — 14 ч день, 10 ч ночь.

При планировании экспериментов учитывали следующие моменты:

1. Для получения устойчивого результата при изучении вклада внутривидовых контактов в эффект группы необходимо, чтобы объем, приходящийся на одну гусеницу в контейнерах для выращивания при разных плотностях, был сопоставим [14]. В связи с этим одиночных гусениц содержали до перехода на третий возраст в чашках Петри объемом 10 мл, в групповом режиме — в чашках Петри объемом 100 мл в первом возрасте по 20 особей, во втором возрасте — по 10 гусениц. Экспериментальная единица — гусеница и в групповом, и в одиночном режимах выращивания, обусловлена тем, что выбор в качестве экспери-

ментальной единицы контейнера приводит к дополнительным эффектам, затрудняющим интерпретацию результатов [14].

2. Сумма эффективных температур (СЭТ), необходимых для отрождения гусениц, оказывает влияние как на длительность их дальнейшего развития, так и на проявление эффекта группы [15]. В связи с этим эксперименты начинали после появления не менее 80% гусениц в течение 2 дней. Для выращивания отбирали гусениц, отродившихся в один день, а гусениц, отродившихся до этого дня, из контейнера удаляли.

3. Поскольку ряд исследователей полагает, что эффект группы обусловлен интенсификацией физиологических процессов [16], в ряде экспериментов использовали ИПС с добавлением сульфата железа ($\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$) из расчета 150 мг на 500 г среды, активизирующего метаболические процессы [17], а также гусениц, эмбрионы которых получили разную летне-осеннюю СЭТ и соответственно развивались с разной скоростью [18].

Сумму летне-осенней СЭТ, накапливаемой в период раннеэмбрионального развития и диапаузирования, рассчитывали на основании результатов феромонного мониторинга, проводимого ежегодно в районе исследования, по данным метеостанции [19]. Отсчет температур выше порогового уровня в 6°C вели с дня медианы лета, указывающего на выход более половины имаго из куколок. Учитывали дни до стабильного перехода среднесуточных температур ниже порогового уровня или до помещения яиц в холодильное оборудование при температурах 0...2°C для прохождения “зимовки” — холодной терминации эмбриональной диапаузы — в вариантах с искусственным варьированием летне-осенней СЭТ [20]. Сведения по году сбора кладок, полученной эмбрионами летне-осенней СЭТ, сроках отрождения из кладок, длительности “зимовки”, режиме выращивания и используемой питательной среде приведены в табл. 1.

При выращивании гусениц учитывали длительность их развития в первом и втором возрастах, а также смертность. Для статистической обработки полученных результатов использовали стандартный пакет программ STATISTICA 6.0. Анализ выживаемости гусениц начальных возрастов проводили методом общих линейных моделей (GLZ) с использованием logit регрессии, анализ влияния условий выращивания на длительность развития — методом общих регрессионных моделей (зависимая переменная — длительность развития) (GRM). Для нормализации остатков их логарифмировали.

Для определения степени коллинеарности предикторов оценивали фактор инфляции дисперсии (VIF). Были учтены как непрерывные

Таблица 1. Годы сбора кладок, условия и режимы выращивания и смертность гусениц непарного шелкопряда Зауральской популяции

Год сбора кладок	Плотность кладок, шт/дер.	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни	Дата отрождения	Режим содержания (шт), 1-й возраст/ 2-й возраст	Длительность “зимовки”, сут	Кол-во гусениц, шт	Смертность, 1-й возраст/ 2-й возраст, %
Выращивание на стандартной ИПС							
2008	3–4	385	29.01.09	20/10 1/1	132	100 50	5/48 8/9
2009	15–20	490	01.02.10	20/10 1/1	116	60 100	33/13 4/0
2010	15–20	660	22.02.11	20/10 1/1	138	60 100	4/0 10/33
2011	10–12	660	30.01.12	20/10 1/1	147	40 90	11/0 15/27
2012	0.2	440	09.02.13	20/10 1/1	128	100 50	23/10 16/2
2013	0.1	510	06.02.14	20/10 1/1	118	100 50	32/16 34/9
2014	0.02	320	20.04.15	20/–* 1/1	192	100 40	59/–* 0/45
2015	0.02	350	29.04.16	20/10 1/1	217	100 50	30/44 10/18
2016	0.3–0.4	730	23.03.17	20/10 1/1	175	100 50	11/12 7/2
2017	0.7	350	10.02.18	20/10 1/1	130	100 51	33/42 22/10
2017	0.7	350	27.02.18	20/10 1/1	147	100 50	18/11 12/7
2018	0.02	775	23.03.19	20/10 1/1	147	100 50	6/2 8/2
Выращивание на ИПС с добавлением FeSO₄							
2008	3–4	385	29.01.09	20/10 1/1	132	100 50	6/1 5/48
2012	0.2	440	09.02.13	20/10 1/1	128	100 50	20/4 8/0
2017	0.7	350	27.04.18	20/10 1/1	147	100 50	16/7 6/2
2018	0.02	775	23.03.19	20/10 1/1	147	80 50	4/1 6/0

* Выращивание проводили до 25-го дня; все особи, не достигшие 3-го возраста, были ликвидированы.

Таблица 2. Оценка влияния условий развития эмбриональной и личиночной стадий непарного шелкопряда на уровень выживаемости до 2-го возраста с помощью обобщенных линейных моделей (GLZ)

Предикторы	Уровень фактора	<i>b</i>	<i>se</i>	Wald	<i>p</i>	95% ДИ	
$b_0^{\#}$		1.597	0.128	155.64	<0.001	1.35	1.85
Летне-осенняя СЭТ (0–1)		1.074	0.179	35.98	<0.001	0.72	1.42
“Зимовка” (0–1)		0.055	0.214	0.07	=0.798	–0.36	0.47
ИПС [1]	FeSO₄	0.300	0.093	10.28	<0.001	0.12	0.48
Режим [2]	Группа	–0.139	0.092	2.27	=0.132	0.32	0.04
Фаза [3]	Вспышка	0.154	0.098	2.49	=0.115	0.04	0.35
[1] × [2]		0.250	0.092	7.33	=0.007	0.07	0.43
[1] × [3]		–0.077	0.094	0.68	=0.410	–0.26	0.11
[2] × [3]		0.263	0.092	8.07	=0.004	0.08	0.44
[1] × [2] × [3]		0.244	0.092	6.96	=0.008	0.06	0.43

Примечание. Здесь и в табл. 3: # – “референтный уровень” – ожидаемое значение выживаемости при нулевых значениях непрерывных предикторов и всех фиктивных переменных, оставшихся в модели, т.е. здесь b_0 – межвспышечный период, одиночное содержание, на стандартной ИПС. В квадратных скобках указаны категориальные предикторы и их взаимодействие. Полужирным выделены значимые эффекты.

предикторы: 1) длительность “зимовки” в сутках – период нахождения при температурах, близких к 0°C; 2) летне-осенняя СЭТ в градусах, накопленных до наступления “зимовки”, так и категориальные; 3) тип питательной среды (с добавлением FeSO₄ или без); 4) фаза динамики численности (вспышка или другие периоды) – годы с плотностью популяции выше 0.5 кладок на дерево отнесены к вспышечным, так как именно при такой плотности начинают фиксировать очаги массового размножения этого вида [16]; 5) режим выращивания (одиночное или в группе). Непрерывные предикторы (летне-осенняя СЭТ и длительность “зимовки”) были преобразованы в диапазон от 0 до 1. Взаимодействие последних трех предикторов также было включено в анализ. Отбор оптимальных моделей из списка конкурирующих для GRM-анализа выполнен по принципу минимума критерия Маллоуза – C_p [21]. Статистически значимыми признавали эффекты при $p < 0.01$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ данных о смертности гусениц показал, что в первом возрасте важными условиями выживания являются тип питательной среды и условия раннего эмбрионального развития – получение оптимальной СЭТ для успешного завершения эмбриогенеза и перехода в диапаузирующее состо-

яние (табл. 2). Групповое содержание не приводит к достоверному росту смертности, но в период вспышки выживаемость в групповом режиме увеличивается. Добавление соединений железа в питательную среду дополнительно повышает выживаемость при групповом выращивании и в целом в период вспышки. Во втором возрасте (табл. 3) при групповом выращивании возрастает смертность, что связано, видимо, с каннибализмом у гусениц, не проявляющимся в первом возрасте [22].

Анализ длительности развития первого возраста показал, что оптимальная модель включает 6 предикторов ($F_{6,2072} = 82.94$, $p < 0.0001$): тип питательной среды, длительность “зимовки”, летне-осенняя СЭТ, фаза численности, а также два парных взаимодействия: фаза численности и режим содержания гусениц; фаза численности и тип питательной среды (табл. 4). Относительной мерой величины эффектов служат магнитуды стандартизованных коэффициентов.

Существенное влияние на развитие первого возраста оказывает длительность “зимовки”. В этот период происходит холодовая терминация диапаузы, в которую впадают сформировавшиеся эмбрионы в конце лета. Как и в случае с периодом набора летне-осенней СЭТ, длительность зимовки положительно влияет на скорость развития.

Коэффициенты регрессии предикторов длительности развития гусениц до второго возраста приведены в табл. 5. Связь между длительностью

Таблица 3. Оценка влияния условий развития эмбриональной и личиночной стадий непарного шелкопряда на уровень выживаемости до 3-го возраста с помощью обобщенных линейных моделей (GLZ)

Предикторы	Уровень фактора	<i>b</i>	<i>se</i>	Wald	<i>p</i>	95% ДИ	
$b_0^{\#}$		1.09	0.116	88.3	<0.001	0.87	1.32
Летне-осенняя СЭТ (0–1)		1.46	0.165	78.6	<0.001	1.14	1.79
“Зимовка” (0–1)		–0.117	0.201	0.34	=0.561	–0.51	0.28
ИПС [1]	FeSO₄	0.632	0.088	51.9	<0.001	0.46	0.80
Режим [2]	Группа	–0.221	0.086	6.53	=0.011	–0.39	–0.05
Фаза [3]	Вспышка	0.063	0.091	0.49	0.485	–0.11	0.24
[1] × [2]		0.248	0.086	8.25	=0.004	0.08	0.42
[1] × [3]		0.073	0.087	0.70	=0.403	–0.10	0.24
[2] × [3]		0.214	0.086	6.17	=0.013	0.05	0.38
[1] × [2] × [3]		0.294	0.086	11.6	<0.001	0.12	0.46

Таблица 4. Стандартизованные коэффициенты регрессии и выбор оптимальных ($C_p = \min$) моделей для описания длительности развития гусениц непарного шелкопряда до 2-го возраста

Ранг модели	C_p	<i>N</i>	“Зимовка”	Летне-осенняя СЭТ	Фаза [1]	ИПС [2]	Режим [3]	[1] × [2]	[1] × [3]	[2] × [3]	[1] × [2] × [3]
1	8.78	6	–0.16	–0.12	–0.26	–0.44		–0.25	–0.15		
2	8.84	7	–0.16	–0.12	–0.25	–0.44		–0.24	–0.17		–0.033
3	9.65	8	–0.16	–0.12	–0.25	–0.43		–0.24	–0.17	–0.023	–0.041
4	10.0	9	–0.16	–0.12	–0.24	–0.42	–0.034	–0.23	–0.18	–0.044	–0.054
5	10.4	7	–0.16	–0.12	–0.26	–0.44		–0.25	–0.15	–0.012	
6	10.7	8	–0.16	–0.12	–0.25	–0.44	–0.007	–0.24	–0.17		–0.034
7	10.8	7	–0.16	–0.12	–0.26	–0.44	–0.003	–0.25	–0.15		
8	12.1	8	–0.16	–0.12	–0.26	–0.43	–0.014	–0.25	–0.15	–0.020	
9	42.9	6	–0.15		–0.23	–0.41		–0.20	–0.17		–0.035
10	43.0	7	–0.15		–0.22	–0.41		–0.20	–0.17	–0.029	–0.045

Примечание. Полужирным шрифтом выделена наиболее оптимальная модель.

зимовки и скоростью развития только в первом возрасте, возможно, обусловлена влиянием длительности “зимовки” на СЭТ отрождения: чем дольше период нахождения кладок при низких температурах, тем раньше и дружнее наступает выход из них [23]. Ранее в лабораторных экспериментах нами было показано [24] более быстрое развитие гусениц, отродившихся первыми, а значит, требующих меньшие СЭТ отрождения. Высокий вклад в ускорение развития вносит добавление в ИПС железа как активного микроэлемента, входящего в состав множества ферментов, а

также проявляющего высокую активность в ионной форме.

Вспышечное состояние популяции также оказывает положительное воздействие на показатели развития по сравнению с межвспышечным периодом. Однако наибольший интерес представляет взаимодействие этого фактора с условиями агрегированности особей и типом питательной среды. Именно в период вспышки групповой эффект носит положительный характер, а наличие железа в корме дает больший эффект.

При развитии гусениц до третьего возраста картина несколько меняется. Оптимальная мо-

Таблица 5. Оценки параметров лучшей ($C_p = \min$) регрессионной модели для описания длительности развития гусениц до 2-го возраста: $\log(\text{дни}) = b_0 + \sum b_i x_i + \varepsilon_i$

Предикторы	Уровень фактора	b	se	$t(2072)$	$p <$	95% ДИ	
$b_0^{\#}$		2.32	0.014	160.0	0.0001	2.29	2.35
“Зимовка” (0–1)		–0.20	0.030	–6.8	0.0001	–0.26	–0.14
Летне-осенняя СЭТ (0–1)		–0.11	0.019	–6.0	0.0001	–0.15	–0.08
Фаза численности [1]	Вспышка	–0.09	0.009	–9.4	0.0001	–0.11	–0.07
ИПС [2]	FeSO ₄	–0.17	0.009	–19.4	0.0001	–0.18	–0.15
Режим [3]	Группа	–	–	–	–	–	–
[1] × [2]		–0.08	0.009	–9.4	0.0001	–0.10	–0.06
[1] × [3]		–0.05	0.007	–7.4	0.0001	–0.06	–0.04

Примечание: # – “референтный уровень” – ожидаемое значение $\log(\text{дни})$, при нулевых значениях непрерывных предикторов и всех фиктивных переменных, оставшихся в модели, т.е. здесь b_0 – межвспышечный период, одиночное содержание, на стандартной ИПС. В квадратных скобках указаны категориальные предикторы и их взаимодействие.

Таблица 6. Выбор оптимальных ($C_p = \min$) моделей для описания длительности развития гусениц до 3-го возраста

Ранг модели	C_p	N	“Зимовка”	Летне-осенняя СЭТ	Фаза [1]	ИПС [2]	Режим [3]	[1] × [2]	[1] × [3]	[2] × [3]	[1] × [2] × [3]
1	4.55	6		–0.15	–0.10	–0.65		–0.28	–0.16		–0.06
2	6.26	7	–0.012	–0.15	–0.11	–0.65		–0.28	–0.15		–0.06
3	6.38	7		–0.15	–0.10	–0.65		–0.28	–0.16	–0.009	–0.06
4	6.55	7		–0.15	–0.10	–0.65	–0.001	–0.28	–0.16		–0.06
5	8.10	8	–0.012	–0.15	–0.10	–0.65		–0.28	–0.16	–0.008	–0.06
6	8.26	8	–0.012	–0.15	–0.11	–0.65	–0.001	–0.28	–0.16		–0.06
7	8.28	8		–0.15	–0.10	–0.64	–0.007	–0.28	–0.16	–0.013	–0.06
8	9.58	5		–0.15	–0.11	–0.65		–0.29	–0.13		
9	10.00	9	–0.012	–0.15	–0.10	–0.65	–0.008	–0.28	–0.16	–0.012	–0.06
10	11.34	6		–0.15	–0.11	–0.65		–0.29	–0.13	0.009	

Примечание. Полу жирным шрифтом выделена наиболее оптимальная модель.

дель также включает 6 предикторов ($F_{6,1761} = 170.3$, $p < 0.001$ при VIF не более 1.48). Основные факторы сохраняют свое влияние, кроме периода “зимовки”, но проявляется тройное взаимодействие: фазы численности, типа питательной среды и режима содержания (табл. 6).

Коэффициенты регрессии длительности развития гусениц до третьего возраста приведены в табл. 7. Вклад летне-осенней СЭТ в ускорение развития гусениц продолжает оставаться значимым. Также ожидаемо наиболее высокий вклад в ускорение развития вносит добавление в ИПС железа – развитие ускоряется в период вспышки. Влияние группового выращивания на скорость

развития проявляется только в период вспышки, а влияние других предикторов не изменилось.

Анализ различий в скорости развития гусениц до третьего возраста показал, что в период вспышки скорость развития в групповом режиме выше, в другие фазы динамики численности ниже, чем в одиночном. При этом значимы различия этого показателя только в межвспышечный период на ИПС с добавлением FeSO₄·7H₂O (рис. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Многочисленные исследования на представителях разных отрядов насекомых (прямокрылые,

Таблица 7. Оценки параметров лучшей ($C_p = \min$) регрессионной модели для описания длительности развития гусениц до 3-го возраста: $\log(\text{дни}) = b_0 + \sum b_i x_i + \varepsilon_i$

Предикторы	Уровень фактора	b	se	$t(1761)$	$p <$	95% ДИ	
$b_0^\#$		2.71	0.008	323.0	0.0001	2.70	2.73
Летне-осенняя СЭТ		-0.11	0.014	-7.6	0.0001	-0.14	-0.08
Фаза [1]	Вспышка	-0.03	0.006	-4.3	0.0001	-0.04	-0.01
ИПС [2]	FeSO ₄	-0.19	0.006	-29.8	0.0001	-0.20	-0.17
Режим [3]	Группа	—	—	—	—	—	—
[1] × [2]		-0.07	0.006	-11.5	0.0001	-0.09	-0.06
[1] × [3]		-0.04	0.006	-7.2	0.0001	-0.05	-0.03
[1] × [2] × [3]		-0.02	0.006	-2.7	0.001	-0.026	0.004

Примечание. # – “референтный уровень” – ожидаемое значение $\log(\text{дни})$, при нулевых значениях непрерывных предикторов и всех фиктивных переменных, оставшихся в модели, т.е. здесь b_0 – межвспышечный период, одиночное содержание на стандартной ИПС. В квадратных скобках указаны категориальные предикторы и их взаимодействие.

чешуекрылые, таракановые, перепончатокрылые и др.) свидетельствуют о схожих тенденциях проявления эффекта группы, зачастую заключающиеся в сокращении периода развития особей попу-

ляции, а у некоторых видов его увеличении, уменьшении средних размеров, снижении смертности и плодовитости, усилении меланизации покровных тканей, увеличении двигательной ак-

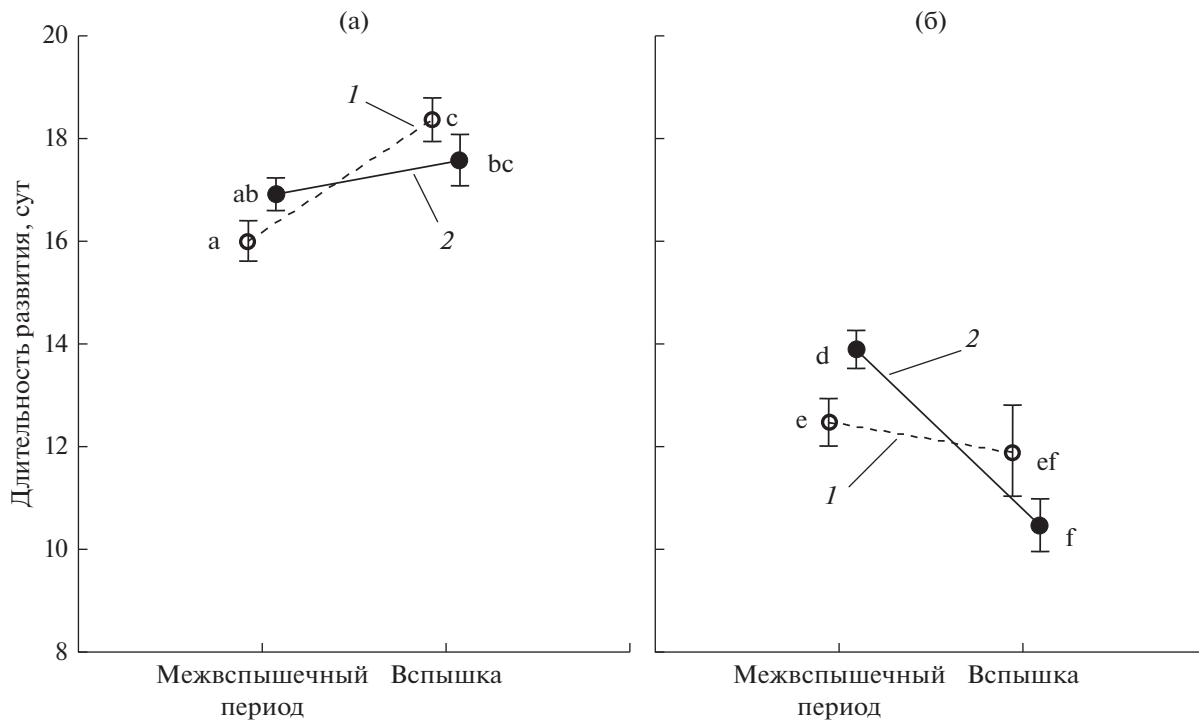


Рис. 1. Влияние фазы динамики численности популяции, типа питательной среды ((а) – стандартная ИПС, (б) – ИПС с добавлением FeSO₄) и режима содержания (1 – одиночное содержание, 2 – групповое) на длительность развития гусениц до третьего возраста ($F_{(1,1761)} = 7.03$, $p = 0.008$). Точками указаны средневзвешенные значения, в погрешности указаны доверительные интервалы 95% ($\bar{x} \pm \text{ДИ } 95\%$). Достоверные различия, рассчитанные по критерию Шеффе для множественных сравнений, при пороге значимости $p < 0.05$ указаны разными буквами.

тивности [2, 8, 25, 26]. Также отмечается повышение иммунной активности, опосредованно связанной с усилением работы фенолоксидазной системы и ростом выработки гемоцитов [7].

Положительное влияние высокой плотности на показатели развития у таких эруптивных видов филлофагов, как непарный шелкопряд, проявляется главным образом у гусениц первого и второго личиночных возрастов. При этом эффект группы у непарного шелкопряда выражается в первую очередь в снижении смертности и увеличении скорости развития [26–29]. Перечисленные эффекты могут быть опосредованно связаны с изменением энзимной активности пищеварительной системы при групповом режиме выращивания [30], влияющей на эффективность усвоения кормового субстрата, а также с усилением работы фенолоксидазной системы [31] как неспецифической стресс-реакции организма на повышенную скученность [5]. В некоторых случаях у этого вида не наблюдается различий между гусеницами, содержащимися при разном уровне плотности, по уровню смертности [29, 31, 32] и скорости развития [29].

Нами ранее было показано значительное варьирование степени проявления эффекта группы в разные годы лабораторного выращивания в зависимости как от состава корма, так и от адаптационных показателей популяции. Установлено существенное различие в векторе проявления эффекта группы на разных кормовых субстратах в период низкой плотности: положительный или отрицательный эффект при питании на листе березы либо его отсутствие – при питании на ИПС [34]. Установлена положительная направленность эффекта группы на ИПС в первые годы вспышки и его отсутствие – на листе березы [15], однако не было понятно, связано ли это с фазой динамики плотности популяции или обусловлено какими-либо другими факторами.

Результаты проведенного исследования показывают, что реакция гусениц на состав корма при разных режимах выращивания в зависимости от фазы численности различается. На стандартной ИПС скорость развития в групповом режиме не изменяется, в то время как при одиночном выращивании в период вспышки она значительно замедляется. Отсутствие различий в длительности развития во время вспышки и в межвспышечный период на стандартной ИПС в групповом режиме выращивания, видимо, связано с наложением влияния питательной среды, так как одиночно выращиваемые гусеницы значительно замедляют свое развитие в период вспышки. Возможно, наблюдаемый феномен связан с изменением пищевых предпочтений в разные фазы градиционного цикла. Этот вопрос требует дополнительных ис-

следований, так как в литературе встречается информация о расширении списка кормовых растений в период вспышки [20, 35].

При выращивании гусениц на ИПС с FeSO_4 ситуация противоположная – происходит значимое ускорение развития гусениц в групповом режиме выращивания в период вспышки. Это позволяет предположить, что интенсификация физиологических процессов не является причиной проявления эффекта группы [16].

В период вспышки массового размножения в естественных условиях отмечаются более высокая скорость развития и, как следствие, более ранние фенологические сроки откладки яиц самками непарного шелкопряда, увеличение летне-осенней СЭТ, накопленной эмбрионами до наступления холодов. Согласно анализу (см. табл. 6, 7), величина летне-осенней СЭТ является значимой наряду с другими факторами, но не определяющей в проявлении эффекта группы.

Таким образом, основным результатом данного исследования – установление значительного влияния фазы динамики численности непарного шелкопряда на проявление эффекта группы, оказывающего положительное влияние на скорость развития гусениц в эруптивную фазу численности. Возможно, наблюдаемые ранее нами и другими авторами отсутствие эффекта группы или его отрицательное проявление [29, 32–34] связаны с фазой динамики численности исходной популяции.

Исследования выполнены в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН, а также за счет гранта Российского научного фонда (проект № 20-64-46011). Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Dethier V.G.* Food-plant distribution and density and larval dispersal as factors affecting insect populations // *The Canadian Entomologist*. 1959. V. 91. № 9. P. 581–596.
<https://doi.org/10.4039/Ent91581-9>
2. *Applebaum S.W., Heifetz Y.* Density-dependent physiological phase in insects // *Annu. Rev. Entomol.* 1999. V. 44. P. 317–341.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.44.1.317>
3. *Stiling P.* Density-dependent processes and key factors in insect populations // *The J. of Animal Ecology*. 1988. V. 57. №. 2. P. 581–593.
<https://doi.org/10.2307/4926>
4. *Turchin P., Taylor A.D., Reeve J.D.* Dynamical role of predators in population cycles of a forest insect: an experimental test // *Science*. 1999. V. 285. № 5430. P. 1068–1071.
<https://doi.org/10.1126/science.285.5430.1068>

5. *Steinhaus E.A.* Crowding as a possible stress factor in insect disease // *Ecology*. 1958. V. 39. № 3. P. 503–514. <https://doi.org/10.2307/1931761>
6. *Andersson R.M., May R.M.* The population dynamics of microparasites and their invertebrate hosts // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biology Sci.* 1981. V. 291. № 1054. P. 451–524. <https://doi.org/10.1098/rstb.1981.0005>
7. *Wilson K., Cotter S.C.* Density-dependent prophylaxis in insects // *Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences* / Eds. Ananthakrishnan T. N., Whitman T. W.. Enfield: Science Publishers Inc. 2009. P. 381–420. <https://doi.org/10.1201/b10201-7>
8. *Uvarov B.P.* Grasshoppers and Locusts. Cambridge: University Press, 1966. V. 1. 481 p.
9. *Courchamp F., Berec L., Gascoigne J.* Allee effects in ecology and conservation. Oxford, UK: Oxford University Press, 2008. 272 p. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570301.001.0001>
10. *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.
11. *Дедю И.И.* Экологический энциклопедический словарь. Кишинев: Гл. ред. Молд. сов. энцикл., 1990. 406 с. <http://www.cnsbh.ru/AKDiL/0039/Default.Shtm>
12. *Wilson E.O.* Sociobiology: The new synthesis. Cambridge, MA: Belknap Press, 1975. 366 p.
13. *Ильиных А.В.* Оптимизированная искусственная среда для культивирования непарного шелкопряда (*Osneria dispar* L.) // *Биотехнология*. 1996. № 7. С. 42–43.
14. *Пономарев В.И., Клобуков Г.И., Напалкова В.В., Кишняев И.А.* Влияние условий эксперимента на проявление эффекта группы у непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) // *Экология*. 2017. № 4. С. 304–311. <https://doi.org/10.7868/S0367059717040126>
15. *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., 2009. Вып. 187. С. 249–258.
16. *Ильинский А.И., Тропин И.В.* Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М.: Лесн. пром-ть, 1965. 525 с. <https://search.rsl.ru/ru/record/01006414096>
17. *Пономарев В.И., Андреева Е.М., Шаталин Н.В.* и др. Уровень эффективности эндогенных активаторов перекисного окисления липидов мембран у разных возрастов гусениц непарного шелкопряда // *Изв. Самарского научного центра РАН*. 2009. Т. 11. № 1(2). С. 129–131. <https://elibrary.ru/item.asp?id=13619367>
18. *Пономарев В.И., Клобуков Г.И., Напалкова В.В.* Зависимость морфофизиологических показателей постэмбриональных стадий непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) от температурных условий в период эмбрионального развития // *Вестник Томского гос. ун-та. Биология*. 2016. № 3(35). С. 107–127. <https://doi.org/10.17223/19988591/35/7>
19. Погода и климат. Метеостанция г. Каменск-Уральский (синоптический индекс – 28449) [Электронный ресурс]: <http://www.pogodaiklimat.ru/>
20. *Бенкевич В.И.* Массовые появления непарного шелкопряда в европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 140 с.
21. *Mallows C.L.* Some comments on C_p // *Technometrics*. 1973. V. 15. № 4. P. 661–675. <https://doi.org/10.1080/00401706.1973.10489103>
22. *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.
23. *Пономарев В.И., Клобуков Г.И., Ильиных А.В., Дубовский И.М.* Адаптационные аспекты длительности диапаузы популяций непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) разного широтного происхождения // *Сибирский экологич. журн.* 2019. № 1 (26). С. 3–13. <https://doi.org/10.15372/SEJ20190101>
24. *Пономарев В.И., Ильиных А.В., Гнинеко Ю.И.* и др. Непарный шелкопряд в Зауралье и Западной Сибири. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 320 с.
25. *Long D.B.* Effects of population density on larvae of Lepidoptera // *Trans. R. Soc. Lond.* 1953. V. 104. № 15. P. 544–585. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1953.tb01247.x>
26. *Peters T.M., Barbosa P.* Influence of population density on size, fecundity and developmental rate of insects in culture // *Annu. Rev. Entomol.* 1977. V. 22. P. 431–450. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.22.010177.002243>
27. *Leonard D.E.* Effects of density of larvae on the biology of the gypsy moth, *Porhetra dispar* (L.) // *Entomol. Exp. Appl.* 1968. V. 11. № 3. P. 291–304. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1968.tb02058.x>
28. *Коников А.С.* Регуляторы численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука, 1978. 96 с.
29. *Васильева Т.Г.* Исследование эффекта группы у непарного шелкопряда // *Непарный шелкопряд в Средней и Восточной Сибири*. Новосибирск: Наука, 1982. С. 51–58.
30. *Lazarevic J., Peric-Mataruga V., Vlahovic M.* et al. Effects of rearing density on larval growth and activity of digestive enzymes in *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) // *Folia Biol.* 2004. V. 52. № 1–2. P. 105–112. [http://www.isez.pan.krakow.pl/journals/fofia/pdf/52\(1-2\)/17.pdf](http://www.isez.pan.krakow.pl/journals/fofia/pdf/52(1-2)/17.pdf)

31. Pavlushin S.V., Belousova I.A., Chertkova E.A. et al. The effect of population density of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Erebidae) on its fitness, physiology and activation of the covert nucleopolyhedrovirus // Eur. J. Entomol. 2019. V. 116. P. 85–91.
<https://doi.org/10.14411/eje.2019.009>
32. Злотин А.З. Влияние плотности и химической обработки корма на развитие *Ocneria dispar* L. при лабораторном разведении // Зоол. журн. 1965. Т. XLIV(12). С. 1809–1812.
33. Киреева И.М. Экология и физиология непарного шелкопряда. Киев: Наукова думка, 1983. 380 с.
34. Пономарев В.И., Андреева Е.М., Шаталин Н.В. Эффект группы у непарного шелкопряда (*Lymantria dispar*, Lepidoptera, Lymantriidae) в зависимости от состава корма и популяционных характеристик // Зоол. журн. 2009. Т. 8 (4). С. 446–453.
35. Montgomery M.E., Wallner W.E. The gypsy moth a westward migrant // Dynamics of forest insect populations. Ed. Berryman A.A. New York: Springer, 1988. P. 354–375.