

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ ЗАЩИТЫ
РАСТЕНИЙ» (ФГБНУ ВИЗР)

На правах рукописи

Грушечая Инна Валентиновна

**ФАКТОРЫ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ КУКУРУЗНОГО
МОТЫЛЬКА В КРАСНОДАРСКОМ КРАЕ В СВЯЗИ С РАЗРАБОТКОЙ
МОНИТОРИНГА И ПРОГНОЗА РАЗМНОЖЕНИЯ ВРЕДИТЕЛЯ**

Шифр и наименование специальности: 03.02.05 — энтомология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель: Фролов Андрей Николаевич
профессор, доктор биологических наук

Санкт-Петербург

2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	16
1.1. Систематическое положение кукурузного мотылька и его биоэкологические особенности.....	16
1.2. Кукуруза как основной пищевой ресурс кукурузного мотылька.....	27
1.3. Динамика численности кукурузного мотылька и вопросы защиты растений	34
1.4. Факторы динамики численности кукурузного мотылька.....	37
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	55
2.1. Место и условия проведения полевых работ.....	55
2.2. Материал и методы проведения полевых работ.....	58
2.2.1. Учеты численности кукурузного мотылька.....	59
2.2.2. Оценка поврежденности растений	64
2.2.3. Искусственное заселение кукурузы кукурузным мотыльком и заражение энтомопатогенными грибами.....	67
2.3. Материал и методы проведения лабораторных работ.....	69
2.3.1. Методы молекулярно-биологического исследования.....	69
2.3.2. Выделение и культивирование грибов рода <i>Beauveria</i>	71
2.3.3. Содержание и разведение кукурузного мотылька в лабораторных условиях.....	73
2.3.4. Методы оценки зараженности кукурузного мотылька микроспоридиями.....	74
2.4. Методы статистического анализа результатов наблюдений и данных экспериментов	75
ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ КУКУРУЗНОГО МОТЫЛЬКА.....	77
3.1. Распространение видов рода <i>Ostrinia</i> , обитающих на территории	

проведения учетов и наблюдений, и их диагностика.....	78
3.2. Зависимость динамики численности кукурузного мотылька от вариации погодных факторов.....	82
3.3. Сортовые особенности кукурузы и динамика численности кукурузного мотылька.....	87
3.4. Энтомофаги (паразиты и хищники) кукурузного мотылька в посевах кукурузы.....	89
3.5. Энтомопатогенные микроорганизмы.....	95
3.5.1. Энтомопатогенные грибы.....	95
3.5.2. Микроспоридии.....	103
3.5.3. Эндосимбиотические бактерии <i>Wolbachia</i> sp.....	112
ГЛАВА 4. АНАЛИЗ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ КУКУРУЗНОГО МОТЫЛЬКА В ПЕРИОД ВЫХОДА НАСЕКОМОГО ИЗ СОСТОЯНИЯ ДЕПРЕССИИ.....	117
4.1. Погодные условия в 2013-2017 гг.....	117
4.2. Динамика численности кукурузного мотылька в 2013-2017 гг.....	120
4.3. Факторы, способствующие росту численности вредителя в 2013-2017 гг.: анализ таблиц выживаемости	126
ГЛАВА 5. ПЕРИОДИЧНОСТЬ МНОГОЛЕТНИХ КОЛЕБАНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ КУКУРУЗНОГО МОТЫЛЬКА.....	136
5.1. Анализ вариации многолетних рядов численности и доказательство периодичности	136
5.2. Экологические факторы, вызывающие нестационарные периодические колебания в многолетней динамике численности кукурузного мотылька	142
5.3. Динамика устойчивости кукурузы к кукурузному мотыльку в многолетнем аспекте.....	154
ГЛАВА 6. СИНТЕТИЧЕСКИЕ ПОЛОВЫЕ ФЕРОМОНЫ ДЛЯ МОНИТОРИНГА ЧИСЛЕННОСТИ КУКУРУЗНОГО МОТЫЛЬКА.....	157

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	171
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ.....	174
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	175
СПИСОК ИЛЛЮСТРАТИВНОГО МАТЕРИАЛА.....	233
ПРИЛОЖЕНИЕ 1.....	245
ПРИЛОЖЕНИЕ 2.....	246
ПРИЛОЖЕНИЕ 3.....	248

ВВЕДЕНИЕ

Кукурузный мотылёк, *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) (Lepidoptera: Crambidae) — внутрискосовой вредитель кукурузы, имеющий во многих странах мира серьезное экономическое значение. Он является одним из наиболее опасных вредителей кукурузы и в России, особенно в степной зоне Северного Кавказа. Урожай зерна кукурузы при повреждении кукурузным мотыльком при благоприятных для развития вредителя условиях снижается на 6-25%, а в отдельных случаях и больше (Фролов, 1993). Помимо прямого ущерба продуктивности растений, вредитель наносит также существенный косвенный вред, поскольку нарушения целостности покровных тканей растения способствуют поражению комплексом фитопатогенов (Иващенко и др., 2008).

В последние годы производство зерна кукурузы растет опережающими темпами: если среднегодовая урожайность в России в 1991-2000 гг. составляла 25.0 ц/га, в 2001-2010 гг. — 32.7 ц/га, то в 2011-2014 гг. она достигла 44.8 ц/га (Плугов, 2015). Краснодарский край устойчиво лидирует в производстве зерна кукурузы — по состоянию на 02 ноября 2016 г. здесь было произведено 3368.2 тыс. тонн, что составило 34.3% от общих сборов зерна этой культуры в стране (Сабановский, 2016). В то же время по отношению к аналогичной дате предыдущего 2015 г. прирост производства достиг всего лишь 4.0%, тогда как в соседних регионах — Ставропольском крае (9.5% в общероссийских сборах зерна кукурузы) за то же время рост оценен в 14.7%, а в Ростовской области (6.4% в общих сборах зерна) — 11.2%. Учитывая значительно более высокую повреждаемость кукурузы кукурузным мотыльком в Краснодарском крае в сравнении с соседними регионами (Говоров, Живых, 2017, 2018) представляется несомненным огромное значение для экономики страны, которое будут иметь усилия, направленные на сдерживание размножения вредителя в регионе и снижение его вредоносности.

В силу того, что кукурузному мотыльку свойственны обширный ареал и все еще расширяющаяся область вредоносности, высокая численность, значительное

генетическое разнообразие, а также простота разведения в лаборатории, он является удобным модельным объектом для исследователей не только в России (Щёголев, 1934; Кожанчиков 1938; Хомякова, Переверев, 1980; Фролов, 1976-2015 и др.), но и за рубежом (Hudon, LeRoux., 1986; Guthrie, Dicke 1972; Mihm, 1985; Bohn et al., 1999; Malausa et al., 2005).

Исследования динамики численности вредных видов — основополагающий элемент фитосанитарного мониторинга и прогнозов. Общеизвестно, что прогноз динамики численности вредных насекомых — одна из центральных задач сельскохозяйственной энтомологии. Достоверность прогноза определяется в первую очередь степенью изученности факторов, влияющих на численность прогнозируемого объекта, а точность прогноза зависит не только от уровня экологических знаний об объекте, но и от использованной модели прогноза (Фролов, 2017). Прогноз динамики численности кукурузного мотылька, как одного из опасных вредителей кукурузы России, направлен на уточнение сроков обработки инсектицидами, включая биопрепараты, и/или выпуска трихограммы. При этом истребительные мероприятия против первой генерации вредителя, как правило, эффективны лишь до того момента, пока гусеницы не начнут массово внедряться во влагиалища листьев, а затем и в стебли. Кроме того, затрудняет как мониторинг численности кукурузного мотылька, так и собственно проведение защитных мероприятий бивольтинность *O. nubilalis*, свойственная популяциям, обитающих на юге России.

Наиболее эффективным средством управления размножением вредных организмов считается использование устойчивых форм растений и применение биологических средств защиты растений. Общеизвестно, что устойчивость кукурузы к кукурузному мотыльку — важнейший фактор сдерживания роста численности вредителя (Beck, 1965; Chiang, 1978; Шапиро, 1985; Mason, 1996 и др.). В то же время экологическая роль устойчивости растений, особенно в многолетней динамике численности вредителя, все еще нуждается в серьезном анализе, что помимо других факторов обусловлено постоянно идущим обновлением сортового разнообразия кукурузы в сельскохозяйственном

производстве. Хотя в последние годы все больше исследований посвящается изучению воздействия растения, как центрального элемента триотрофа, на природных регуляторов численности — энтомофагов, а также энтомопатогенных вирусов, грибов, бактерий (Costa, Gaugler, 1989; Kouassi et al, 2003), проблема остается слабо разработанной (Price, 1986; Lange et al., 2014).

Степень разработанности темы исследования

Хотя кукурузному мотыльку посвящены десятки тысяч публикаций в Северной Америке, Европе и Азии (Brindley et al., 1975; Mason et al., 1996; Фролов, 1997 а, b; Фролов, Букзеева, 1997; Lassance, 2010), многие стороны его жизни все еще остаются недостаточно изученными (Lassance, 2016), что в значительной степени обусловлено сложностью эколого-генетической структуры популяций как собственно кукурузного мотылька, так и близких к нему видов рода *Ostrinia*, таксономический статус и диагностика которых до сих пор являются предметом дискуссий (Lassance, 2016). Известно, что кукурузный мотылек является членом комплекса близкородственных и трудноразличимых, генетически обособленных видов и форм рода *Ostrinia*, характеризующихся ярко выраженной гостальной пищевой специализацией. Изучению популяционной структуры *O. nubilalis* и близкородственных ему видов посвящено немало работ, выполненных в самых разных странах (Карпова, 1959; Кузнецова, 1963; Фролов, 1993; Ishikawa et al., 1999; Frolov et al., 2007; Malausa et al., 2008). Однако несмотря на то, что генетический анализ широкого круга популяций стеблевых мотыльков, в т.ч. с использованием микросателлитов, во-первых, показал свою эффективность в отношении диагностики, а во-вторых, подтвердил определяющую роль кормового растения как фактора, формирующего популяционную структуру насекомых (Frolov et al., 2012; Конончук, 2013), до сих пор идут дискуссии о видовой структуре рода и роли кормовых растений как фактора дивергенции (Malausa et al., 2007; Frolov et al., 2007; Piwczynski et al., 2016; Coates, et al., 2018).), вопрос еще окончательно не решен и требуется поиск

новых дополнительных критериев для диагностики, в т.ч. молекулярных маркеров.

Хотя феромоны насекомых находят все более широкое применение в защите растений, явление сегрегации популяций кукурузного мотылька по составу полового феромона самок (Klun, Robinson, 1971; Kochansky et al., 1975; Klun, Maini, 1979) вызывает несомненную трудность с точки зрения организации мониторинга вредителя. Более того, аттрактивность известных композиций синтетических половых феромонов кукурузного мотылька в новых северных очагах массовых размножений кукурузного мотылька (Беларусь и Воронежская область) феромонных ловушек оказалась крайне низкой (Грушевая и др., 2015а, б), что свидетельствует о недостаточной изученности эколого-генетической структуры популяции вредителя в ареале (Фролов, Рябчинская, 2018).

Особенно много вопросов как в теоретическом, так и прикладном отношениях вызывает динамика численности кукурузного мотылька. Несмотря на долгую историю выяснения экологических особенностей вредителя, немало вопросов остаются дискуссионными. Так, в ряде работ, выполненных в Европе (Ohnesorge, 1989; Бахмут, 2002; Шпанёв, Лаптиев 2010), хотя и далеко не во всех (напр., Cordero et al., 1998), содержатся указания на периодичность колебаний численности кукурузного мотылька. С другой стороны, в североамериканской литературе, включая публикации, посвященные глубокому анализу динамики численности вредителя в т.ч. с использованием таблиц выживаемости, подобного рода феномен не обнаруживался (Chiang, Hodson, 1972; Hudon, LeRoux, 1986; Onstad, Gould, 1998). Давно установлено, что динамика численности кукурузного мотылька сильно зависит от такого фактора, как обеспеченность влагой, которая требуется и для окукливания перезимовавших гусениц, и для развития яиц и гусениц младших возрастов, и особенно для полового поведения имаго (например, Ладыженская, 1935; Kira et al., 1969; DeRozari et al., 1977). Значительно меньше известно об эффектах биотических факторов, особенно в рамках триотрофных взаимодействий сочленов системы «кормовое растение — энтомофаг» (Гостюхина, 1995), а тем более «кормовое растение —

энтомопатоген» в динамике численности вредителя (Bing, Lewis, 1991), и особенно в многолетнем аспекте. Несмотря на то, что численность кукурузного мотылька в местах его стародавнего обитания находится под прессом комплекса энтомофагов и энтомопатогенных микроорганизмов (Guthrie, 1981; Lewis et al., 2002; Фролов и др., 2006), нередко высказывается мнение, что колебания численности кукурузного мотылька исключительно порождаются эффектами случайной вариации метеорологических факторов (Щеголев, 1934; Кожанчиков, 1938; Поляков, 1974; Хомякова, 1962, 1976; Sparks et al., 1970; Showers et al., 1976; De Rozari et al., 1977; Webster, Cardé, 1982, и др.).

Существующие в настоящее время методы прогноза основаны на учетах численности перезимовавших гусениц в растительных остатках (Фролов, 2006), количестве выпавших осадков в конце мая — начале июня перед началом лёта имаго (Букзеева, Поляков, 1993, Серапионов, 2008); на учете плотности отложенных на кукурузу яиц, причем в качестве пороговой принята заселенность 18% растений яйцами в фазу 6-8 листьев, т.е. в начальный период откладки яиц (Дружелюбова и др., 1969). Указанные методики не лишены существенных недостатков, поскольку при значительной трудоемкости далеко не всегда обеспечивают приемлемую надёжность, точность и достоверность прогноза. Разработку новых моделей сдерживает отсутствие работ, комплексно оценивающих эффекты абиотических, биотических и антропогенных факторов на динамику численности кукурузного мотылька в современных условиях сельскохозяйственного производства.

Цель работы: выявить закономерности динамики численности кукурузного мотылька в связи с особенностями эколого-генетической структуры популяций вредителя в Краснодарском крае в современных условиях сельскохозяйственного производства.

В соответствии с поставленной целью решали следующие задачи:

1. Провести мониторинг динамики численности кукурузного мотылька, составить и проанализировать таблицы выживаемости вредителя на кукурузе;

2. Оценить вклад абиотических, биотических и антропогенных факторов в многолетнюю динамику численности кукурузного мотылька, уделив особое внимание периоду выхода вредителя из состояния депрессии;

3. Охарактеризовать экологическую роль кукурузы, как центрального элемента триотрофа, в динамике численности кукурузного мотылька;

4. Разработать усовершенствованные методы мониторинга кукурузного мотылька на базе использования синтетических половых феромонов.

Научная новизна

Кукурузному мотыльку и близким видам рода *Ostrinia* посвящено немало научных исследований, в т.ч. реализованных в рамках диссертационных работ, добрая половина из которых была выполнена в условиях Краснодарского края (Шура-Бура, 1968; Хроменко, 1982; Казымова, 1981; Остроухов, 1977; Серапионов, 2008; Конончук, 2013 и др.). В настоящей диссертации, также выполненной в Краснодарском крае, удалось выявить целый ряд новых для науки закономерностей, характеризующих особенности динамики численности *Ostrinia nubilalis* на Северном Кавказе, в т.ч. впервые охарактеризовать эффекты, связанные с воздействием на численность вредителя широкого круга энтомофагов и патогенных микроорганизмов, в т.ч. в рамках системы триотрофа, впервые статистически корректно проанализировать и обосновать природу феномена цикличности многолетней динамики численности кукурузного мотылька в условиях современного сельскохозяйственного производства Краснодарского края. Обнаруженные в ходе проведения работ новые данные, указывающие на тесную связь плотности отложенных самками яиц и питающихся на растениях гусениц дочернего поколения с численностью отловленных в феромонные ловушки самцов родительского поколения, позволяют реализовать более эффективную систему феромониторинга и защиты кукурузы от вредителя.

Теоретическая и практическая значимость

Закономерности динамики численности насекомых — важнейшая проблема энтомологической науки (Викторов, 1975; Varley, Gradwell, 1970; Максимов,

1984; Berryman, 1988; Crawley, 1989; Royama, 1992; Liebhold et al., 2004; Schowalter, 2016). В качестве причин, вызывающих вспышки массовых размножений, рассматриваются самые разнообразные факторы, включая погодноклиматические, генетические или физиологические процессы, протекающие в популяциях, трофические взаимодействия, включая стрессы у растений-хозяев, преодоление защитных барьеров кормовых растений, зависимые и независимые от плотности эффекты взаимодействий между фитофагами, энтомофагами и энтомопатогенами, включая ускользание от регуляторных эффектов биотических факторов. Анализу природы вспышек массового размножения посвящено множество работ (Clark et al., 1967; McLaren, 1971; Barbosa, Schultz, 1987; Myers, 1993; Crawley, 1989; Бахвалов и др., 2010; Фролов, 2017), однако проблема вряд ли имеет простое решение. Хотя агроэкосистемы занимают колоссальные территории и площади эти неуклонно растут (Green et al., 2005; Boserup, 2005), они все еще недостаточно активно изучаются фундаментальной наукой. Несмотря на то, что в агроценозах изначально ослаблены механизмы саморегуляции, что было показано еще в 50-х годов прошлого века (Григорьева, 1960; Бей-Биенко, 1961), здесь постепенно формируются в той или иной степени саморегулирующиеся структуры, основанные на динамическом равновесии элементов, относящихся к разным трофическим уровням (Танский, 2006; Сумароков, 2009). Более того, в агроценозах осуществляются бурные процессы формирования новых пищевых связей (Чернышев, 2012) и это обстоятельство повышает актуальность экологических работ, проводимых в рамках сельскохозяйственных угодьев, поскольку полученные здесь материалы способствуют пониманию закономерностей, происходящих в природных ценозах, особенно в условиях сукцессий. Несомненно, знание механизмов динамики численности — важнейшее условие для создания научно-обоснованных программ интегрированных систем защиты растений (Викторов, 1968; Зубков, 2014), в первую очередь разработки эффективных прогнозов размножения и мониторинга численности вредных объектов (Поляков, Семенов, 1979). Соответственно, можно надеяться, что полученные результаты исследований найдут свое применение для

совершенствования защиты кукурузы от кукурузного мотылька, включая организацию высокоэффективного мониторинга и разработку более адекватных моделей прогноза колебаний численности этого опасного вредителя в Краснодарском крае.

Методология и методы исследования

Для реализации поставленных задач применяли систему полевых и лабораторных методов, позволяющих поэтапно фиксировать сезонную и многолетнюю динамику численности кукурузного мотылька и выявлять эффекты экологических факторов. Методология базировалась на системе полевых наблюдений, учетов и экспериментов, осуществлявшихся в течение полного цикла развития двух генераций насекомого в году как на фиксированных, так и рендомизированных учетных площадках, выделенных в пределах модельной территории, сохранявшей из года в год постоянную конфигурацию. Методы учета численности, учеты поврежденности растений и полевые эксперименты с искусственным заселением и заражением растений выполнялись в соответствии со стандартными подходами, позволяющими получить статистически достоверные результаты. По материалам полевых учетов составляли полные таблицы выживаемости, в анализ динамики численности включали метеорологическую информацию, поступавшую с метеостанции, расположенной в центре модельной территории. Для диагностики патогенных микроорганизмов (грибов, микроспоридий, бактерий) использовали молекулярно-биологические методы, включавшие выделение ДНК, амплификацию со специфичными прямыми и обратными праймерами, очистку проб для секвенирования и секвенирование, которые проводились в соответствии по стандартным алгоритмам.

Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность и обоснованность научных положений, практических выводов и рекомендаций диссертационной работы обеспечивается широким

охватом изученной литературы по проблеме; включением в анализ многолетних данных, характеризующих динамику численности объекта, которые были накоплены за 23 года наблюдений, проведенных в стационарных условиях; разнообразием использованных при анализе полученных данных статистических подходов (таблицы выживания, регрессионный и дисперсионный анализы, авторегрессии, вейвлеты).

Материалы диссертации опубликованы в 25 научных работах, включая 7 статей в рецензируемых изданиях (5 в Вестнике защиты растений и 2 в Экологической генетике). Результаты работы были доложены на 9 Российских и Международных конференциях: III Всероссийском съезде по защите растений (Санкт-Петербург, 2013), «Генетические ресурсы растений — основа продовольственной безопасности и повышения качества жизни» (Санкт-Петербург, 2014); «Биологическая защита растений — основа стабилизации агроэкосистем» (Краснодар, 2014 г.), «Современные проблемы энтомологии Восточной Европы» (Минск, 2015), Российско-белорусском семинаре по вопросам защиты кукурузы от вредителей (Санкт-Петербург, 2015), III Международном микологическом форуме (Москва, 2015); IV Вавиловской Международной конференции «Идеи Н.И. Вавилова в современном мире» (Санкт-Петербург, 2017), XV Съезде Русского энтомологического общества (Новосибирск, 2017 г.); Международном молодежном научном форуме «Ломоносов-2017» (Москва, 2017).

Положения, выносимые на защиту

1. При проведении многолетних полевых наблюдений и экспериментов на производственных посевах кукурузы обоснована существенная роль зависимых от плотности факторов (паразитов, хищников и энтомопатогенов) в динамике численности кукурузного мотылька в Краснодарском крае.

2. Многолетний мониторинг размножения кукурузного мотылька позволил выявить и статистически обосновать закономерные периодические колебания численности вредителя, которые детерминируются эффектами антропогенных, биотических и абиотических экологических факторов.

3. Ловушки с синтетическими половыми феромонами позволяют не только осуществлять мониторинг численности насекомого, но и сигнализировать о достижении вредителем плотности на посевах кукурузы, превышающий ЭПВ.

Благодарности

От всей души хочу поблагодарить научного руководителя, профессора, доктора биологических наук Фролова Андрея Николаевича за помощь в проведении и написании диссертационной работы, за доброту, понимание и терпение. Благодарю сотрудников ВИЗР Ю.М. Малыш, Ю.С. Токарева, А.Г. Конончук, Г.Р. Леднева, М.В. Левченко, М.Н. Берим, А.Н. Игнатьеву за поддержку и помощь в проведении работ. Я благодарна Л.И. Трепашко, А.В. Быковской (РУП «Институт защиты растений», Республика Беларусь), Т.А. Рябчинской (ФГБНУ ВНИИЗР, Воронежская область), Я.Л. Воронцовой, О.Н. Ярославцевой (ФГБУН ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск), М.А. Юдиной, Р.А. Быкову, Ю.Ю. Ильинскому (ФИЦ ИЦиГ СО РАН, г. Новосибирск) за работу, результаты которой отражены в совместных публикациях. Благодарю коллективы лабораторий сельскохозяйственной энтомологии, микробиологической защиты, фитосанитарной диагностики и прогнозов ВИЗР за внимательное дружеское отношение, за помощь в работе и советы. Выражаю благодарность коллективам Кубанской опытной станции ВИР, под руководством С.В. Булынцева, и НПО КОС-МАИС, под руководством В.Г. Гаркушки, за всестороннюю помощь в период проведения летних полевых работ.

Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований: № 12-04-00552_a «Регулирующие факторы в многолетней динамике численности растительноядных насекомых», № 15-04-01226_a «Периодические колебания в многолетней динамике численности насекомых-фитофагов: индукторы и механизмы» и № 16-54-00144 Бел_a «Новые очаги массовых размножений *O. nubilalis* в восточной Европе: анализ причин возникновения и поиск путей их локализации в Беларуси и России» и Российского научного фонда: грант № 16-14-00005 «Технологии массового

культивирования энтомопатогенных микроспоридий – продуцентов микробиологических средств контроля численности насекомых-фитофагов».

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Систематическое положение кукурузного мотылька и его биоэкологические особенности

Представления о таксономии кукурузного мотылька и близких к нему форм прошли длительный исторический путь и, несмотря на огромный прогресс, до сих пор характеризуются широким разбросом точек зрения. Современный этап разработки таксономии рода *Ostrinia* безусловно следует вести от работ канадских ученых Е.Мутууры и А.Манре (Mutuura, Munroe, 1970), охарактеризовавших таксономическое разнообразие и упорядочивших видовую структуру рода. По представлениям указанных авторов род включает 20 видов, объединенных в три неравных по объему группы. К первой относится носящий наиболее примитивные признаки рода, американский вид *O. penitalis* (Grote). Ко второй группе принадлежат девять довольно разнообразных по внешнему облику видов, среди которых североамериканский *O. obumbratalis* (Lederer), развивающийся на растениях *Polygonum* spp., встречается на кукурузе, а *O. kasmirica* (Moore) известен в Индии как вредитель кникусов. Третья группа объединяет десять видов, обладающих трехлопастным ункусом самцов. Эта группа подразделена на три подгруппы по вторично-половым признакам голеней средних ног самцов (Mutuura, Munroe, 1970). Первая подгруппа (виды с «малыми» голеними самцов) включает четыре вида, среди которых два основных вредителя кукурузы: *O. nubilalis* (Hubn.), обитающий в Европе, Северной Африке и завезенный в Северную Америку, и *O. furnacalis* (Guenee), распространенный в умеренной и тропической Азии, а также *O. orientalis* Mutuura et Munroe и *O. dorsivittata* (Moore). Ко второй подгруппе относятся два вида *O. narynensis* Mutuura et Munroe и *O. kurentzovi* Mutuura et Munroe, известных из умеренной Азии. Третья подгруппа представлена еще четырьмя видами: *O. scapulalis* (Wlk.), *O. zealis* (Guenee), *O. zaguliaevi* Mutuura et Munroe и *O. putzujansensis* Mutuura et Munroe, систематические отношения которых пока еще достаточно спорны.

Группа стеблевых мотыльков, обладающих трехлопастным унксом самцов, включает наиболее трудные в таксономическом и диагностическом плане виды, среди которых *O. nubilalis* рассматривается в литературе по сельскохозяйственной энтомологии как важнейший многоядный вредитель (Щеголев, 1934; Кожанчиков, 1938; Хомякова, 1962; Исаичев, 2002). Основное значение в систематике и диагностике видов рода *Ostrinia* с трехлопастным унксом, согласно А.Мутуура и Е.Манрё (Mutuura, Munroe, 1970), принадлежит морфологическим особенностям голеней средних ног самцов. Они у кукурузного мотылька *O. nubilalis* тонкие, покрыты простыми грубыми чешуйками. Особенности строения голеней средних ног у самцов персидского (подвид *O. n. persica* Mutuura et Munroe) и восточного кукурузного *O. furnacalis* мотыльков весьма сходны с таковыми европейского кукурузного мотылька. Самцы щетконового мотылька *O. scapulalis* обладают крупными, вздутыми голеними средних ног, снабженными мощным пучком волосков. Голени среднего размера являются специфическим признаком второй подгруппы видов рода *Ostrinia* с трехлопастным унксом (*O. narynensis* Mutuura et Munroe и *O. kurentzovi* Mutuura et Munroe). Однако, впоследствии оказалось, что между многими морфологическими видами (например, *O. narynensis* и *O. scapulalis*) генетические преграды отсутствуют, а их распространение может перекрываться (Фролов, 1984; Кузнецов, 1999; Афонин и др., 2008). Так, оказалось, что мотыльки кукурузный *O. nubilalis* (имеются в виду лишь популяции, обитающие на двудольных видах растений-хозяев, но не злаках), нарынский *O. narynensis*, щетконогий *O. scapulalis* и персидский *O. n. persica* следует рассматривать в качестве элементов единой популяционной системы, в пределах которой выделяются зоны мономорфного генотипического состава с резкими границами, где скачки частот генов, кодирующих, признаки морфологии голеней самцов, меняются почти от 0 до 1 на расстояниях порядка 50-60 км, и на пограничных территориях обнаруживаются полиморфные популяции (Фролов, 1993а). Очевидно, что такое популяционное разнообразие обусловлено тем обстоятельством, что у кукурузного мотылька и близких к нему форм существует три основных типа

адаптаций: к тепловым ресурсам зоны, к различиям увлажненности и к барьерам устойчивости кормовых растений. Все эти адаптации тесно взаимосвязаны (Фролов, 1994).

Как было показано еще в 30-х годах (Щеголев, 1934; Кожанчиков, 1938), температура играет первостепенную роль в динамике численности кукурузного мотылька. При ее снижении происходит замедление роста гусениц, и значительная их часть уходит на зимовку неподготовленной, погибая при наступлении холодов. Начало диапаузы индуцируется фотопериодической реакцией и низкими температурами, а выход из нее регулируется как температурным и водным режимами, так и фотопериодом.

Второй тип адаптации связан с приспособлением к уровню увлажненности. Хорошо известно, что кукурузный мотылек — гигрофильный вид. Многообразие таких форм, как *O. narynensis*, *O. scapulalis*, вероятно отражает возникшие в процессе эволюции физиолого-генетические адаптации к среднему уровню увлажнения среды. Эти формы, обитающие на таких видах двудольных кормовых растений, как конопля, полынь, хмель и пр., не отличаются строением гениталий, хотя дифференцируются по морфологии голеней средних ног самцов, характерные особенности которых наследуются олигогенно (Фролов, 1984). Установлено, что географическое распределение этих форм связано с уровнем увлажненности территорий (суммой осадков) во время размножения имаго перезимовавшего поколения. Так, в благоприятной по увлажненности зоне, где в течение июня выпадает не менее 76 мм осадков, встречается насекомые с «малыми» голеними (*O. nubilalis*). Эта зона охватывает западную Украину, западную Грузию и предгорья Северного Кавказа и совпадает с зоной максимальной вредности. Умеренно благоприятная зона, где за июнь выпадает 61-75 мм осадков (Беларусь, центральные области Украины, Молдовы, степи Северного Кавказа, горы Средней Азии) заселена популяциями, в которых у самцов преобладают «средние» голени (*O. narynensis*). В малоблагоприятной зоне, с месячной нормой осадков около 60 мм (восточная и южная Украина, центральные области России, Восточная Грузия, Армения), обитают формы с

«крупными» голеньями (*O. scapulalis*). Наконец, в неблагоприятной зоне, с осадками за июнь менее 50 мм (юг Украины, Среднее и Нижнее Поволжье, большая часть Азербайджана, Средней Азии, Ирана и т.д.), распространены популяции, где самцы имеют строение голеней, подобное кукурузной форме, т.е. «малую» голень, но характеризуются ярко выраженной ксерофильностью (*O. n. persica*) (Фролов, 1994а).

Еще раз подчеркнем, что адаптированные к различной увлажненности, но развивающиеся на таких видах кормовых растений, как полынь, конопля, хмель, популяции, несмотря на значительные морфологические и физиологические отличия, сохраняют способность к свободному скрещиванию: на границах зон их распространения обычны гибридные популяции (Фролов, 1994а).

Освоение кукурузным мотыльком злаковых культур (проса, сорго, кукурузы) вызвало формирование сложного комплекса физиологических и поведенческих адаптаций, в результате которого многоядность вредителя получила ограничения в гостальном отношении. Иными словами, свободного перехода насекомых из популяции, обитающей на конопле или хмеле, к питанию кукурузой на большей части Европы не происходит; обратное справедливо и в отношении популяции, приспособленной к обитанию на кукурузе (Фролов, 1984). Хотя в литературе, особенно учебной, стеблевого мотылька до сих пор нередко рассматривают как широкого полифага, способного повреждать 200 и более видов культурных и диких видов растений (Caffrey, Worthley, 1927; Hodgson, 1928; Щёголев, 1934; Кожанчиков, 1938; Лукаш, 1959; Хомякова, 1962; Бондаренко и др., 1983; Третьяков, Исаичев, 2012; Баздырев и др., 2014), явление специализации тех или иных популяций насекомого по кормовым растениям — давно установленный факт, поскольку свидетельств о неоднозначности трофических связей фитофага с растениями-хозяевами в тех или иных регионах получено более чем достаточно (Гусева, 1964; Кузнецова, 1968; Ткалич, 1973; Roubaud, 1928а; Thompson, Parker, 1928; Babcock, Vance, 1929; Yudenko, 1938 и др.).

Репродуктивная поведенческая изоляция обнаружилась у популяций кукурузного мотылька, перешедших на питание однодольными кормовыми растениями и, в частности, кукурузой. Этот тип адаптаций, выявленных в роде *Ostrinia*, удалось связать с эффектами преодоления иммунологического барьера кормового растения (Фролов, 1984, 1993b, 1989, 1991). Биотаксономический анализ обнаружил серьезную морфологическую, поведенческую и экологическую дифференциацию популяций, выкармливаемых на двудольных видах кормовых растений с одной стороны и кукурузе — с другой, которая сопровождалась поведенческой репродуктивной изоляцией (Фролов, 1984, 1993, 1994a, 1994b, и др.). Результаты, свидетельствующие о глубокой дифференциации полынных и кукурузных популяций вредителя (включая репродуктивную изоляцию), позднее были получены также во Франции (Bourguet et al., 2000; Thomas et al., 2003; Bontemps, 2004; Bethenod et al., 2005; Malausa et al., 2007a, b, 2008; Rélozuelo et al., 2007), что послужило основанием для внесения упорядочения в таксономию европейских популяций с трехлопастным унксом самцов и разбиения их на два таксона: (1) *O. nubilalis*, включающего популяции, обитающие на злаковых культурах, и (2) *O. scapulalis*, объединяющего популяции с разными типами голеней самцов, но обитающего на двудольных видах растений. Таким образом, в некоторых зонах (например, Белгородская обл.) особей *O. nubilalis* и *O. scapulalis* морфологически отличить легко, а в других (Краснодарский край) они трудно различимы внешне, хотя везде четко отличаются по специализации в отношении питания соответственно на кукурузе и на двудольных видах растениях (Frolov et al., 2007, 2012).

Таким образом, сложная популяционная структура в роде *Ostrinia* отражает адаптацию к действию абиотических, биотических и антропогенных факторов, способствовавших формированию форм, приспособленных к специфическим тепловым режимам, различным уровням увлажнения, и питанию на разных кормовых растениях (Фролов, 1980, 1984, 1993b; Фролов и др., 2017).

Об уникальности эколого-генетической структуры популяций кукурузного мотылька свидетельствует сегрегированность этого вида на расы, различающиеся

по составу полового феромона (ПФ): самки Z-расы выделяют феромон состава 97% Z- и 3% E-изомеров 11-тетрадеценил ацетата (97:3 Z/E 11-14:OAc) (Klun, Robinson, 1971), а E-расы — 1% Z- и 99 % E-изомеров (1:99 Z/E 11-14:OAc) (Roelofs et al., 1972). При этом важно отметить, что аналогичную *O. nubilalis* дифференциацию на феромонные расы обнаруживает и *O. scapularis* (Huang et al., 2002; Takanashi et al., 2004). Так, во Франции, Германии и ряде других стран *O. nubilalis* развивается на кукурузе в виде Z-расы, а *O. scapularis* на полыни — E-расы (Lorenz, 1993; Thomas et al., 2003; Bethenod, 2005, и др.), однако в других регионах Европы, например, на севере Италии и юге Швейцарии, в Западной Грузии, а также в Новой Англии (США) (Klun et al., 1975; Anglade et al., 1984; Фролов, 1984; Gaspers, 2010, и др.) большинство особей на кукурузе представлено E-расой. На значительной части Европейской части бывшего СССР самцы *O. nubilalis* привлекаются преимущественно в ловушки с феромоном Z-расы, а *O. scapularis* — E-расы (Фролов, 1984). Таким образом, географическое распространение и пищевые связи феромонных рас *O. nubilalis* далеко не всегда характеризуют одни и те же популяционные структуры насекомого, как это порой представляют (Thomas et al., 2003). Между феромонными расами нередко обнаруживается репродуктивная изоляция (Liebherr, Roelofs, 1975; Glover et al., 1991; Dorman et al., 2004; Pélozuelo et al., 2004), детерминированная несколькими комплементарными системами генов (Lassance et al., 2010; Lassance et al., 2013; Al-Wathiqui et al., 2014; Streiff et al., 2014 и др.). Хотя анализ распределений генных частот в природных популяциях нередко свидетельствует об ограниченности потоков генов между феромонными расами (Harrison, Vawter 1977; Cianchi et al., 1980; Pornkulwat et al., 1998; Marcon et al., 1999; Willett, Harrison, 1999, Malausa et al., 2005 и др.), в природных условиях нередко обнаруживаются особи гибридного происхождения — самки, выделяющие феромон состава 35:65 Z/E 11-14:OAc (Klun et al., 1975; Anglade et al., 1984). Расчеты показали, что репродуктивные изолирующие барьеры между феромонными расами кукурузного мотылька в Северной Америке способны обеспечить 99% уровень половой изоляции, однако благодаря географической

изменчивости уровня сезонной изоляции обмен генами между расами может достигать 10% и более (Dorphan et al., 2010). Впрочем, относительно таксономического статуса феромонных рас всё еще идут дискуссии (Cardé et al., 1978; Malausa et al., 2007). Так, во Франции и России в настоящее время обитающие на однодольных и двудольных растениях-хозяевах «феромонные» расы принято рассматривать в качестве самостоятельных видов *O. nubilalis* и *O. scapularis* соответственно (Frolov et al., 2007).

Синтетические половые феромоны издавна используются для мониторинга численности и сигнализации появления вредителя (Klun et al., 1979; Klun, Maini 1979; Kalinova et al., 1994; Kennedy, Anderson, 1980; Sorenson et al., 2005; Reardon et al., 2006; Войняк, Ковалев, 2010, и др.). Опубликовано немало работ, посвященных совершенствованию технологий применения феромонных ловушек, модификации их конструкций и оптимальному размещению во времени и пространстве (Starratt, McLeod, 1976; Fletcher-Howell et al., 1983; Durant et al., 1986; Webster et al., 1986; Thompson et al., 1987; Derrick et al., 1992; Bartels et al., 1997; Reardon et al., 2006; Pelozuelo, Frerot, 2006, и т.д.). В настоящее время феромонные ловушки широко применяются во многих странах мира для мониторинга численности насекомого и сигнализации начала лёта (Fletcher-Howell et al., 1983; Durant et al., 1986; Kalinova et al., 1994; Keszthelyi, Lengyel, 2003; Войняк, Ковалев, 2010, Vereš, 2012, 2013, 2014), причем накопленный на протяжении десятилетий архив данных (Sorenson et al., 2005) имеет не только немалое теоретическое, но и прикладное значение, ведь на базе оценок корреляций числа пойманных в ловушки самцов с плотностями отложенных яиц и гусениц на растениях, а также поврежденностью растений, разрабатываются региональные системы принятия решений о проведении защитных мероприятий против кукурузного мотылька (Maini, Burgio, 1999; Keszthelyi, Lengyel, 2003; Войняк, Ковалев, 2010).

У *O. nubilalis*, трофические связи которого ограничены однодольными растениями-хозяевами, северная граница распространения проходит южнее, чем у популяций *O. scapularis*, питающихся двудольными растениями (Фролов, 1993;

Bourguet et al., 2000). На территории б. СССР в 70-80-х годах прошлого века кукуруза не повреждалась вредителем севернее условной линии, проходящей через Житомир — Белгород — Саратов, тогда как на просе кукурузный мотылек обнаруживался гораздо севернее, например, в Воронежской и Пензенской областях (Фролов, 1993). В связи с потеплением климата и продвижением посевов кукурузы на север происходит расширение ареала питающегося на этой культуре насекомого: так, недавно его присутствие зарегистрировали в Дании и южной Швеции (Lehmhus et al., 2012). С 2010 г. кукурузный мотылек превратился в одного из опасных вредителей кукурузы Беларуси. Очаги высокой численности и вредоносности этого объекта обнаруживаются здесь повсеместно: в южной и западной агроклиматических зонах поврежденность растений составляет 60-80%, в центральной агроклиматической зоне — 11-25%, в северной — 2% (Трепашко и др., 2010; Быковская, Трепашко, 2015).

Казалось бы, феромониторинг кукурузного мотылька должен обеспечивать надежный отлов особей данного вида и в новых для него северных зонах обитания, однако и в Воронежской обл., и в Беларуси это оказалось не так — самцы местных популяций не привлекались известными композициями (Z, E и ZE 11-14:OAc), хотя при параллельных испытаниях данные феромонные смеси в Краснодарском крае проявляли высокую аттрактивность (рисунок 1.1.1) (Грушевая и др., 2015; Фролов и др., 2015). Примечательно, что и в соседней с Беларусью юго-восточной Польше отмечено подобное явление: самцы вредителя отлавливаются стандартными феромонными ловушками очень плохо (Bereś, 2012). Высказана гипотеза, что половое и репродуктивное поведение у обитающих в новых северных и традиционных южных очагах размножения имаго кукурузного мотылька осуществляется в соответствии с альтернативными моделями, оптимизирующими использование насекомыми кормового ресурса в зависимости от его обилия в среде обитания (Фролов, Рябчинская, 2018).



Рисунок 1.1.1. Самцы кукурузного мотылька, отловленные в ловушки с ПФ Z-расы в пос.
Ботаника Краснодарского края

Вредоносность кукурузного мотылька зависит от многих факторов: от сроков повреждения, характера и степени повреждения, территориального размещения мотылька по зонам и микростациям, связанного с рельефом и увлажненностью, а также от качества проведенных защитных мероприятий (Чумаков, Семёнова, 2000). Характер повреждений растений кукурузным мотыльком весьма разнообразен. На кукурузе мотылек повреждает метелки, листья, стебли, початки (ножки початков, обертки, зерна). Повреждения, наносимые кукурузе гусеницами младших возрастов первого поколения, вначале совершенно незаметны и обнаруживаются лишь при разворачивании листьев в трубке. В это время гусеницы питаются нежными частями листьев и цветоножки скрытой метелки (Хомякова, 1962).

Различают потери урожая скрытые (снижение массы зерна, снижение выхода кондиционных семян) и видимые (ломкость стебле, облом початков, приводящие к потерям при механизированной уборке урожая), прямые (от непосредственного влияния повреждений гусеницами кукурузного мотылька) и косвенные (в результате вредной деятельности грибов и бактерий, связанной с нарушениями целостности тканей гусеницами) (Хомякова, 1962). Проникая внутрь стебля, гусеницы кукурузного мотылька «открывают ворота» для грибной и бактериальной инфекции. Показано, что при повреждении кукурузным мотыльком усиливается поражение кукурузы стеблевыми гнилями (Иващенко,

1996), причем поражение грибами, благодаря гидролитическому расщеплению полисахаридов, благоприятствует развитию гусениц вредителя. Повреждение початков гусеницами способствует также поражению зерна плесневыми грибами и его заражению продуктами их жизнедеятельности, в частности, афлатоксином при поражении зерна *Aspergillus flavus*. Повреждения кукурузным мотыльком способствуют и развитию других болезней кукурузы, например, пузырчатой головни (Christensen, Schnelder, 1950; Остроухов, 1984).

На территории Краснодарского края *O. nubilalis* развивается в двух полных поколениях в году, причем некоторая часть гусениц второго поколения окукливается и дает начало немногочисленному третьему поколению. Это связано с особенностями климата региона. Потери урожая от гусениц первого поколения, обычно выше, чем второго. Гусеницы развиваются в течение 20-45 дней в зависимости от температуры. Большую часть времени питаются скрытно, проделывая ходы внутри растений, чаще всего стеблей, куда проникают в первом (просо) — третьем (кукуруза) возрастах. Зимуют завершившие питание гусеницы внутри растительных остатков, где весной и окукливаются. Перед окукливанием гусеница выгрызает отверстие для вылета бабочки, оставляя нетронутой верхнюю кожицу стебля.

Бабочки кукурузного мотылька привлекаются летучими веществами, выделяемыми растениями кукурузы на определенной стадии роста перед началом выметывания метелки (Beck, 1956; Beck et al, 1957a; Derridj et al., 1989;



Harmon et al., 2003). Самки вредителя чаще откладывают яйца на нижнюю, затененную сторону листьев, выбирая для этой цели растения в зависимости от фазы развития, степени созревания листьев и формирования репродуктивных органов (рисунок 1.1.2) (Meysers, 1930; Patch, 1942b; Beck, 1956a; Рахманова, 1966). Установлено, что на листьях растений

Рисунок 1.1.2. Отродившиеся из яиц гусеницы кукурузного мотылька 1 возраста

кукурузы разных сортов и гибридов различного возраста откладывается неодинаковое число яиц (Huber et al, 1928; Рахманова, 1966; Шура-Бура, 1969).

Наиболее вредоносны повреждения стебля до, в период и сразу после выметывания метелки. Вредоносность варьирует от условий года, местности, скороспелости растений и их устойчивости (рисунок 1.1.3).



Рисунок 1.1.3. Повреждения гусеницами кукурузного мотылька первого (слева) и второго (справа) поколений

Существенный вред от гусениц кукурузного мотылька наблюдается при повреждении стебля и початка растения. Повреждаемость растений кукурузы усиливается при заселении вредителем в критический период — выметывание метелок и их цветение (Patch, 1942b; Дик, 1957).

Гусеницы в стебле повреждают каждое междоузлие поочередно, начиная от вершины и до основания стебля. Особенно сильно повреждается средняя часть стебля и початок на ранних сортах кукурузы, что приводит к ломкости стебля и значительным потерям урожая (Шура-Бура, 1968a).

Слом стебля в результате питания гусениц влияет на рост початка в зависимости от стадии развития растений и места повреждения. Слом стебля ниже початка значительно сильнее снижает продуктивность растений в фазе начала цветения, чем при его завершении. Наиболее часто гусеницы повреждают вершину початка и ножку, вызывая слом початка и его отпадение. Семена кукурузы, полученные с поврежденных початков, слабее развиваются и дают меньший урожай по сравнению с неповрежденными (Patch, Snelling, 1951).

Различия в скорости развития отдельных сортов при повреждении оказывают влияние на уровень урожайности (Patch, 1942a, b; Хомякова, 1962; Шура-Бура, 1968a).

Вредоносность кукурузного мотылька в сильной мере зависит от его численности, которая изменяется как по годам, так и по зонам, что в литературе чаще всего связывается с режимом влажности (Щеголев, 1934; Кожанчиков, 1938). Наибольшая вредоносность кукурузного мотылька проявляется в более увлажненных районах, например, по поймам рек, в местах с преобладанием торфянистых, лёссовых почв (Щеголев, 1934; Шпанёв, Лаптиёв, 2006).

Урожай зерна кукурузы при повреждении кукурузным мотыльком в различных районах и в отдельные годы снижается на 6-25 %, а в некоторых случаях и больше (Фролов, 1993). Вследствие этого мониторинг стеблевого кукурузного мотылька, как скрытоживущего вредного объекта, представляет большую сложность для защиты растений.

1.2. Кукуруза как основной пищевой ресурс кукурузного мотылька

Кукуруза — древнейшая сельскохозяйственная культура, возникшая благодаря доместикации теосинте около 9 тыс. лет назад (Beadle, 1939, 1972; Doebley, 1990; Bennetzen et al., 2001). Кукуруза была завезена в Европу после открытия Америки Х. Колумбом. В 1493 г. она попала в Испанию, а оттуда — в Португалию и данные молекулярно-генетического анализа позволяют прояснить хронологию распространения растения по Европе (Rebourg et al., 2003). Предполагается, что на территорию России кукуруза проникла в XVII веке двумя путями: через Грузию и Бессарабию (Декапрелевич, 1960). Поскольку по историческим меркам кукуруза распространилась в Евразии сравнительно недавно, трофические связи местных видов консументов всё еще находятся в процессе становления (Шапиро, 1964). Так, если для начала XX века В.Н. Щеголев (1934) упоминал о 120 видах насекомых, питающихся кукурузой на территории б. СССР, то ныне на одной лишь Украине их насчитывают порядка

190 видов (Трибель и др., 2009). Полагают, что кукурузный мотылек *O. nubilalis* сформировался как вид лишь после его адаптации к обитанию на этой культуре (Bourguet et al., 2014).

Первые сообщения о повреждениях кукурузы кукурузным мотыльком появились в конце XIX в. во Франции (Robin, Laboulbène, 1884) и Венгрии (Jablonowski, 1897). Впервые на территории Российской Империи (окр. г. Одессы) насекомое упоминается в связи с кукурузой в 1879 г. (Кеппен, 1883; Брамсон, 1894), с 1908 г. отмечается его вредоносность в б. Екатеринославской губ. (Стрельцов, 1912), с 1913 г. — в Харьковской (Аверин, 1915) и в Донской (Федоров, 1916). При этом мотылька, как опасного вредителя хмеля, проса и конопли, описали в Российской Империи задолго до этого (Ученый Комитет Министерства Государственных имуществ, 1845).

Устойчивость растений к одному патогену далеко не всегда обеспечивает требуемый уровень защиты культуры от потерь урожая, вызываемого комплексом патогенов, поскольку патогены, объединенные в консортные патологические системы, характеризуются неаддитивностью эффектов вредоносности отдельных видов; более того, видовой состав экологических комплексов вредных организмов существенно меняется в зональном аспекте, а также в онтогенезе поражаемого растения (Иващенко и др., 2000; Иващенко, 2003). В этом связи очевидно, что селекция на групповую и комплексную устойчивость к вредителям и болезням — весьма сложная задача.

Иммунологические барьеры растений к вредным организмам формировались в рамках биогеоценозов не столько к отдельным видам патогенов, сколько к сложившимся экологическим комплексам патогенов (вредителей и возбудителей заболеваний) (Шапиро, 1985; Вилкова, 2000). Известно, что ведущая роль в устойчивости кукурузы к болезням и вредителям принадлежит анатомическому и физиологическому барьерам, благодаря которым активно растущие меристематические ткани защищены от возбудителей пузырчатой головни, фузариоза, гиббереллеза и диплоидиоза початков, стеблей, и др. болезней. Однако эти барьеры не являются непреодолимыми для внутрестеблевых

вредителей, таких как кукурузный мотылек. Проникая внутрь растения, гусеницы кукурузного мотылька позволяют развиваться грибным и бактериальным инфекциям. Давно известно, что повреждение кукурузным мотыльком усиливает развитие стеблевых гнилей (Christensen, Schneider, 1950; Chiang, Wilcoxson, 1961; Chez et al., 1977), пузырчатой головни (Иващенко и др., 2000), а повреждение початков — способствует поражению зерна грибами и его заражению продуктами их жизнедеятельности (Dowd, 1998).

Как показывает мировой опыт, с наибольшей частотой устойчивость к кукурузному мотыльку обнаруживается у растений кукурузы до цветения (в фазу листовой воронки) (Guthrie et al., 1960; Guthrie, Dicke, 1972; Hudon, Chiang, 1985), тогда как позднее она встречается много реже (Pesho et al., 1965; Barry et al., 1983; Guthrie, 1989; Mihm, 1985) и долгое время был известен лишь один источник устойчивости — линия В 52, а также несколько генотипов (BS9, В 86), созданных с ее участием (Guthrie et al., 1970, 1989).

В устойчивости свернутых в воронку листьев определяющую роль играют вещества вторичного обмена (Beck, 1957). Уже в 50-х гг. прошлого века было выделено два химических компонента, влияющих на устойчивость листьев (Beck et al., 1957). Один из них, идентифицированный как 6-метокси-2,3-бензоксазолинон (6-МБОА) (Smisman et al., 1957), и второе соединение, расшифрованное как 2,4-дигидрокси-7-метокси-1,4-бензоксазин-3-он (ДИМБОА) (Klun et al., 1967), активно изучались на протяжении многих лет. Так, ДИМБОА обнаружил высокий токсический, антифидантный и репеллентный эффект, связанный с нарушением обменных процессов, ингибированием питания, сдерживанием роста гусениц, снижением массы тела и плодовитости имаго (Gahukar, 1979; Campos et al., 1989), и его связь с устойчивостью кукурузы особенно хорошо прослежена (Klun et al., 1970). Полагают, что мишенью действия бензоксазолинонов является энергетический обмен; на митохондриях млекопитающих установлено, что ДИМБОА ингибирует перенос электронов в электронно-транспортной цепи и образование АТФ (Niemeyer et al., 1987). ДИМБОА и родственные ему соединения широко распространены среди

злаковых (Zuñiga et al., 1983). В естественном состоянии ДИМБОА не содержится в тканях растений, а является продуктом деградации гликозида 4-0-гликозил-2,4-дигидрокси-7-метокси-1,4-бензоксазин-3-она, который при повреждении тканей ферментативно гидролизуется до аглюкона ДИМБОА. ДИМБОА сравнительно нестоек и легко превращается в 6-МБОА (Woodward et al., 1978). Полагают, что ДИМБОА служит основным фактором устойчивости кукурузы (Klun, Robinson, 1969; Houseman et al., 1992; Campos et al., 1989) и по концентрации продукта его разложения (МБОА) можно судить о первоначальном его содержании в растении (Klun et al., 1970; Russell et al., 1975; Robinson et al., 1982; Rojanaridpiched et al., 1984; Tseng et al., 1984 и др.). ДИМБОА также обуславливает устойчивость и многим другим энто- и фитопатогенам и даже некоторым гербицидам, обеспечивая возможность безвредного их использования на кукурузных полях (Niemeyer, Perez, 1995; Niemeyer, 2009). Уровень концентрации ДИМБОА наследуется количественно с преобладанием аддитивных и аддитивно-аддитивных эпистатических эффектов, хотя доминирование и иные эпистатические эффекты также обнаруживаются при отдельных скрещиваниях (Klun et al., 1970; Russell et al., 1975). Косвенный отбор на устойчивость к кукурузному мотыльку по концентрации ДИМБОА оказывается не менее эффективным, чем прямой отбор по поврежденности листьев растений (Tseng et al., 1984).

ДИМБОА не единственный фактор, детерминирующий антибиоз кукурузы. Так, оказалось, что некоторые латиноамериканские образцы содержат совсем немного ДИМБОА, однако они весьма устойчивы к повреждениям кукурузным мотыльком (Sullivan et al., 1974; Manuwoto, Scriber, 1985). Концентрация ДИМБОА у американских образцов кукурузы в значительной мере зависит от географической широты местности, а также высоты над уровнем моря, что предполагает связь концентрации этого соединения с обилием патогенных организмов (Reid et al., 1990). Полагают, что помимо ДИМБОА в устойчивости листовых воронок кукурузы могут участвовать также кремний-содержащие соединения, гемицеллюлоза, лигнин (Rojanaridpiched et al., 1984; Coors, 1987).

Повышенное содержание кремния в растениях кукурузы следует считать одним из основных факторов устойчивости кукурузы ко второй генерации вредителя (Ивашенко, 1976; Чумаков, 1985). Относительное содержание ДИМБОА в растении обычно после выметывания метелки снижается (Klun, Robinson, 1971; Казымова, 1981; Guthrie et al., 1986) и уже не оказывает действенного влияния на насекомых. В то же время у некоторых генотипов в тканях воротничка и влагалищ листьев сохраняется повышенная концентрация этого соединения, что свидетельствует о том, что ДИМБОА может играть определенную роль в устойчивости кукурузы против кукурузного мотылька второго поколения (Притула, Шапиро, 1973; Guthrie, 1989). Вредоносность насекомых по мере роста кукурузы снижается, очевидно селективная ценность антибиотических барьеров самозащиты развитого растения в фазе цветения значительно ниже, чем таковая в фазе листовой воронки. Этим можно объяснить редкость обнаружения источников антибиоза кукурузы в фазы, последующие цветению (Фролов, 1993).

Различия между образцами кукурузы по привлекательности их для откладки яиц самками кукурузного мотылька известны давно (Everly, 1959; Andrew, Carlson; 1976); причины этих различий, по-видимому, многофакторны. Так, обнаружена положительная корреляция между числом отложенных бабочками яиц и содержанием в листьях растворимых сахаров, а также таких компонентов, как алканы (Udayagiri, Mason, 1997). К сожалению, выявлять закономерности и изучать механизмы антиксеноза кукурузы намного сложнее, чем таковые антибиоза. Особенности поведения бабочек при откладке яиц изучены пока еще недостаточно, но то, что известно, свидетельствует о весьма сложных механизмах. Из-за методических сложностей, связанных с идентификацией избирательности при откладке яиц бабочками, практическая селекция на антиксеноз, как правило, не ведется, и она целиком сосредоточена на подборе генных комбинаций, ответственных за повышенный антибиоз растений (Cardinal et al., 2006).

Учитывая сложную природу вредоносности кукурузного мотылька на кукурузе, обычно различают выносливость к скрытым и видимым потерям

урожая. Как правило, наименее выносливы самоопыленные линии, средневывосливы — свободно опыляемые сорта, наиболее выносливы — гибриды. В среднем уровень потерь зерна в расчете на 1 гусеницу кукурузного мотылька V возраста по многолетним оценкам составляет от 2.7 до 4.9% в зависимости от уровня гетерозиготности растений. На основании принятого в США расчетного уровня потерь 3% на 1 гусеницу в стебле оценивают потери урожая от вредителя в целом по стране (Югенхеймер, 1979).

Генотипы кукурузы существенно различаются по способности формировать урожай в условиях повреждения кукурузным мотыльком (Казымова, 1981). Измерение поверхностного биопотенциала листьев показало, что при сходном уровне повреждения физиологическое состояние разных линий кукурузы неодинаково (Дятлова, Фролов, 1990). Механизмы выносливости к скрытым потерям урожая пока слабо изучены; безусловно, в её основе лежат физиологические, биохимические и анатомо-морфологические свойства репарации растений, находящиеся под сильным модифицирующим воздействием среды (Шапиро, 1985). В отличие от выносливости антибиоз и антиксеноз, как правило, характеризуется большей экологической стабильностью (Фролов, 1993). В детерминации выносливости к видимым потерям урожая (устойчивость к ломкости) важную роль играют анатомо-морфологические свойства стебля, и в первую очередь, толщина коры (Иващенко, 1976). Подробный анализ феноменологии выносливости и её механизмов, осуществленный И.Д. Шапиро (1985), показал, что, несмотря на большое значение выносливости, в практической селекции не следует ориентироваться на её исключительное или преобладающее использование.

Пищевая специализация насекомых порой заходит настолько глубоко, что фитофаги способны различать не только виды растений, но и внутривидовые формы, т.е. сорта и гибриды. Пищевая специализация затрагивает многие физиологические системы насекомого и может приводить к образованию биологических видов и рас вредителя, связанных с узко определенным видом или сортом растения. Под влиянием кормового растения идет изменение

физиологического состояния особей и формирование рас вредителя (Jermy, 1984; Diehl, Bush, 1984; Drès, Mallet, 2002). Изучение интенсивности питания на различных по устойчивости сортах кукурузы показало, что гусеницы кукурузного мотылька наиболее охотно поедают ткани неустойчивых растений. Слабая повреждаемость устойчивых сортов обусловлена неблагоприятным физиологическим воздействием растений этих сортов на гусениц вредителя. Гусеницы первых возрастов при питании растениями более устойчивых сортов гибнут гораздо чаще, чем при питании растениями неустойчивых сортов. В результате, обычно на устойчивых сортах сохраняется незначительное количество особей. Оставшиеся в живых отстают в росте, медленнее накапливают резервы, удлиняется продолжительность их развития. Плодовитость бабочек, полученных из гусениц, питавшихся на устойчивых сортах, часто снижена в сравнении с особями, выращенными на неустойчивых сортах. В результате при питании устойчивыми сортами кукурузы снижается биотический потенциал вредителя (Шура-Бура, 1968; Sullivan et al., 1974; Переверзев, 1986, 2000).

Последние сорок лет в мире активно ведутся работы по изменению генотипа растений с целью придания им новых полезных качеств. В качестве инструмента прямого генетического воздействия на растения уже в течение многих лет широко применяются технологии генетической трансформации клеток, т.е. перенос чужеродной ДНК в клетки реципиента. Основными целями введения чужеродного гена (генов) являются повышение сельскохозяйственной ценности, устойчивости к патогенам и декоративных качеств культурных растений (Бабикова и др., 2007). Трансгенные растения или их клеточные культуры служат живыми биореакторами при малозатратном производстве экономически важных белков и метаболитов (Глик, Пастернак, 2002). Генетическая трансформация позволяет решать и фундаментальные задачи, в частности, изучать действие генов в ходе дифференциации клетки, развития растения и реализации биологических процессов (Akasaka-Kennedy et al., 2004).

За последние годы кроме маркерных генов изолированы, клонированы и перенесены в геномы растений чужеродные гены, определяющие устойчивость к

гербицидам (Тищенко, Моргунов, 2004), насекомым-вредителям, вирусам, а также гены, ответственные за синтез запасных белков (Vetten et al., 2003).

Наиболее остро стоит вопрос создания растений, устойчивых к вредителям сельского хозяйства. Традиционно для этого используют ген Bt, продуктом которого является бактериальный токсин *Bacillus thuringiensis*. Эта бактерия продуцирует белок (протоксин), который, попадая в кишечник личинок насекомых, разрушается под действием ферментов, а его фрагмент (эндотоксин) приводит к их гибели. Семенной материал трансгенных растения картофеля, хлопчатника, кукурузы с геном Bt производится фирмами «Monsanto» и «Ciba Seeds» и др. и широко представлен на рынках мира, несмотря на то, что дискуссии о безопасности использования генно-модифицированных организмов (ГМО) все еще активно ведутся во всем мире (Лутова, 2000; James, 2003; Snow et al. 2005; Brookes, Barfoot, 2012).

1.3. Динамика численности кукурузного мотылька и вопросы защиты растений

Закономерности многолетних колебаний численности насекомых — одна из центральных проблем энтомологии, в т.ч. сельскохозяйственной. Особую ценность для их понимания имеют долгосрочные наблюдения, поскольку многие особенности динамики можно понять лишь спустя 20 и более лет сбора данных (Liebhold, Kamata, 2000).

Имеются самые разные точки зрения на природу колебаний динамики численности насекомых (Hunter, Price, 1998; Turchin, Berryman, 2000). Во-первых, изменения численности могут являться следствием автоколебательных процессов, хорошо изученных в рамках системы «хищник-жертва», т.е. быть проявлением внутренних свойств биологических систем. Во-вторых, колебания численности могут быть обусловлены внешними по отношению к экосистеме факторами (например, периодическими изменениями солнечной активности). При этом могут иметь место как прямые, так и косвенные её эффекты, а именно через изменение

состояния погодно-климатических факторов, активности естественных врагов, состояния кормовых растений. Характеризуя феномен возникновения вспышек массового размножения у сельскохозяйственных вредителей следует отдельно рассматривать причины, их вызывающие, и факторы, влияющие на масштабы изменений численности. Важно подчеркнуть, что на современном этапе развития представлений о динамике численности насекомых осуществляется постепенный переход на новый уровень обобщения и анализа исторических сведений о вспышках размножения насекомых — сельскохозяйственных и лесных вредителей, т.е. формируются новые представления о природе цикличности динамики популяций, учитывающие многообразие факторов, действующих на популяционные системы (Фролов, 2005).

До недавнего времени в нашей стране существовала лишь одна концепция многолетней динамики численности кукурузного мотылька, в основе которой лежало представление о фазности, обусловленной эффектами агроклиматических условий среды (Букзеева, Поляков, 1993). Однако в 1994 г. в ВИЗР были развернуты работы по изучению многолетней динамики численности насекомого с использованием таблиц выживаемости (Фролов и др., 1994, 1999; Фролов, 2006; Серапионов, 2008; Конончук, 2013 и др.). В результате этих продолжающихся и поныне исследований, постепенно стала проясняться роль абиотических и биотических (свойств кормовых растений, паразитов, хищников и энтомопатогенных микроорганизмов) факторов в динамике численности вредителя, что способствовало разработке новых более совершенных моделей прогноза (Фролов, 2006; Серапионов, 2008). В последнее время необходимость в более точной модели прогноза особенно возросла. За последние годы в Краснодарском крае кукуруза вышла на второе место по значимости после пшеницы, ее посевные площади по сравнению с 1980-ми годами выросли почти в 2.5 раза. Соответственно, создаются более благоприятные условия для массового размножения кукурузного мотылька, следствием чего может стать рост его численности и, соответственно, увеличение потерь сбора зерна.

В рамках выполненных в ВИЗР в 2003-2008 гг. исследований была разработана прогностическая модель, основанная на вариации суммы осадков и гибели от энтомофагов и нацеленная на снижение трудоемких и длительных учетов численности (Серапионов, 2008) и в 2006 г. апробированы отдельные элементы этой модели. Для проверки возможности прогнозирования развития кукурузного мотылька на всей территории возделывания кукурузы в Краснодарском крае проанализированы данные отчетов Краснодарской краевой станции защиты растений с 1958 по 2006 год. В результате обнаружено наличие разного рода откликов численности вредителя в ответ на колебания увлажнения для популяций кукурузного мотылька в восточной и западной частях Краснодарского края (Серапионов, Фролов, 2008). Эти материалы дают основание полагать, что, во-первых, средний уровень выпадения осадков в пределах той или иной территории вполне может выступать в качестве вектора естественного отбора у представителей рода *Ostrinia*, и, во-вторых, что популяционная структура видов-двойников рода *Ostrinia* (*O. nubilalis* на кукурузе и *O. scapularis* на двудольных видах кормовых растений) является ограниченной по площади, т.е. миграции особей если и имеют место, то ограничены небольшими расстояниями. Предложенная модель прогноза (Серапионов, 2008) включала учет метеорологической информации в весенний период и проведение уточняющего учета численности перезимовавших гусениц в растительных остатках. С помощью этой модели возможен прогноз тенденции изменения численности вредителя на больших территориях с наименьшими затратами, однако подобный прогноз будет достаточно приблизительным, дающим представление лишь о средней численности на данной территории.

Модель, разработанная Д.А. Серапионовым (2008), лишь отчасти учитывает разнообразные эффекты воздействия генетического разнообразия кукурузы на вредителя. Очевидно, что объяснение природы колебаний численности кукурузного мотылька, как и других вредителей, требует более детального изучения динамики его популяций, причем не только, и даже не столько во время вспышек массового размножения, сколько во время депрессий численности.

Помимо задачи усовершенствования прогнозов важное значение в современных условиях производства, имеет проблема разработки более совершенных методов мониторинга. Так, известная технология, основанная на подсчете плотности яиц на растениях (Дружелюбова и др., 1969), очевидно, слишком трудоемка и недостаточно точна для практического применения, поскольку процесс откладки яиц растянут на месяц-полтора, а осмотр растений слишком трудоемок, даже если обследовать только нижние поверхности листьев, как наиболее предпочитаемые для откладки яиц части растений (Фролов и др., 1999).

В результате многолетних исследований динамики численности сформировались следующие представления: смертность яиц кукурузного мотылька сильно варьирует в зависимости погодных условий и деятельности энтомофагов; смертность гусениц младших (1-2) возрастов главным образом зависит от устойчивости и скороспелости растения-хозяина, а также от погодных условий и энтомофагов. Учитывая высокий уровень вариации смертности вредителя на указанных этапах развития, был сделан вывод, что плотность отложенных на растения яиц не может служить надежным предиктором численности вредящих гусениц (например, Showers et al., 1980; Derrick, Showers, 1990, и др.). К тому же недавно было выяснено, что при 18-20% заселенных яйцами растений создается плотность всего лишь в среднем около 1 гусеницы на 1 м² посева, что не может причинить ощутимого экономического ущерба (Фролов, 2004). Тем не менее, при проведении учетов нередко оказывалось, что плотность яиц на 50-70 и более процентов объясняла вариацию поврежденности стеблей гусеницами (например, Sorenson et al., 1993).

1.4. Факторы динамики численности кукурузного мотылька

Абиотические факторы

Погодно-климатические воздействия — независимый от плотности, стихийно действующий фактор, который существенно влияет на численность

популяций насекомых (Варли и др. 1978), порой оказывая решающее влияние на их динамику (Andrewartha, Birch, 1954; Howard, Fiske, 1911, и др.).

Кукурузный мотылек издавна находится в поле зрения специалистов ВИЗР (Хомякова, 1962, 1970, 1980; Шапиро, 1976, 1979, 1985; Чумаков, 1985, 2000; Фролов, 1980, 1993, 1994 и др.). Давно установлено, что важнейшими факторами, определяющими распространение кукурузного мотылька и уровень его численности, являются температура и влага (Щеголев, 1934; Букзеева, Поляков, 1992; Фролов, 1997).

Погодные условия оказывают серьезное влияние на размножение и откладку яиц бабочками кукурузного мотылька (Showers et al., 1976). В частности, установлено, что частые дожди в сочетании с ветром, могут существенно снизить число откладываемых яиц самками (Stirret, 1938). С другой стороны недостаток влаги задерживает окукливание зимующих гусениц, снижает плодовитость бабочек, вызывает большую гибель яиц и гусениц младших возрастов. Относительная влажность воздуха 55-60% вызывает 100% смертность гусениц, при влажности воздуха 75-80% окукливается не более 5% гусениц, при влажности 100% окукливается 60% гусениц, наибольшее количество гусениц окукливается при наличии контактной влаги (Иващенко, 1968).

Кроме влаги, на численность мотылька влияет и температура. Пониженная температура, даже при обилии осадков, задерживает развитие и окукливание перезимовавших гусениц. Малое количество осадков при достаточно высокой температуре также задерживает развитие мотылька.

Число поколений в первую очередь зависит от температурных условий. При пороге развития в 10 °С для завершения цикла одного поколения кукурузного мотылька требуется 711°С эффективных температур. Так, если среднесуточная температура составляет 20 °С, то развитие мотылька в среднем завершится на 72 день (Кожанчиков, 1938; Beck, 1987).

Несомненно, абиотические факторы играют весьма важную роль в динамике численности вредителя (Кожанчиков, 1938; Brindley, Dicke, 1963; Brindley et al., 1975; Хомякова, 1971, и др.) и порой полагают, что динамика

численности целиком и полностью находится под их контролем. Однако накопленный опыт свидетельствует, что такая точка зрения является упрощенной (Фролов, 2006). Для оценки интенсивности воздействия факторов смертности на протяжении полного цикла развития насекомого используются таблицы выживаемости — один из наиболее информативных подходов к анализу динамики численности (Morris, 1957; Varley, Gradwell, 1970; Royama, 1981).

Биотические факторы

Помимо погодно-климатических условий на изменение численности кукурузного мотылька влияют и другие экологические факторы, в первую очередь биотические, среди которых первостепенное значение бесспорно принадлежит кормовым растениям (Price et al., 1980; Jermy, 1984; Via, 1990; Simon et al., 2015).

Так, микросателлитный анализ генетической структуры 16 популяций, собранных в 10 областях России и Казахстане, подтвердил доминирующую роль кормового растения как фактора, определяющего популяционную структуру насекомых (Frolov et al., 2012). Установлено, что широкая многоядность кукурузного мотылька (Caffrey, Worthley, 1927; Hodgson, 1928) удивительным образом сочетается с феноменом пищевой специализации, свойственной популяциям, обитающим как в Европе (Карпова, 1959; Фролов, 2015; Martel et al., 2003; Lorenz, Langenbruch, 1989), так и в Азии (Ishikawa et al., 1999), питающимся на двудольных и однодольных растениях-хозяевах. Значительная часть таких популяций в современной литературе рассматривается в качестве самостоятельных видов (Фролов, 1994а; Фролов, 1994b; Frolov et al., 2007).

Среди кормовых растений насекомого помимо кукурузы часто отмечают полынь, коноплю, хмель, просо, сорго, а также еще более 200 видов растений (Hodgson, 1928; Ponsard et al., 2004). Кукурузный мотылек — абориген Евразии, тогда как кукуруза — пришелец из Америки. Однако, во Франции и Германии большая часть популяций *O. nubilalis*, т.н. Z-раса насекомого (главный компонент полового феромона самок цис-изомер 11-тетрадеценил ацетата) строго

предпочитает для питания кукурузу, тогда как феромонная E-раса, у которой главный компонент полового феромона самок транс-изомер 11-тетрадеценил ацетата, сохранила склонность развиваться на анцестральном видах кормовых растений — полыни, конопле и хмеле (Langenbruch et al., 1985; Pélozuelo et al., 2004) и ныне рассматривается как *O. scapularis* (Frolov et al., 2007, 2012).

Опыты с искусственным заселением кукурузы и конопля/полыни гусеницами *O. nubilalis* и *O. scapularis* обнаружили более высокий уровень выживаемости гусениц на "своих" растениях-хозяевах, чем на "чужих" (Вилкова, Фролов, 1978; Хроменко, 1982; Calcagno et al., 2007). Откладывая яйца самки указанных выше видов-двойников предпочитают также на "свои" виды кормовых растений (Pélozuelo et al., 2004; Malausa et al., 2008). При этом эффект дифференциальной смертности насекомых на кукурузе проявлялся прежде всего в вегетативную фазу онтогенеза растений, когда активно действуют механизмы устойчивости листьев культуры (Klun, Robinson, 1969).

Известно, что в основе оптимизации пищевых связей лежит энергетический принцип стоимости адаптаций (Шварц, 1980; Раутиан, 1993), и потому ведущее направление эволюции пищевых связей у фитофагов — специализация в направлении от полифагии к монофагии (Southwood, 1985; Bernays, 1988). В то же время пригодность растений определяется не только их пищевой ценностью, защитными свойствами и доступностью, но и изменчивостью этих свойств во времени и пространстве. Соответственно, максимальная приспособленность фитофагов может достигаться как при сужении круга растений-хозяев, так и при его расширении (Michaud, 1990; Mayhew, 1997; Forister et al., 2012). Легче всего расы по хозяевам обнаруживаются среди монофагов или узких олигофагов: яркий пример тому горностаевые моли *Yponomeuta* spp., биологическая дифференциация которых тесно связана с эволюцией трофических связей (Menken, 1996; Hora et al., 2005). Однако, расы по хозяину достаточно широко представлены и среди полифагов. Так, у широко многоядного вредителя — совки *Spodoptera frugiperda* J.E. Smith, известной дальними миграциями, выявлены расы по хозяевам со строгой репродуктивной изоляцией, отличающиеся по способности развиваться

на кукурузе и рисе (Pashley, 1986; Pashley et al., 1992; Levy et al., 2002; Lima, McNeil, 2009; Juárez et al., 2014; Dumas et al., 2015). В литературе можно найти немало примеров рас по хозяину у многоядных видов насекомых (Marques et al., 2014; Hébert et al., 2006; Antwi et al., 2015), причем уже давно отмечается тесная взаимосвязь адаптаций к питанию на разных растениях-хозяевах и барьеров репродуктивной изоляции, чаще всего поведенческих (Креславский и др., 1981; Phillips, Barnes, 1975; Diehl, Bush, 1984). У кукурузного мотылька специализация по растениям-хозяевам обеспечивается, о чем уже выше сообщалось, адаптацией к антибиотическим барьерам растений (Фролов, 1994). Аналогичного характера связь прослежена и у других фитофагов. Например, у *Papilio glaucus* L. описаны подвиды, развивающиеся на взаимно непригодных растениях-хозяевах (Scriber, 1986; Scriber et al., 2014) и выявлены соответствующие генетические адаптации, нейтрализующие воздействия специфических веществ вторичного обмена, способных вызывать гибель гусениц 1-го возраста и снижение эффективности питания у гусениц старших возрастов (Lindroth, 1988). В свете сказанного, стоит вспомнить о селекционных экспериментах Г. Х. Шапошникова (1966) с изменением кормового режима у тлей *Disaphis anthrisci majcopica* Shar., в результате которых возникла форма, потерявшая способность скрещиваться с исходной популяцией.

Важная роль кормового растения, как важнейшего экологического фактора динамики численности кукурузного мотылька убедительно демонстрируется результатами оценок уровня выживаемости гусениц на крупностебельных злаковых культурах, таких как кукуруза, сорго и просовидные (Фролов и др., 1995; Переверзев, 2000; Переверзев, 2006; Шпанев, Лаптиев, 2006; Dharmalingam et al., 1984). Огромная литература посвящена разнообразным проявлениям воздействия внутривидовых форм кукурузы (сортов, линий, гибридов) на вредителя. Впервые устойчивый образец кукурузы (Amargo) был обнаружен еще в первой четверти прошлого века (Marston, 1931). Обзор ранних работ по устойчивости кукурузы был опубликован Н. Мейерсом с соавторами (Meyers, 1937). С тех пор уже к 70-80-м XX века годам был достигнут огромный прогресс

(Beck, 1965; Gallun et al., 1975; Шапиро, 1985; Guthrie, 1989; Mihm, 1985; Papst et al., 2004). К настоящему времени выделено множество устойчивых к кукурузному мотыльку генотипов, в т.ч. и в нашей стране (Галеев и др., 1974; Вилкова и др., 1988; Фролов, Чумаков, 1990; Сотченко и др., 1991; Ивашенко и др., 2000, Переверзев, 2001; Гаркушка и др., 2014).

У насекомых, питающихся на устойчивых растениях, проявляется прямой токсический (особенно в отношении гусениц I-II возрастов), антиметаболический, детеррентный, антифидантный и другие эффекты, снижается репродуктивный потенциал, а в конечном счете плотность популяции (Вилкова и др., 1985; Переверзев, 1986; Guthrie et al., 1960; Houseman, et al., 1992; Niemeyer et al., 1987; Penny, Dicke, 1959; Sullivan et al., 1974). Установлено, что признаки устойчивости кукурузы к кукурузному мотыльку наследуются количественно (Jennings et al., 1974). В частности, показано, что по крайней мере 6 локусов кукурузы ответственны за длину туннелей, проделанных гусеницами в стеблях, и 5 локусов — за степень повреждения стебля гусеницами вредителя, эффекты которых описывают порядка 50% генотипической вариации указанных признаков (Bohn et al., 2000). С помощью диаллельных скрещиваний показано преобладание среди генных эффектов аддитивных взаимодействий и в меньшей степени — эпистаза (Scott et al., 1964; Scott, Dicke, 1965; Cardinal et al., 2006; Papst et al., 2004). Благодаря селекционной работе уровень устойчивости гибридов непрерывно повышается (Russell et al., 1975; Bohn et al., 2003). В настоящее время в селекции кукурузы, в т.ч. на устойчивость, широко применяется технология маркирования локусов количественных признаков (QTL), которые либо включают гены, либо тесно сцеплены с генами, отвечающими за отбираемый количественный признак (Papst et al., 2004; Krakowsky et al., 2004; Cardinal et al., 2006; Tuberosa, Salvi, 2009).

Система «кукуруза — кукурузный мотылек» весьма удобна для оценки вклада устойчивости хозяина в многолетнюю динамику численности фитофага, ибо с одной стороны культура отличается высокой эффективностью как природной (Duvick, 2005), так и полученной трансгенным путем (Siegfried,

Hellmich, 2012) устойчивости, а с другой — накоплен довольно богатый фактический материал по динамике численности вредителя как в Европе (Ваца et al., 2007; Фролов и др., 2013а), так и Северной Америке (Chiang, Hodson, 1972; Hudon, LeRoux, 1986). Хотя данные литературы свидетельствуют, что уровень устойчивости кукурузы к вредителю с годами неуклонно повышается благодаря эффективной работе селекционеров (Ortega et al., 1980; Lynch, Guthrie, 1980; Mihm, 1997; Hallauer, Carena, 2009; Hallauer et al., 2010), количественно оценить вклад медленно растущего уровня устойчивости в многолетнюю динамику численности вредителя с приемлемой точностью весьма сложно. Впрочем, широкое внедрение в производство Bt-кукурузы позволяет выполнить такую оценку (Jouanin et al., 1998; Bates et al., 2005; Hutchison et al., 2010). Так, возделывание трансгенной кукурузы в США началось в 1996 г., и уже в 2009 г. ее выращивали на площади, превышающей 22 млн га, благодаря чему доля трансгенных растений достигла в среднем по стране 63% (от 50.0% в шт. Висконсин до 71.0% в шт. Айова). Оценки индекса размножения кукурузного мотылька за период 1996-2009 гг. высоко достоверно коррелируют с долей трансгенных растений в посевах кукурузы. Так, до внедрения Bt-кукурузы средняя плотность гусениц в шт. Миннесота составляла 59 гусениц на 100 растений, а когда доля Bt-растений в посевах в 1996-2009 гг. достигла в среднем 0.40, плотность гусениц снизилась на 73%. В шт. Иллинойс и Висконсин, где доля Bt-растений в посевах за тот же промежуток времени соответственно оценивалась в среднем 32 и 23%, плотности гусениц снизились на 64 и 27%, соответственно (Hutchison et al., 2010). Высоко достоверный депрессирующий эффект устойчивости Bt-растений на многолетнюю динамику численности растительноядных членистоногих был также показан на хлопчатнике для *Pectinophora gossypiella* в США (Carrière et al., 2003) и *Helicoverpa armigera* в Китае (Wu et al., 2008).

В литературе имеется немало публикаций, характеризующих важную роль энтомофагов, хищников и патогенных микроорганизмов в динамике численности кукурузного мотылька (Phoofolo et al., 2001; Musser, Shelton, 2003; Потемкина,

Ластушкина, 2006). При этом не раз отмечалось определяющее влияние кормового растения на состав и активность энтомофагов (Фролов и др., 1982). Считается, что регуляция численности фитофагов полностью реализуется лишь в природных экосистемах, тогда как в агроценозах процессы регуляции численности если и наблюдаются, то в гораздо меньшей степени и в ограниченных масштабах, так как агроценозы — искусственные образования, не способные к сколько-нибудь длительному самовоспроизведению без регулярного антропогенного вмешательства (Воронков, 1999).

Наибольшее значение в снижении численности кукурузного мотылька имеют паразиты. На этом фитофаге отмечено свыше 20 видов паразитов из отрядов перепончатокрылых и двукрылых (Hudon et al., 1989; Чумаков, 2000). Основные из них — представители ряда семейств из отряда перепончатокрылых, в т.ч. Chalcididae (*Sympiesis viridula* Thomp.), Ichneumonidae (*Iseropus stercorator* F., *Angitia punctoria* Rom., *Phaeogenes nigridens* Wesm., *Itopectis ephippium* Brulle, *I. alterrans* Grav. и др.), Braconidae (*Habrobracon hebetor* Say, *Chelonus annulipes* Wesm.), Trichogrammatidae (*Trichogramma evanescens* Westw., *T. euproctidis* Gir.), а также двукрылых, в т.ч. из сем. Tachinidae (*Lydella thompsoni*) (Щеголев, 1934; Эстерберг, 1938; Каменкова, 1955; Хомякова, 1962; Кузнецова, 1968; Winne, Chiang, 1982; Cagan et al., 1999; Чумаков, 2000; Фролов, 2004; Потемкина, Ластушкина, 2006).

Наиболее значимыми хищниками стеблевого мотылька являются жуки из семейств *Coccinellidae* и *Carabidae*, а также златоглазки. Жуки питаются гусеницами младших возрастов, до того как они внедрятся в листовую воронку, за листовые влагалища и т.д., а также яйцами мотылька. Съеденные яйца можно распознать по неровно объединенному хориону и по наличию остатков содержимого яйца. Яйца и гусениц кукурузного мотылька уничтожают также уховертки и выклевывают птицы (Conrad, 1959; Wall, Whitcomb, 1964; Andow, 1990; Pilcher et al., 1997; Kuhar et al., 2002; Musser, Shelton, 2003; Чумаков, Фролов, 2000; Фролов, 2004; Гусев, 2016; Tremblay et al., 2001).

Положительный результат в борьбе с кукурузным мотыльком дает применение трихограммы путем ее искусственного разведения и выпуска в период массовой откладки яиц вредителем (Осипов, 1937; Богданов, 1938; Теленга, 1965).

Всем видам трихограмм свойственна полифагия, слабая поисковая способность и отсутствие строгой сопряженности развития со своими хозяевами (Hoffman et al., 2000). В зоне с двумя поколениями вредителя, яйцееды отрождаются весной (в конце апреля — начале мая) на 3-4 недели раньше откладки бабочками яиц. Численность их после зимовки обычно низка, и первые яйца хозяев заражаются единично, в основном в нижней и средней части растения (Wang et al., 1997; Spangler, Calvin, 2001). С вылетом июньских поколений трихограммы зараженность яиц постепенно нарастает, а к концу периода откладки яиц, когда основная масса гусениц уже отродилась, зараженность может достигать максимальных значений. В связи с этим считается, что роль природной трихограммы как регулятора численности первого поколения основных хозяев не слишком велика (Богданов, 1938). Месячный промежуток между откладками яиц первого и второго поколений основных хозяев является критическим периодом в размножении трихограммы. Трихограмма способна к откладке яиц в течение всего вегетационного периода — 5-6 месяцев, тогда как основные ее хозяева откладывают яйца в течение всего 2-2.5 мес. Вследствие этого средняя зараженность яиц природными популяциями яйцееда составляет обычно 1-10%, изредка — 30%, полное же подавление вредителей природными популяциями паразита отмечается крайне редко. Непрерывное накопление трихограммы зависит от наличия дополнительных хозяев, размножающихся в период отсутствия на полях основных хозяев. На полевых культурах хозяевами трихограммы являются такие вредные виды, как совка-гамма, совка-ипсилон, клеверная, восклицательная, вьюнковая и другие виды совок, а также свекловичная и другие щитоноски. Однако одни из них часто малочисленны, других яйцеед заражает менее охотно, третьи могут находиться в отдаленных местах и для паразита со слабыми летными возможностями (активное

расселение обычно не превышает 15-30 м) и низкой поисковой способностью недостижимы (Серапионов, 2008). Возможность для интенсивного накопления трихограммы создается также при необычных погодных условиях — холодной затяжной весне и резком потеплении, когда одно поколение хозяина находит на другое и обычный разрыв между поколениями отсутствует.

Недостаточно тесная сопряженность трихограммы как широкого полифага с циклами развития потенциальных видов хозяев может быть компенсирована искусственной колонизацией яйцеда. Так, в борьбе с кукурузным мотыльком рекомендуется проводить первый выпуск яйцеда в начале откладки яиц самками вредителя, а второй — в период массовой откладки яиц при норме выпуска 25-100 тыс. особей/га (Клок, 1975). Биологическая эффективность этого метода достигает 85% и более при соблюдении ряда условий: «правильном» подборе вида/расы яйцеда, нормальной жизнеспособности разводимых в лаборатории насекомых и своевременности выпуска паразита. В России чаще всего используют два вида трихограмм: *T. evanescens* и *T. euproctidis* (Кузнецова, 1968).

Следует отметить, что химическая защита кукурузы от вредителей в отличие от многих других культур не является широко распространенным способом защиты растений. Обусловленное экономическими и техническими причинами относительно редкое применение в хозяйствах инсектицидов на этой культуре способствует усилению активности природных энтомофагов. Так, сообщается, что в Краснодарском крае за последние годы заметно повысилась зараженность яиц кукурузного мотылька второго поколения трихограммой *T. evanescens*, активизировалась также деятельность паразитов из сем. *Ichneumonidae* и *Braconidae*. Хотя безусловно одни лишь природные энтомофаги вряд ли способны надежно и на высоком уровне сдерживать размножение кукурузного мотылька, их деятельность способствует значительному снижению численности вредителя (Серапионов, 2008).

Помимо паразитов и хищников гусеницы стеблевого мотылька поражаются (особенно при перезимовке) различными видами инфекций: грибной (*Beauveria bassiana*), бактериальной (бактерии родов *Bacillus*,

Streptococcus) и вирусной (вирус ядерного полиэдроза — *Baculovirus polyhedrosis* gr. A) (Чумаков, 1999; Конончук, 2013).

С позиций современной таксономии энтомопатогенные грибы, традиционно относимые к таксону *B. bassiana sensu lato*, представляют собой комплекс близкородственных видов, трудноразличимых по морфологическим критериям. Молекулярно-генетический анализ позволяет выделить несколько филогенетических группировок, обособленных по признаку географического происхождения (Rehner, Buckley, 2005; Rehner et. al., 2006). Однако и в пределах одного географического пункта изоляты *B. bassiana* порой демонстрируют значительный уровень генетического и фенетического (в том числе по признаку вирулентности) разнообразия, даже если они выделены из одной популяции насекомых или из одного почвенного образца (Крюков и др., 2007; Леднев и др., 2009).

Резкое снижение численности насекомых (при достижении ею верхнего предела) способны вызвать патогенные микроорганизмы; при их недостаточно эффективном действии, могут включаться регулирующие механизмы, которые являются результатом взаимодействия особей внутри самой популяции (Викторов, 1968). Однако внутривидовые механизмы регуляции численности, такие как конкуренция или каннибализм скорее всего будут включаться лишь тогда, когда пищевой ресурс у фитофага приблизится к исчерпанию, что в современных условиях сельскохозяйственного производства вряд ли будет иметь место.

Среди патогенных микроорганизмов важную роль в регуляции численности насекомых, как известно, играют микроспоридии — группа одноклеточных эукариот, родственных грибам (Fungi), которая вместе с другими облигатными внутриклеточными паразитами (Cryptomycota и Aphelidea) составляет надтип *Opisthosporidia incertae sedis* за пределами данного царства (Karpov et al., 2014). Максимального разнообразия и обилия микроспоридии достигают при паразитировании в членистоногих, а также в рыбах. Для целого ряда массовых видов чешуекрылых микроспоридии выступают в качестве естественных

регуляторов численности. При благоприятных условиях для развития микроспоридии способны сдерживать вспышки массового размножения насекомого-хозяина, при неблагоприятных условиях длительному сохранению паразитов в популяции насекомых способствует трансвариальная передача и снижение патогенных свойств паразитов (Исси, 1986). Трансвариальная передача — основной путь передачи инфекции от перезимовавших насекомых следующему поколению. (Siegel et al., 1988). Считается, что микроспоридии инвазивных видов членистоногих при передаче популяциям аборигенных видов хозяев соответствующих систематических групп вызывают их угнетение, способствуя успеху видов-интродуцентов, имеющих большую устойчивость к паразитам благодаря сложившимся коэволюционным связям (Rode et al., 2013; Bacela-Spychalska et al., 2014; Gegner et al., 2015; Vilcinskis et al., 2015) Кроме того, присутствие микроспоридий в производственных культурах насекомых может привести к значительному ухудшению состояния колоний вплоть до их полной элиминации (Исси, 1986; Vecnel, Andreadis, 1999; Fries, 2010).

Nosema pyrausta (Paillot) Weiser — микроспоридия, выделенная из кукурузного мотылька *O. nubilalis* Hübner (Lepidoptera, Crambidae) во Франции (Paillot, 1927). Заражение кукурузного мотылька микроспоридиями предположительно данного вида регулярно детектировалось в Западной и Восточной Европе (Lipa, 1977; Pezzutti, Serini Bolchi, 1977; Cagañ et al., 1998), а также в Европейской части России (Малыш и др., 2011). *N. pyrausta* вызывает хронические инфекции, снижающие продолжительность жизни и плодовитость имаго, увеличивает смертность гусениц, а также вызывают нарушения развития, отрицательно влияющие на успех спаривания и своевременность диапаузы (Solter et al., 1990). Весьма существенное влияние микроспоридиоз оказывает на сезонную и многолетнюю динамику численности кукурузного мотылька в Северной Америке, куда вредитель был завезен в начале прошлого столетия (Caffrey, Worthley, 1927). В этой связи неудивительно, что наиболее интенсивно паразит изучается в США (Hill, Gary, 1979; Siegel et al., 1988; Lewis et al., 2006; Lewis et al., 2009).

Эндосимбиотические бактерии рода *Wolbachia* Hertig относятся к классу альфа-протеобактерий, для которого известны разнообразные внутриклеточные симбионты многоклеточных эукариот, многие из которых патогенны для своих хозяев (Williams et al., 2007). Важной особенностью этих эндоцитобионтов является строгий материнский тип наследования, что находит свое отражение в сопряженных изменениях генома бактерии и мтДНК клетки хозяина (Pinsky, 2013). Бактерии рода *Wolbachia* не приводят к каким-либо выраженным патологическим процессам в природных популяциях беспозвоночных-хозяев, однако во многих случаях существенно влияют на их репродуктивную биологию. Для чешуекрылых описаны такие явления, как цитоплазматическая несовместимость, андроцид, феминизация генетических самцов (Salunkhe et al., 2014), которые приводят к увеличению доли инфицированных самок у насекомых-хозяев. Известны примеры мутуалистических отношений между участниками симбиотической ассоциации. Например, *Wolbachia* обеспечивает метаболическую комплементацию у нематод (Darby et al., 2012); супрессирует некоторые вредные мутации (Ikeya et al., 2009), повышает устойчивость к вирусным инфекциям (Wong et al., 2015) и положительно влияет на продолжительность жизни имаго у *Drosophila melanogaster* Meigen (Fry et al., 2004; Вайсман и др., 2009). Эндосимбиотическая бактерия *Wolbachia* широко распространена у дневных бабочек (Salunke et al., 2012), в то время как данные об инфицированности других семейств чешуекрылых носят фрагментарный характер (Tagami, Miura, 2004; Baldo et al., 2006; Russell et al., 2009; Solovyev et al., 2015).

Предполагается, что одним из факторов, повлиявших на процесс перехода *O. nubilalis* с двудольных видов растений-хозяев на однодольные, могло стать ускользание от пресса паразитических организмов за счет эффекта «пространства, свободного от паразитов» (enemy-free space) (Pelissie et al., 2010). Эндосимбионт *Wolbachia*, известный как репродуктивный паразит членистоногих (Werren, 1997), мог явиться фактором, способствующим видообразованию в роде *Ostrinia*. В частности, в Японии *Wolbachia* обнаружена у *O. scapulalis* и *O. furnacalis*, у которых она оказывает существенное влияние на выживаемость и половую

структуру потомства (Kageyama et al., 2002; Kageyama, Traut, 2004). Модель *Ostrinia-Wolbachia* в настоящее время широко используется для изучения биологических свойств симбионта и механизмов его взаимодействий с клеткой и организмом хозяина (Kageyama et al., 2003; Sakamoto et al., 2005; Sakamoto et al., 2007).

Антропогенные факторы

К факторам, влияющим на динамику численности кукурузного мотылька, помимо абиотических и биотических факторов, также относят и антропогенные. В этой связи много внимания было уделено изучению таких экологических факторов, влияющих на численность и вредоносность кукурузного мотылька, как устойчивость растений к вредителю, агротехнические и химические меры борьбы.

Антропогенные факторы проявляются в виде широкого спектра многогранных воздействий человека на природу. Эта деятельность оказывает весьма существенное воздействие на жизнь и развитие организмов многих видов животных, растений и насекомых, в том числе изменяя интенсивность и соотношение эффектов тех или иных природных факторов (Добровольский, 1969). Выступая в качестве преобразующего природу фактора, деятельность человека коренным образом изменяет сложившиеся тысячелетиями природные взаимоотношения организмов со средой (Бей-Биенко, 1966).

Агроценоз — это изъятый для сельскохозяйственной эксплуатации фрагмент экосистемы, структура и свойства которого определяются набором и технологиями возделывания избранных культур, а также сохранением в той или иной степени исходных биогеоценологических связей. При этом природа располагает собственными регуляторами, и агроценозы не являются искусственно созданными экосистемами, в полной мере управляемыми человеком (Захваткин, 2001). Агробиоценозы подвергаются особенно разностороннему и массивному влиянию человеческой деятельности, что зачастую отрицательно сказывается на их функционировании, фитосанитарном состоянии и продуктивности (Павлюшин и др., 2013).

Практика сельскохозяйственного производства (распашка целинных земель, севообороты, сбор урожая, защитные мероприятия) обеспечивает постоянное обновление сред обитания, а проводимые защитные мероприятия постоянно нарушают естественный ход замещения видов и стабилизации энтомофауны в агроценозах. Экологические условия агробиоценозов обуславливают обитание в них ограниченного числа вредных видов членистоногих и фитопатогенов, численность и вредоносность которых нередко сохраняется на высоком уровне, несмотря на постоянно проводимые против них защитные мероприятия. Именно эти виды, являющиеся основными компонентами сообществ, в первую очередь реагируют на антропогенные воздействия.

Массовому размножению насекомых-вредителей, возбудителей болезней и сорняков в агробиоценозах способствуют крупномасштабность производства, монокультура, укороченные севообороты, генетически однородные сорта и гибриды с ослабленными иммунологическими свойствами, однотипные технологии возделывания культур, загущенные посевы, высокие дозы азотных удобрений, орошение, широкое и нерегламентированное использование пестицидов и т.д. (Слепян, 1981; Фадеев и др., 1981; Шапиро, 1985; Жученко, 2004; Павлюшин и др., 2008).

К одному из наиболее действенных и широко практикуемых способов ограничения численности и вредоносности насекомых относится агротехнический метод защиты растений. Так, введение севооборотов сокращает численность специализированных вредителей, приуроченных к определенным культурам, а обеззараживание и оздоровление семенного и посадочного материала губительно сказывается на обитающих в семенах и на саженцах и распространяющихся вместе с ними зерновок, нематод, клещей и щитовок. Соблюдение рекомендованных норм высева, способов посева и обработки почвы — эффективное средство защиты от почвообитающих насекомых и вредителей из разных групп животных. Существенное значение в защите растений от вредителей имеет также уничтожение сорняков и внесение удобрений, однако наиболее эффективным является выращивание устойчивых к вредителям сортов и

гибридов, способствуя ограничению численности фитофагов (Захваткин, 2001).

Важно подчеркнуть, что регуляция численности фитофагов в полной мере реализуется лишь в природных экосистемах; что же касается агроценозов, то здесь процессы регуляции численности если и наблюдаются, то обычно в меньшей степени и ограниченных масштабах (Воронков, 1999).

Биологический метод борьбы с кукурузным мотыльком является не менее эффективным, чем химический, хотя он более дорог и сложнее в использовании (Фролов, 1993). Биометод вызывает большой интерес и имеет серьезные перспективы; поскольку большая часть энтомофагов в плане их использования как агентов биологического контроля ещё не изучена, не совсем ясна их возможная роль в подавлении численности кукурузного мотылька. В настоящее время перед специалистами по защите растений стоит задача обеспечить переход к управлению агроэкосистемами, что предполагает рациональное использование всего арсенала подходов в защите растений от вредителей, болезней и сорняков, стимуляцию естественных, природных способов сдерживания размножения вредных организмов на экономически неощутимом уровне. В этом плане важная роль биологического метода, потенциал которого ещё далеко не раскрыт, крайне важна.

Известно, что выращивание устойчивых гибридов (устойчивость может быть, как естественной, так и искусственной, созданной путем генетической модификации) — наиболее эффективный способ защиты растений от вредителей (Hutchison et al., 2010), в т.ч. и от кукурузного мотылька, причем «привыкания» вредителя как к природным источникам устойчивости, так и к трансгенным генотипам можно избежать (Jansens et al., 1997; Vaute et al., 2002). Использование генетически модифицированных форм кукурузы, несущих продуцирующие токсины гены *Vt*, стало основным приемом борьбы с вредителем сначала в США, а затем и в ряде других стран. *Vt* кукуруза была создана при помощи внедрения в растение гена бактерии *Bacillus thuringiensis*, ответственного за выработку токсина, приводящего к гибели вредителей данной культуры. Первая линия кукурузы с *Vt* геном, защищающим растение от определенных групп насекомых,

была внедрена в 1996 г. (Calvin, 1996).

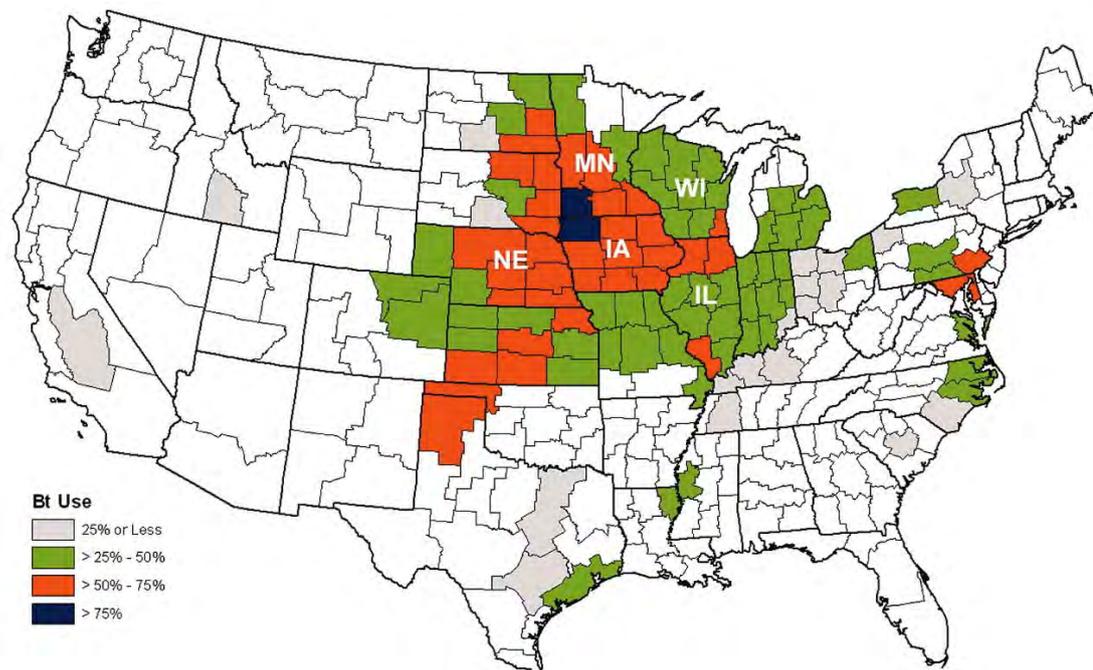


Рисунок 1.4.3.1. Площади в США, занятые под Bt-кукурузой, устойчивой к кукурузному мотыльку *O. nubilalis*, в 2006 г. (IL- Иллинойс, MN - Миннесота, WI – Висконсин, IA – Айова, NE - Небраска)

На рисунке 1.4.3.1. выделен «кукурузный пояс США» — регион Среднего Запада (Midwest), где климатические условия благоприятствуют выращиванию кукурузы. Эта зона в основном включает территории штатов Айова, Индиана, Иллинойс и Огайо, где возделывается около 50% всей кукурузы в США. Кроме того, зона кукурузного пояса частично включает территории штатов Южная Дакота, Северная Дакота, Небраска, Канзас, Миннесота, Висконсин, Мичиган, Миссури и Кентукки (Hutchison et al., 2010).

Благодаря внедрению ГМО средняя урожайность кукурузы в США выросла примерно на 15 ц/га. Конечно, интерес к природной устойчивости кукурузы к вредителю и в этой стране окончательно не угас, ибо природные источники характеризуются определенными преимуществами. Нынешняя ситуация в России по отношению к ГМО такова: с одной стороны, трансгенные культуры не разрешены для выращивания отечественному производителю (даже научно-

исследовательская работа с ними крайне затруднена), а импортные товары, в изобилии содержащие генетически-модифицированную продукцию, свободно проникают на российский рынок (Стариков, 2004; Ермакова, 2007).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Экспериментальная работа по диссертационной теме проводилась в течение пяти лет с 2013 по 2017, в т.ч. во время обучения в очной аспирантуре ВИЗР, при частичной финансовой поддержке грантами РФФИ № 12-04-00552 «Регулирующие факторы в многолетней динамике численности растительноядных насекомых», № 15-04-01226 «Периодические колебания в многолетней динамике численности насекомых-фитофагов: индукторы и механизмы» и № 16-54-00144 Бел_а «Новые очаги массовых размножений *O. nubilalis* в восточной Европе: анализ причин возникновения и поиск путей их локализации в Беларуси и России». В главе 3 приведены результаты исследований, полученные в 2013-2017 гг. автором собственноручно как в период обучения в очной аспирантуре ВИЗР, так и после ее окончания в рамках выполнения тематического плана НИР лаборатории сельскохозяйственной лаборатории ВИЗР (рук. проф. А.Н. Фролов), а в главе 4 представлены результаты анализа динамики численности кукурузного мотылька на модельной территории по результатам учетов, в т.ч. осуществленных сотрудниками лаборатории за предшествующий период, начиная с 1994 г.

2.1. Место и условия проведения полевых работ

Полевые исследования проводились на опытных участках в окр. пос. Ботаника Гулькевичского р-на Краснодарского края на посевах кукурузы научных севооборотов Кубанской опытной станции ВИР (КОС ВИР) и НПО «КОС-МАИС». Поселок Ботаника расположен в равнинной восточной степной зоне Краснодарского края между городами Армавир и Кропоткин в 250 км к юго-востоку от гор. Ростова-на-Дону у границ Ставропольского края (рисунок 2.1.1) с координатами 45° 18" с.ш., 40° 52" в.д., высота над уровнем моря — 65 м.

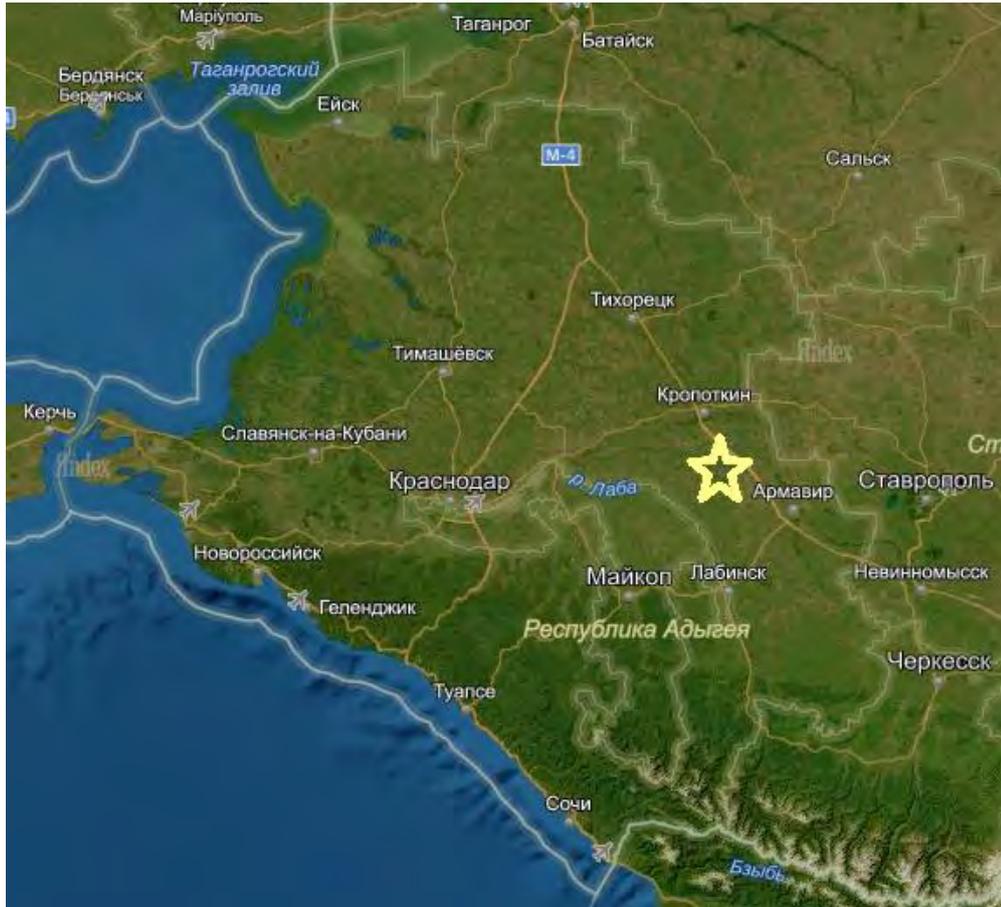


Рисунок 2.1.1. Карта Краснодарского края (звездочкой помечено место проведения работ на посевах кукурузы в окр. пос. Ботаника Гулькевичского р-на)

Территория землепользования КОС ВИР и НПО «КОС-МАИС» расположена в зоне мягкого, умеренно-континентального климата с короткой, сравнительно теплой зимой, характеризующейся кратковременным маломощным снежным покровом и продолжительным жарким летом. В среднем, многолетняя годовая температура составляет $+10.4^{\circ}\text{C}$, самый холодный месяц — январь (-3.5°C), самый тёплый — июль ($+23^{\circ}\text{C}$). Среднегодовое количество осадков 530 мм; за период вегетации в среднем выпадает 300 мм. Эти значения сильно варьируют по годам. В центре научного севооборота КОС ВИР расположена метеорологическая станция, ежесуточные данные которой были включены в анализ динамики численности кукурузного мотылька.

В таблице 2.1.1 представлены средние метеорологические показатели за 4 вегетационных периода в окр. пос. Ботаника. Самым тёплым месяцем за период

май-август являлся июль (средняя температура за 4 года + 24,5°C), прохладным — май (+18,5°C).

Таблица 2.1.1. Среднемесячные метеорологические показатели за 4 вегетационных периода 2013-2017 гг. (пос. Ботаника, Гулькевичский р-н)

Год	Месяц			
	май	июнь	июль	август
Температура воздуха средняя, °С				
2013	19.7	22.1	23.2	23.2
2014	18.8	20.7	24	25.2
2015	17	21.3	23.7	25.1
2016	16.5	21.7	23.5	25.1
2017	16	20.6	24.2	25.2
Ср.много.	16.7	20.5	23.1	22.5
Относительная влажность воздуха, %				
2013	64	64	61	60
2014	66	67	63	63
2015	67	73	62	46
2016	74	73	68	64
2017	77	72	65	55
Ср.много.	62	76	56	52
Сумма осадков, мм				
2013	24	54	89	28
2014	115	63	52	10
2015	107	82	52	1
2016	146	101	50	81
2017	114	46	78	58
Ср.много.	66	67	63	63

Суммы выпавших осадков внутри вегетационных периодов сильно варьировали по годам. Так, в 2014, 2015, 2016 и 2017 гг. их максимумы приходились на май (115 - 146 мм соответственно), в 2013 — на июль (89 мм), т. е. в целом основное количество осадков приходилось на первую половину вегетационного периода. В общем сравнении максимальное количество осадков наблюдалось в мае, минимальное — в августе (таблица 2.1.1).

2.2. Материал и методы проведения полевых работ

Учёты численности кукурузного мотылька проводили на полях научного севооборота Кубанской опытной станции ВИР и соседних полей НПО КОС-МАИС (пос. Ботаника, Гулькевичский р-н, Краснодарский край). В таблице 2.2.1 приведены данные о гибридах кукурузы и занимаемых ими площадях, на посевах которых проводились наблюдения за динамикой численности кукурузного мотылька в 2013-2017 гг.

Таблица 2.2.1. Поля, занимаемые кукурузой в 2013-2017 гг. в окр. пос. Ботаника

Год	Гибрид	№ поля	Площадь посева, га
КОС ВИР			
2013	Евралис Сигма	8	15
	KWS Командос	12	20
2014	Кубанский 170 СВ	7	21
2015	Monsanto ДК 3511	2	11
	Аполлон 350 МВ	7	21
2016	KWS Командос	5	10
	KWS Командос	4	15
2017	KWS Керберос	6	19
	Краснодарский 377	9	20
	KWS 6471	12	20
НПО «КОС-МАИС»			
2013	Белый тигр СВ	1	10
	Кубанский 101 СВ	1	19.5
2014	Кубанский 101 СВ	4	100
	Кубанский 170 СВ	7 (терр. КОС ВИР)	21
	Кубанский 280 МВ	6	45
2015	Аполлон 350 МВ	7 (терр. КОС ВИР)	21
	Обский 140 СВ	3	102
	Кубанский 141 МВ	2	24.3
	Кубанский 330	4	70
2016	Кубанский 101 СВ	4	90
	Кубанский 250 МВ	4	80
2017	Леденец	6а (терр. КОС ВИР)	10
	Кубанский 102	3	100

2.2.1. Учеты численности кукурузного мотылька

Учёты перезимовавших насекомых проводили на полях, которые были заняты кукурузой в предыдущем году. На таких участках минимум дважды (до начала окукливания и по завершении вылета имаго) проводили учеты плотности и смертности перезимовавших гусениц, куколок и имаго внутри растительных остатков (стеблей, початков и другие части растений, внутри которых могли зимовать гусеницы — см. рисунок 2.2.1.1) на 30 случайным образом выбранных площадках размером 0.7 м² каждая, расположенных по диагонали участка, занятого под кукурузой в прошлом году.

Плотность отложенных на кукурузу яиц оценивали на 10 фиксированных модельных площадках по 10 растений каждая (первое и последнее растение на площадке маркировали бумажными этикетками). Учеты плотности и смертности яиц проводили в периоды лёта имаго перезимовавшего и первого поколения через каждые 3-5 дней, местоположение яйцекладки помечали маркером (рисунки 2.2.1.2-2.2.1.3).



Рисунок 2.2.1.1. Гусеница и куколки кукурузного мотылька в растительных остатках кукурузы осенью, т.е. до перезимовки (слева) и весной, т.е. после зимовки (справа)

Подсчет общего числа яиц в кладке, а также числа яиц, из которых отродились гусеницы и которые погибли, осуществляли с помощью ручной лупы. Учитываемыми факторами смертности являлись хищники, паразиты, ранняя и поздняя эмбриональная смертность и отпадение кладки от листа.



Рисунок 2.2.1.2. Имаго кукурузного мотылька: самка (слева) и самец (справа)



Рисунок 2.2.1.3. Кладки яиц кукурузного мотылька, маркированные во время проведения учетов численности. На фотографии справа запечатлен момент отрождения гусениц

Об успешном отрождении гусениц судили по характерному отверстию на хорионе, прогрызенному изнутри, соответствующему по форме и размерам головной капсулы гусеницы, а также по полному отсутствию каких-либо остатков содержимого под оболочкой яйца. О гибели яйца по вине хищников с сосущим или грызущим ротовым аппаратом судили по наличию следов одного или нескольких проколов оболочки яйца, либо следов от внешних погрызов, которые обязательно сопровождаются остатками содержимого яйца под его оболочкой. В отдельных случаях отродившиеся гусеницы перед началом питания на растении поедали остатки хориона (чаще всего частично). Такие яйцекладки отличаются от погибших от хищников с грызущим ротовым аппаратом, по крайней мере, двумя признаками: оболочки каждого яйца объедены одинаковым образом и, главное,

под каждой отсутствовали остатки содержимого яиц. Практически никогда, даже после питания крупных хищников, таких как божьи коровки, яйцекладка не исчезает бесследно. К ранней эмбриональной смертности (нефертильности) были отнесены такие случаи, когда развития эмбриона в яйце не происходило, а следов от хищников обнаружено не было. Поздняя эмбриональная смертность диагностировалась тогда, когда внутри яйца погибала в той или иной степени сформированная гусеница, часто с уже почерневшей головной капсулой. Отпадение кладки от листа отмечалось в том случае, когда никаких следов на растении от маркированной при предыдущем учете яйцекладки не обнаруживалось. Для тех случаев, когда судьба яйцекладки оставалась невыясненной (например, когда растение с маркированной на нем в предыдущем учете яйцекладкой было срезано в промежутке между учетами) или возникали каких-либо сомнения в диагностике фактора, вызвавшего ее гибель, была предусмотрена категория «другие факторы смертности».

По завершении периодических учетов суммой полученных оценок характеризовали абсолютная плотность яиц, отложенных на посев.

Спустя неделю после завершения периода откладки яиц (по первому поколению — начало - середина июля, по второму поколению — середина - конец августа) осуществляли учет плотности гусениц на растениях. Для этого проводили вскрытие растений на 15-20 рендомизированных площадках размером по 1.4 м² каждая.

Учет плотности ушедших на зимовку гусениц кукурузного мотылька проводили на случайным образом выбранных площадках по методике, аналогичной таковой, применяемой при учетах плотности перезимовавших гусениц.

Смертность гусениц младших (1-2) возрастов оценивали по разности между плотностью яиц со следами отрождения гусениц (как оценкой первоначальной плотности гусениц 1 возраста) и плотностью гусениц, определенной при вскрытии растений по завершении периода откладки яиц.

В качестве средних значений плотности яиц, гусениц, куколок и имаго

кукурузного мотылька за сезон использовали средневзвешенные по учетным площадям посевов оценки.

Таким образом, во время развития первого поколения на посевах кукурузы учитывали плотности и смертность особей в периоды массового развития следующих стадий: 1) яиц (ОМ), 2) гусениц I возраста (L1), 3) гусениц III-V возрастов (L2), 4) куколок (Р), 5) имаго (А), 6) самок со средним уровнем плодовитости (т.е. имаго, нормализованных по соотношению полов 1:1 и плодовитости, приведенной к среднемноголетней оценке 450 яиц) (FA) и 7) яйцекладущих самок (FO). Плотность последних вычисляли как частное от деления плотности яиц следующей генерации на $\frac{1}{2}$ среднемноголетней оценки плодовитости самок; полученная величина характеризовала реализацию нормализованными по соотношению полов и уровню плодовитости имаго яйцепродукции в природных условиях (Hudon, LeRoux, 1986с). Для второго поколения учетными периодами соответственно служили: 1) яйца на кукурузе (ОМ), 2) гусеницы I возраста (L1), 3) гусеницы III-V возрастов (L2), 4) диапаузирующие гусеницы перед уборкой урожая кукурузы (L3), 5) диапаузирующие гусеницы после уборки урожая кукурузы (L4), 6) перезимовавшие гусеницы на участках, где кукурузу выращивали в предыдущем году (L5), 7) куколки на участках, где кукурузу выращивали в предыдущем году (Р), 8) имаго с участков, где кукурузу выращивали в предыдущем году (А) и 9) яйцекладущие самки с участков, где кукурузу выращивали в предыдущем году (FO). Плотность яйцекладущих самок вычисляли с поправкой на изменение площадей под кукурузой в текущем году по сравнению с предыдущим. В качестве средних значений использовали средневзвешенные по площадям посевов оценки плотностей насекомых. В таблицу выживаемости включали оценки плотностей в расчете на 1000 м² посева, поскольку это упрощало манипулирование логарифмами при низкой плотности фитофага.

По результатам учетов составляли таблицы выживаемости. Снижение плотности представляли в виде $K = \log N_t - \log N_{t+1}$, индекс изменения плотности рассчитывали по Моррису (Morris, 1957): $I = N_{t+1}/N_t$, где N_t и N_{t+1} — плотности яиц

текущего (t) и следующего (t+1) поколений. Для анализа изменения плотности использовали k-факторный анализ; эффекты k рассчитывали по общепринятой формуле $k = \log(x_i) - \log(x_{i-1})$, где x — оценки плотностей в период развития текущего (i) и предыдущего (i-1) интервала развития (Morris, 1959; Varley, Gradwell, 1970; Nagai, Rogers, 1975; Royama, 1996; Huffaker et al., 1998).

Сбор диапаузирующих гусениц кукурузного мотылька для проведения лабораторных работ в осенне-весенний период проводили по завершении развития насекомых (в конце августа — сентябре) на кукурузе в п. Ботаника. Умерших гусениц с помощью микроскопического анализа проверяли на наличие патогенов.

Описанная выше методология проведения учетов численности вредителя на посевах кукурузы в окр. пос. Ботаника применялась сотрудниками лаборатории сельскохозяйственной энтомологии ВИЗР и в предшествующие нашим исследованиям годы (1994-2012 гг.), что позволяет соединить полученные за весь период наблюдений (1994-2017 гг.) результаты учетов в одну совокупность и провести анализ многолетних колебаний численности вредителя.

Для наблюдения за динамикой лёта кукурузного мотылька в 2014-2017 гг. на основании договора о сотрудничестве использовались ловушки типа «домик» с тремя вариантами синтетических феромонов состава 97% Z- и 3% E-изомеров 11-тетрадеценил ацетата (97:3 Z/E 11-14:OAc), 1% Z- и 99 % E-изомеров (1:99 Z/E 11-14:OAc) и 35% Z- и 65 % E-изомеров (35:65 Z/E 11-14:OAc) и клеевыми вкладышами производства ЗАО «Щелково Агрохим». На учётных полях устанавливали по 9 ловушек (3 варианта в 3 повторностях) на каждом из учётных полей (в 2014 г — 19 мая, 2015 г — 29 мая, 2016 — 21 мая, 2017 — 23 мая). В 2014 г. мониторинг лёта перезимовавшего (второго прошлогоднего) и первого поколений проводили на 2 полях, в 2015 г. перезимовавшего поколения на — 3, первого поколения — на 5, в 2016 г. на 4 полях, в 2017 г. перезимовавшего поколения на 5 полях, первого поколения — на 4. Ловушки размещали на каждом поле кукурузы согласно схемы:

Z-раса		ZE-раса		E-раса
30 м		30 м		30 м
E-раса		Z-раса		ZE-раса
30 м		30 м		30 м
ZE-раса		E-раса		Z-раса
	100 м		100 м	
Повторности				



Рисунок 2.2.1.4. Клеевые ловушки для мониторинга лёта самцов кукурузного мотылька (слева — особей перезимовавшего (т.е. второго прошлогоднего), справа - первого поколения)

Ловушки для учета лёта самцов кукурузного мотылька перезимовавшего поколения устанавливали на высоте 50-70 см от земли, а первого поколения — на уровне початков (рисунок 2.2.1.4).

Осмотр ловушек и подсчет отловленных бабочек проводился через каждые 3 дня или 2 раза в неделю, а до начала лёта — каждый день (Шапиро и др., 1979).

2.2.2. Оценка поврежденности растений

Кормовое растение, как первоначальное звено трофической цепи, имеет важнейшее значение в популяционной динамике фитофагов. Причинами различной повреждаемости гибридов кукурузы кукурузным мотыльком являются особенности кормовых растений и их биологическая ценность для вредителя (Переверзев, 1970). В таблице 2.2.2.1 приведены названия гибридов кукурузы, на посевах которых проводились наблюдения за динамикой численности кукурузного мотылька в 2013-2017 гг.

Таблица 2.2.2.1. Хозяйственно значимые характеристики (согласно информации, полученной от оригинаторов) гибридов кукурузы, выращиваемых в 2013-2017 гг. в окр. пос. Ботаника

Год	Гибрид	ФАО	Тип гибрида	Хозяйственные особенности
2013	Евралис Сигма	290	Трехлинейный	Устойчивость к засухе, гельминтоспориозу, головне, фузариозу, полеганию
	KWS Командос	330	Трёхлинейный	Устойчивость к засухе
	НПО «КОС- МАИС» Белый тигр СВ	300	Простой межлинейный	Экспериментальный гибрид
	НПО «КОС- МАИС» Кубанский 101 СВ	100	Трехлинейный	Быстрая потеря влаги зерном после завершения налива
2014	НПО «КОС- МАИС» Кубанский 101 СВ	100	Трехлинейный	Быстрая потеря влаги зерном после завершения налива
	НПО «КОС- МАИС» Кубанский 170 СВ	170	Простой модифицированный	Предназначен для поздних сроков сева в конце мая, начале июня
	НПО «КОС- МАИС» Кубанский 280 МВ	300	Простой модифицированный	Высокая устойчивость к полеганию при перестое
	ГНУ ВНИИ кукурузы Машук 250 СВ	250	Трёхлинейный	Устойчивость к пыльной и пузырчатой головне, к поражению стеблевыми гнилями, к засухе
2015	Monsanto ДК 3511	330	Простой	Устойчивость к засухе, толерантен к болезням
	НПО «КОС- МАИС» Аполлон 350 МВ	350	Простой	Устойчивость к пузырчатой головне, умеренно устойчив к гнили стеблей.
	НПО «КОС- МАИС» Обский 140 СВ	150	Трехлинейный	Повышенная холодостойкость, хорошая засухоустойчивость
	НПО «КОС- МАИС» Кубанский 141 МВ	150	Простой модифицированный	Быстрая потеря влаги зерном после завершения налива
	НПО «КОС- МАИС» Кубанский 330	300	Простой модифицированный	Высокая прочность стебля при перестое
2016	НПО «КОС- МАИС» Кубанский 101 СВ	100	Трехлинейный	Быстрая потеря влаги зерном после завершения налива
	НПО «КОС- МАИС» Кубанский 250 МВ	250	Простой модифицированный	Высокая устойчивость к полеганию при перестое

	НПО «КОС-МАИС» Леденец	250	Простой	Высокая устойчивость к засухе
	KWS Командос	330	Трёхлинейный	Устойчивость к засухе
2017	НПО «КОС-МАИС» Кубанский 102 МВ	100	Трёхлинейный	Быстрая потеря влаги зерном после завершения налива
	KWS Командос	330	Трёхлинейный	Устойчивость к засухе
	KWS Керберос	300	Простой	Быстрая влагоотдача зерна. Подходит для ранних сроков уборки
	Краснодарский 377	370	Простой модифицированный	Устойчивость к болезням
	KWS 6471	340	Простой	Эффект Stay Green, гибрид для интенсивного земледелия

В период развития насекомых первой генерации, одновременно с учетом плотности питающихся на кукурузе гусениц, оценивали степень поврежденности листьев по 9-балльной шкале (Guthrie et al., 1960) в модификации В. Вильямса и Ф. Дэвиса (Williams, Davis, 1984).

- 1 балл — небольшое количество отверстий типа булавочных проколов;
- 2 балл — небольшое количество отверстий как от дроби на отдельных листьях;
- 3 балл — повреждения как от дроби на многих листьях;
- 4 балл — помимо повреждений как от дроби, на отдельных листьях имеются более крупные удлиненной формы выгрызы;
- 5 балл — такие выгрызы имеются на большом числе листьев;
- 6 балл — помимо удлиненных выгрызов на ряде листьев имеются единичные крупные выгрызы (длиной 2.5 см и более);
- 7 балл — крупные выгрызы отмечаются на половине листьев;
- 8 балл — крупные выгрызы отмечаются на двух третях листьев;
- 9 балл — крупные выгрызы отмечаются на всех (или почти всех) листьях.

По степени поврежденности образцы кукурузы ранжируются на устойчивые (1-3 балла), промежуточные по устойчивости (4-5 баллов) и неустойчивые (6 баллов и выше). Степень поврежденности листьев широко используется при

дифференциации образцов кукурузы по устойчивости к вредителю (Фролов, 1993). Средний балл поврежденности выращиваемого на участке образца кукурузы рассчитывали путем усреднения максимальных значений баллов поврежденности, отмеченных в повторениях на учетных площадках.

В период оценки поврежденности растений также оценивали устойчивость к ломкости (т. е. видимым потерям урожая).

Устойчивость к ломкости оценивали процентом поломанных ниже початка (включая обломы ножки початка) растений по шкале:

1 балл — сломов нет

2 балла — имеются сломы метелок, сломов стебля нет

3 балла — имеются отдельные сломы стебля выше початка, ни одного слома ниже початка нет

5 баллов — имеются сломы стебля на уровне початка

7 баллов — 1-3 растения (из 15-20) имеют сломы стебля ниже початка (включая обломы ножки початка).

9 баллов — число сломов стебля ниже початка (включая обломы ножки початка) более 5.

За период 2013-2017 гг. в селекционном питомнике НПО «КОС-МАИС» (п. Ботаника Гулькевичского района Краснодарского края) проводилась ежегодная оценка на поврежденность кукурузным мотыльком не менее 400 гибридов кукурузы. Полученные данные были использованы для расчетов многолетней динамики вредоносной деятельности насекомого в районе проведения наблюдений.

2.2.3. Искусственное заселение кукурузы кукурузным мотыльком и заражение энтомопатогенными грибами

В отличие от эффектов кормового растения на смертность от паразитоидов (Franklin, Holdaway, 1966; Гостюхина, 1995; Phoofolo et al., 2001; Mureşanu et al., 2013, и др.), взаимодействия энтомопатогена и растения-хозяина изучены намного

хуже (Bing, Lewis, 1993; Wagner, Lewis, 2000; Lewis et al., 2002; Ownley, 2004; Rahman, 2010). В целях изучения роли патогенного гриба *Beauveria bassiana* в динамике численности кукурузного мотылька в 2014 — 2015 гг. проводили эксперимент с искусственным заселением растений кукурузы кукурузным мотыльком и заражением грибом. Численность вредителя в предыдущие годы была на невысоком уровне.

Растения двух коммерческих гибридов кукурузы в 2014 и трех в 2015 г. сначала искусственно заселяли кукурузным мотыльком, а затем заселенные растения тем или иным способом заражали грибом *B. bassiana* (штамм ББК-1 из коллекции ВИЗР). Участки располагались на посевах севооборота КОС ВИР и соседних полях НПО «КОС-МАИС» (таблица. 2.2.3.1).

Таблица 2.2.3.1. Гибриды кукурузы, на которых проводили опыты по искусственному заселению растений кукурузным мотыльком и заражению *Beauveria bassiana*

Год	№ участка	Гибрид	Принадлежность участка
2014	2	Кубанский 170 СВ	КОС ВИР
	3	Кубанский 280 СВ	НПО «КОС-МАИС»
2015	1	Обский 140 СВ	НПО «КОС-МАИС»
	2	Кубанский 141	НПО «КОС-МАИС»
	3	Кубанский 330 СВ	НПО «КОС-МАИС»

В 2014 г на каждом участке выделяли по 5 блоков (повторений), каждый блок включал 4 рендомизированные делянки (варианты опыта), на каждой из которых произрастало по 5 растений. Вариантами опыта служили: 1. Заселение кукурузным мотыльком; 2. Заселение мотыльком + инъекция конидий гриба шприцом в междоузлие; 3. Заселение мотыльком + опрыскивание листьев конидиями; 4. Контроль.

В 2015 г. на каждом из опытных участков выделяли по 5 блоков с рендомизацией 8 вариантов опыта: I. Контроль, II. Инъекция конидий гриба шприцом в междоузлие до заселения мотыльком, III. Опрыскивание листьев конидиями до заселения, IV. Заселение мотыльком, V. Заселение мотыльком + инъекция конидий гриба шприцом в междоузлие, VI. Заселение мотыльком +

опрыскивание листьев конидиями, VII. Инъекция конидий гриба шприцом в междоузлие без заселения мотыльком, VIII. Опрыскивание листьев конидиями без заселения мотыльком. Каждый вариант внутри блока был представлен 5 растениями на делянке.

Растения в фазе 6-7 полностью сформированных листьев заселяли кладками яиц с готовыми к отрождению (в фазе «черной головки») гусеницами или только что отродившимися гусеницами I возраста (рисунок 2.2.3.1).



Рисунок 2.2.3.1. Отродившиеся гусеницы *O. nubilalis*

Заражение суспензией конидий энтомопатогенного гриба в 2014 г. проводили путем опрыскивания растений или инъекции в несколько этапов: за 5 дней до заселения обрабатывали делянки 2 и 3 в каждой повторности; через 15 дней (2015 г) и 20 дней (2014 г) после заселения растений кукурузным мотыльком. Суспензию конидий фильтровали через несколько слоев марли, чтобы удалить переплетения мицелия и конидий, концентрацию доводили до 1×10^7 конидий/мл и распыляли с помощью ручного опрыскивателя. Инъекции проводили одноразовыми стерильными шприцами в нижнее междоузлие. На каждое растение приходилось по 100 мкл суспензии. В 2015 г. заражение суспензией конидий гриба проводили в одних вариантах (№ 2 и 3) за 5 дней до заселения и через 15 дней после заселения в других (№ 5 и 6). Пять делянок из восьми заселяли насекомыми из расчета 60 яиц/растение.

Через 20 дней после заселения проводили оценку поврежденности листьев по 9 бальной шкале. Спустя 40 дней после заселения растения срезали, вскрывали и подсчитывали выживших гусениц.

2.3. Материал и методы проведения лабораторных работ

2.3.1. Методы молекулярно-биологического исследования

Пробоподготовка и выделение ДНК

Образцы членистоногих, собранные в полевых условиях, фиксировали 90%-

ным этанолом. Образцы тканей насекомых, содержащихся в лабораторных условиях или доставленных в лабораторию в живом виде, замораживали при -20°C или -80°C . Образцы заспиртованных тканей промакивали на фильтровальной бумаге, помещали в открытые пластиковые пробирки и выдерживали при комнатной температуре в течение 10-15 мин для испарения этанола перед экстракцией ДНК.

ДНК выделяли как из гусениц, так и из имаго кукурузного мотылька, предварительно удалив конечности и крылья. ДНК выделяли с помощью СТАВ-буфера по нижеописанной схеме. Образцы гомогенизировали тefлоновыми пестиками в пробирках в 100 мкл СТАВ-буфера, после чего добавляли 500 мкл СТАВ-буфера, содержащего 0.2 % бета-меркаптоэтанола и 10 мкл протеазы К (20 нг/мкл), и инкубировали 3 часа в водяной бане при температуре 65°C . Затем добавляли равный объём хлороформа и путём центрифугирования разделяли на «водную» (верхнюю) и «неорганическую» (нижнюю) фазы. Верхнюю фазу, содержащую нуклеиновые кислоты, переносили в новую пробирку и очищали изопропанолом. После очистки и высушивания, ДНК растворяли в «сверхочищенной» автоклавированной воде и в таком состоянии хранили при -20°C (Sambrook et. al., 1989).

Амплификация и секвенирование ДНК

Для чешуекрылых и их патогенов в настоящее время доступно большое число маркеров ДНК, позволяющих выделять молекулярные гаплотипы (Приложение 1, таблица 1).

Амплификацию фрагментов осуществляли методом ПЦР. Исходные образцы ДНК разводили в 10, 100 и 1000 раз для поиска оптимальной концентрации для каждой серии или отдельных образцов. Состав реакционной смеси включал однократный буферный раствор с добавлением MgCl_2 (2.5 мкМ), прямой и обратный праймеры (500 нМ), смесь дезоксинуклеотидтрифосфатов (125 нМ каждого), Taq-полимеразу (0,1 ед/мкл). Объём смеси составлял от 10 до 50 мкл. ПЦР проводили в амплификаторах Терцик (ДНК-Технология). Программа ПЦР включала этапы: а) первичной денатурации при $94-97^{\circ}\text{C}$ (3-5 мин), б) от 30

до 45 циклов денатурации при 95°C (30 сек), отжига праймеров при 52-65°C (30 сек) и элонгации при 72°C (от 30 сек до 2 мин), в) финальной элонгации при 72°C (5 мин). Температура отжига (T_a) праймеров определялась для каждой пары используемых праймеров, исходя из их температуры плавления (T_m) по формуле $T_a = T_m - 5^\circ\text{C}$ или подбиралась эмпирически.

Результаты ПЦР проверяли на 1% агарозном геле. Участки агарозного геля, содержащие ПЦР-продукты, вырезали стерильным скальпелем, помещали в пластиковые пробирки и расплавляли при 55°C в растворе: а) 6 M NaI или б) 3 M ГИТЦ. Молекулы ДНК сорбировали на частицах SiO_2 , промывали этанолом и элюировали в 13-15 мкл сверхочищенной воды. Очищенные продукты использовали для прямого секвенирования. Секвенирование проводили с помощью автоматического секвенатора AbiPrism.

2.3.2. Выделение и культивирование грибов рода *Beauveria*

Изоляцию грибов в чистую культуру проводили по стандартной методике (Леднев и др., 2003). Небольшой кусок мицелиально-спорового налета с трупа насекомого препаральной иглой помещали в чашку Петри на модифицированную среду следующего состава: пептон (10 г), глюкоза (10 г), мальтоза (10 г), дрожжевой экстракт (5 г), агар-агар (16-18 г), вода — 1 л (режим автоклавирования 0.8 атм. 30 мин). Для подавления роста бактерий и грибов порядка Mucorales в среду добавляли 0.04% молочной кислоты.

В ходе многократных пересевов (до 10 пассирований) получали чистые культуры энтомопатогенных грибов. Моноспоровые изоляты получали по общепринятой методике (Леднев, 2003).

Культивирование грибов для массового получения конидий грибов и определения интенсивности радиального роста колоний проводили на модифицированной среде Сабуро (Леднев, 2003) и среде Чапека. Синтетическая питательная среда Чапека имеет следующий состав (г/л): NaNO_3 — 20; KH_2PO_4

— 10; MgSO₄·7H₂O — 05; KCl — 05; FeSO₄·7H₂O - 001; сахароза — 300; агар — 200; вода дистиллированная — 10 л (pH 5.6 – 5.8).

Через 7-14 дней при наличии массового конидиального спороношения конидии аккуратно соскребались стерильным шпателем со среды. В дальнейшем споры гриба подсушивались в термостате при 25-30°C.

После подсушивания конидиальной массы проводился подсчет титра спор патогена в камере Горяева по стандартной методике.

Хранение полученного биоматериала проводилось в холодильной камере при температуре +3 - +5°C.

Видовая диагностика грибов проводилась по Э.З. Коваль (1974) и Г.Р. Ледневу с соавторами (2003).

Амплификация штаммов грибов Beauveria bassiana и B.pseudobassiana

В данной работе были проанализированы 16 штаммов энтомопатогенных грибов *B. bassiana* и *B. pseudobassiana* из коллекций энтомопатогенных микроорганизмов Всероссийского института защиты растений (ФГБНУ ВИЗР) и Института систематики и экологии животных (ИСиЭЖ СО РАН), выделенных из различных географических точек России и Казахстана (Приложение 2, таблица 1).

Для анализа генетических отличий были использованы 5 ISSR праймеров, предложенных Эстрада и соавт. (Estrada et al., 2007) для изучения биоразнообразия и филогенетических связей штаммов *B. bassiana*: 808 — (AG)8C; 809 — (AG)8G; 818 — (CA)8G; 889 — DBD(AC)7 (Tm 51°C); 891 — HVH(GT)7. ПЦР реакцию проводили в 20 мкл смеси, содержащей 2 мкл 10× ПЦР буфера (100 mM KCl, 200 mM Tris HCl pH 8.8, 0.1% Triton X 100), 2.5 mM MgCl₂, 10 mM (NH₄)₂SO₄, 0.2 mM каждого из дНТФ, 5 пмол праймера, 50 нг ДНК матрицы и 1.25 ед. *Taq* полимеразы). Амплификация образцов была выполнена на амплификаторе Bio-Rad. Условия ПЦР реакции: денатурация — 94°C, 5 мин; отжиг — 94°C — 30 с, 52°C — 40 с или 51°C — 40, 72°C — 40 с, 35 циклов; элонгация — 72°C — 15 мин. Анализ полученных ПЦР фрагментов ДНК проводили при помощи электрофореза в 1.5% агарозном геле с бромистым

этидием. Для определения уровня генетического сходства изолятов составляли суммарную бинарную матрицу, в которой отмечалось присутствие или отсутствие полосы на электрофореграмме.

2.3.3. Содержание и разведение кукурузного мотылька в лабораторных условиях

Культивирование насекомых осуществлялось в лаборатории ВИЗР для эксперимента по заселению растений кукурузы кукурузным мотыльком и заражением растений *B. bassiana*.

Насекомых собирали в природе, затем после перезимовки в лабораторных условиях осуществляли разведение в 2-х поколениях на искусственной питательной среде. Гусениц кукурузного мотылька содержали при постоянной температуре 25°C и фотопериодическом режиме 18 ч света в сутки.

Для получения яйцекладок внутрь сосуда объемом 0.5-0.7 л, помещали по одной самке и 1-3 самца; в сосуд помещали полоску писчей бумаги, которая полностью закрывала стекло. На дно помещали кусок бумаги, смоченный в пресной воде, а сверху накрывали чашкой Петри. Яйца обычно откладывались на бумагу, которую регулярно меняли.

Состав и пропись приготовления искусственной питательной среды С. Пуату и Р. Бю (ИПС) из расчета на 0,5 кг готового продукта (модификация прописи из: Фролов, Вилкова, 1978):

- Вода дистиллированная — 170 мл;
- Агар-агар — 8 г;
- Кукурузная мука — 56 г;
- Дрожжи пивные (в таблетках) — 48 шт;
- Зародыши пшеницы — 14 г;
- Вода дистиллированная — 120 мл;
- Аскорбиновая кислота — 2 г;

- Смесь витаминная — 1 г;
- Бензойная кислота — 1 г;
- Нистатин — 250 мг;
- Аугментин — 1000 мкл;
- Канамицин — 500 мкл;
- Вода дистиллированная — 50 мл.

Для приготовления ИПС перемешивали дрожжи, муку и зародыши пшеницы в банке на 500 мл (Шапиро и др., 1980). Витамины и антибиотики растворяли на магнитной мешалке при 30°C. В микроволновой печи агар доводили до кипения и вливали в сосуд 500 мл, перемешивали встряхиванием и охлаждали при комнатной температуре до 55-60°C. После добавления витаминов и антибиотиков снова перемешивали, разливали по банкам и давали застыть при комнатной температуре.

2.3.4. Методы оценки зараженности кукурузного мотылька микроспоридиями

Диапаузирующих гусениц *O. nubilalis* собирали на полях кукурузы вблизи пос. Ботаника Гулькевичского района Краснодарского края ежегодно в конце августа — сентябре. Живых насекомых переносили в лабораторию и хранили при температуре + 4 °C в стеклянных банках в бумажных гармошках в течение 4 месяцев до реактивации и лабораторных экспериментов. Каждый месяц диапаузирующих гусениц осматривали, удаляли трупы, которые высушивали и хранили при комнатной температуре. Отобранные образцы были исследованы на микроспоридиоз с помощью микроскопа Carl Zeiss Imager M1 с эпифлуоресценцией. Ежегодно собиралось около 200-300 насекомых, смертность достигала примерно 10-20% во время перезимовки (до экспериментальной реактивации в апреле-мае) в лабораторных условиях, поэтому каждый год анализировали не менее 20 образцов.

Когда споры микроспоридии обнаруживали на предметном стекле, их фиксировали и окрашивали DAPI. Обнаруженные споры выделяли из инфицированных тканей путем гомогенизации в воде и осаждения с использованием центрифуги на 4000 g в течение 5 мин, а затем скармливали гусеницам *O. nubilalis* второго возраста путем добавления 4×10^6 спор / гусеница к порции искусственной питательной среды. После питания на зараженной диете инфицированных гусениц обычно содержали при + 20-22 °C и 18:6 час (день-ночь) фотопериоде.

2.4. Методы статистического анализа результатов наблюдений и данных экспериментов

Статистический анализ полученных данных проводили на персональном компьютере с использованием электронных таблиц Excel, а также пакетов «Statgraphics Centurion», «Statistica» и «Past».

Полученные нуклеотидные последовательности (Freeland, 2005) редактировали в приложении Bioedit (Hall, 1999), а затем сравнивали с имеющимися в Генбанке с помощью встроенного BLAST-приложения на сервере NCBI (www.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi). Выравнивание последовательностей проводили с помощью алгоритма ClustalW (Thompson et al., 1994), дальнейший анализ их генетического полиморфизма осуществляли после импортирования в приложение DnaSP 5.1 (Librado, Rozas, 2009). В выровненных последовательностях (элайнментах) удаляли области, содержащие сайты инсерций/делеций (indelsites, или gaps).

Для количественной оценки степени генетической дифференциации между популяциями использовали показатели NST (Lynch, Crease, 1990) и FST (Hudson et al., 1992). Для подсчета и анализа генетической дифференциации популяций от расстояния и от времени использовали усредненные данные, которые рассчитывали по формуле $(1-FST)/2 \cdot FST$ (Nathan et al., 2003; Kim et al., 2013).

Филогенетические построения методами максимального подобия (МП) и байесовского заключения (БЗ) осуществляли с использованием пакетов приложений RAUP* (Swofford, 2003) и MrBayes (Ronquist, Huelsenbeck, 2003). Оптимальные параметры модели филогенетического построения для каждого набора молекулярных гаплотипов были подобраны с помощью соответствующих критериев (AIC для МП и BIC для БЗ) в приложении jModelTest (Posada, 2008).

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ КУКУРУЗНОГО МОТЫЛЬКА

Данная диссертационная работа является продолжением многолетних работ по изучению динамики численности кукурузного мотылька, которые непрерывно проводятся с 1994 г. сотрудниками ВИЗР на посевах кукурузы в пределах модельной территории — научного севооборота Кубанской опытной станции ВИР и близлежащих полях НПО «КОС-МАИС» (пос. Ботаника) под руководством проф. А.Н. Фролова и частичной поддержке грантами Российского Фонда Фундаментальных Исследований (Фролов, 1994 — 2016; Серапионов, Фролов, 2008; Конончук, 2013 и др.). Начиная с 2013 и по 2017 г. мы ежегодно осуществляли периодические учеты численности и смертности *O. nubilalis* на модельной территории (рисунок 3.1) согласно описанным выше методическим подходам; в результате каждый из учетных посевов кукурузы обследовался на предмет заселенности вредителем в среднем по 20 раз за сезон, с целью отслеживания динамики лёта имаго, откладки яиц, развития гусениц и куколок.

Как уже отмечалось, в период развития первого поколения кукурузного мотылька учитывали плотность и смертность 1) яиц на кукурузе (ОМ), 2) гусениц I возраста (L1), 3) гусениц III—V возрастов (L2), 4) куколок (P), 5) имаго (A) и 6) яйцекладущих самок (FO). По второму поколению учитывали плотность и смертность 1) яиц (ОМ), 2) гусениц I возраста (L1), 3) гусениц III-V возрастов (L2), 4) диапаузирующих гусениц перед уборкой (L3), 5) диапаузирующих гусениц после уборки (L4), 6) перезимовавших гусениц (L5), 7) куколок (P), 8) имаго (A) и 9) яйцекладущих самок (FO).



Рисунок 3.1. Расположение полей научного севооборота КОС ВИР (выделено желтым цветом) и НПО «КОС-МАИС» (выделено голубым цветом)

3.1. Распространение видов рода *Ostrinia*, обитающих на территории проведения учетов и наблюдений, и их диагностика

На модельной территории, в пределах которой проводились полевые работы, обитают оба вида стеблевых мотыльков — кукурузный *Ostrinia nubilalis* и его двойник *O. scapularis*, экологические ниши которых строго разделены по кормовым растениям: первый вид оккупирует посевы злаковых культур, а второй развивается на двудольных растениях, таких как дикая конопля, полынь обыкновенная, дурнишник зобовидный (Frolov et al., 2012; Конончук, 2013). Если сравнить размеры пищевых ресурсов, которые предоставляют этим двум видам р. *Ostrinia* их кормовые растения, то кукуруза в 2013-2017 гг. занимала площади в пределах от 200 до 300 га, сорго и просо — не более 2 и 1 га соответственно, а спорадически встречающиеся по обочинам дорог, вдоль лесополос, или в качестве сорняков в посевах подсолнечника и некоторых др. культур дикая конопля,

дурнишник и реже полынь обыкновенная оккупировали в общей сложности никак не более 100 м² территории. Основываясь на оценках площадей под кормовыми ресурсами, численность *O. scapulalis* в зоне проведения полевых работ вряд ли превышала 0.5% от таковой *O. nubilalis*.

Известно, что по морфологическим признакам диагностировать видовую принадлежность преимагинальных стадий или имаго женского пола стеблевого мотылька не удастся, определение распространенных в Краснодарском крае популяций возможно лишь по самцам при использовании выборок, состоящих не менее, чем из десятка особей, учитывая рецессивность генов, кодирующих особенности морфологии конечностей (Фролов, 1993; Frolov et al., 2007) (рис. 3.1.1). В случае отсутствия информации о кормовом растении видовая принадлежность гусениц может быть установлена либо с использованием трудоемких тест-кроссов по морфологии мужского потомства (Фролов, 1993), либо с помощью хотя и быстрого, но дорогостоящего и имеющего ряд недостатков (Алтухов, 2004) микросателлитного анализа (Frolov et al., 2012; Конончук, 2013).

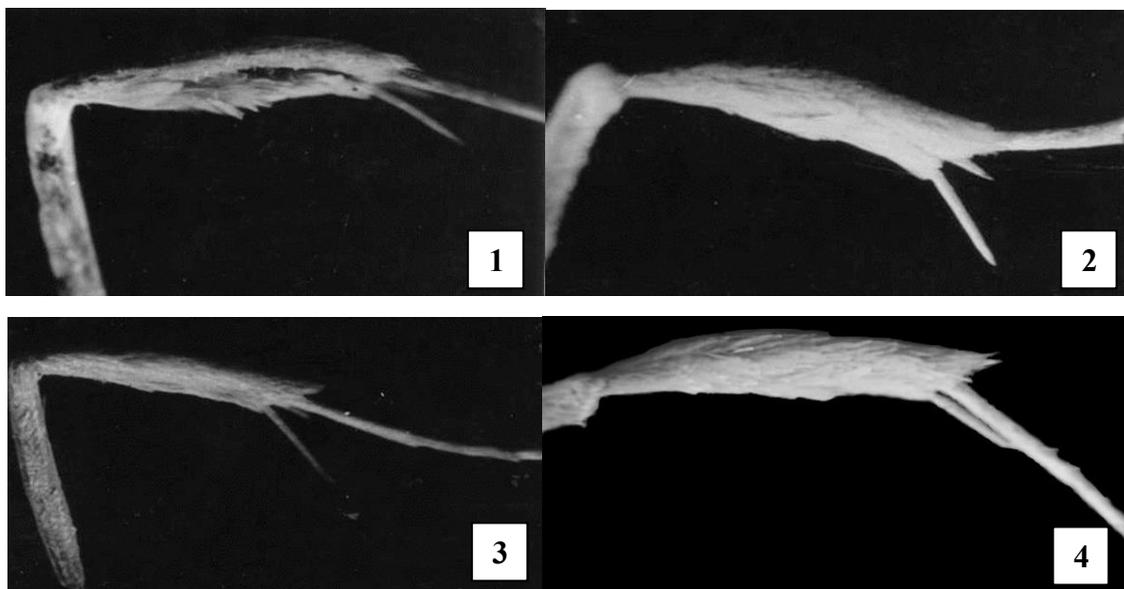


Рисунок 3.1.1. Морфология голени средних ног самцов из популяций *Ostrinia scapulalis* (1-3) и *O. nubilalis* (4), обитающих в Краснодарском крае (цит. по: Фролов, 1993; Frolov et al., 2007)

Несмотря на подавляющее численное преобладание *O. nubilalis* в зоне проведения полевых работ, как, очевидно, и на большей части территории

Европейской России (Фролов, 1993), важность совершенствования диагностики видовой принадлежности стеблевых мотыльков несомненна, поскольку в отдельных районах, в т.ч. в Краснодарском края и Адыгее, где либо возделывается в промышленных масштабах культурная конопля, либо отсутствуют товарные посевы кукурузы, численность *O. scapulalis* может быть сопоставима или даже превышать таковую *O. nubilalis* (Фролов, 1984; Конончук, 2013).

В настоящее время для идентификации видовой принадлежности животных наиболее часто применяется баркодинг (штрихкодирование), направленный на определение нуклеотидной последовательности митохондриального гена первой субъединицы цитохром С оксидазы (COI), состоящего примерно из 600 пар нуклеотидов (Ratnasingham, Hebert, 2007). Границы уровня дивергенции между представителями на уровне рода, трибы и подсемейства выявить намного сложнее из-за высокой изменчивости ДНК-последовательности гена COI. Однако даже приблизительные данные о границах молекулярной изменчивости таксонов (рода, трибы) внутри конкретной группы насекомых, такой, как стеблевые мотыльки, могли бы упростить определение систематического положения новых видов и видов со спорным таксономическим статусом.

Из 119 проанализированных образцов 78 было собрано с кукурузы и 41 – с полыни или конопли. Всего выявлено 18 различных молекулярных гаплотипов (вариантов комбинаций единичных нуклеотидных замен), при этом доминирующий вариант, условно обозначенный как «гаплотип А», встречался в 75 % случаев, второй по частоте встречаемости гаплотип – в 8.5 % случаев, остальные 16 гаплотипов встречались не чаще, чем у одной или двух особей, то есть с частотой 0.84-1.68 %. Различия между гаплотипами заключались в одиночных нуклеотидных заменах, от одной до трёх на участке протяжённостью ок. 650 н.о. При сравнении структуры двух подвыборок с двудольных и однодольных растений между собой обнаружилось, что в обоих «субпопуляциях» встречаются только два гаплотипа (А и В, соответственно), а остальные минорные варианты специфичны для *O. scapulalis* и *O. nubilalis*, то есть гаплотипы С-К

встречаются только среди насекомых с однодольных растений, а гаплотипы L-Q – только среди насекомых с двудольных растений. Минорные гаплотипы, встречающиеся только в пределах одной подвыборки, обозначены как «видоспецифичные»; суммарная частота их встречаемости составила 15-20 % (рисунки 3.1.2-3.1.3).

Рисунок 3.1.2. SNP пространство (выравненные относительно друг друга одиночные полиморфные нуклеотиды) 18 гаплотипов локуса первой субъединицы митохондриальной цитохромоксидазы (COI) гусениц *Ostrinia* spp., собранных с кукурузы (группа «Monocot», *O. nubilalis*), полыни и конопли (группа «Dicot», *O. scapulalis*). Гаплотипы A-B, встречающиеся у обоих видов, выделены прямоугольной рамкой.

Monocot A	T T C C C A C A T A A G T A T G A
Monocot BG.....G.....
Monocot CC.....C.....
Monocot DC.....G.....
Monocot E	..T.....
Monocot F	..T.....A.....
Monocot GG.....G.....C.....
Monocot HG.....
Monocot I	..A.....A.....
Monocot JT.....G.....
Monocot KT.....A.....
Dicot AG.....G.....
Dicot BG.....G.....
Dicot L	..T.....
Dicot MA.....
Dicot NG.....
Dicot O	..C.....
Dicot PC.....
Dicot R	C.....
Dicot QT.....

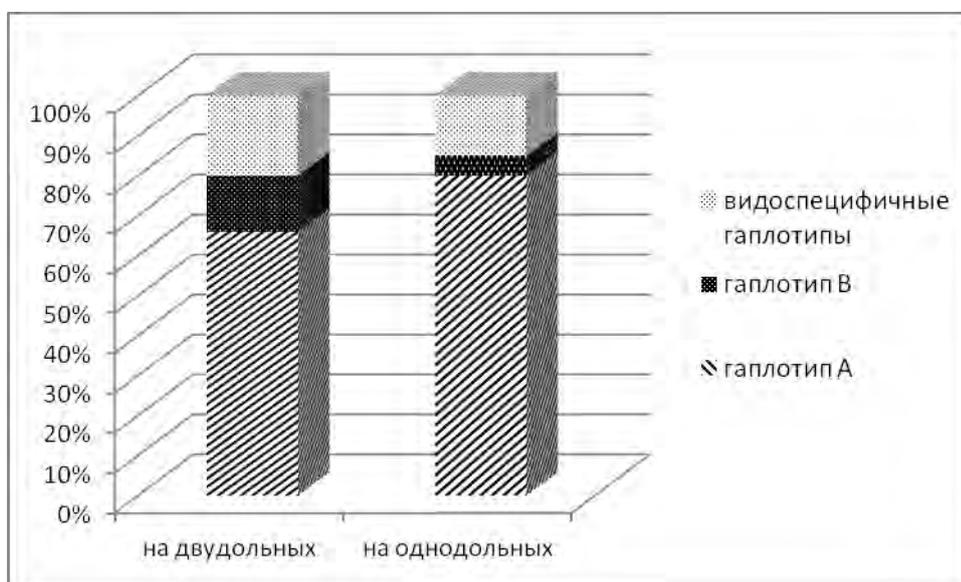


Рисунок 3.1.3. Частоты встречаемости мажорных (A, B) и минорных видоспецифичных гаплотипов COI у *Ostrinia nubilalis* и *O. scapulalis*

Локус COI обладает достаточной разрешающей способностью для идентификации таксонов Metazoa, в том числе Insecta, ранга вида, в том числе

криптических видов (Yang et al., 2012; Kirk et al., 2013; Zheng et al., 2013). Наличие в обоих подвыборках, соответствующих двум видам рода *Ostrinia*, двух одинаковых мажорных гаплотипов указывает на очень высокий уровень родства этих таксонов, что соответствует данным морфологического анализа и представлениям о недавней дивергенции *O. nubilalis* от *O. scapularis*, которая рассматривается как предковая форма (Frolov et al., 2012).

Установить точную видовую принадлежность одиночной особи стеблевого мотылька по локусу COI, таким образом, не представляется возможным. Наличие от 15 до 20 % видоспецифичных гаплотипов в выборках насекомых указывает на принципиальную возможность дифференцировать выборки насекомых по структуре минорных гаплотипов. Необходимы дальнейшие исследования, направленные на проверку возможности использовать данную характеристику как альтернативу системе генотипирования с помощью микросателлитных маркеров.

3.2. Зависимость динамики численности кукурузного мотылька от вариации погодных факторов

В литературе можно найти много данных о влиянии температуры, влажности и, особенно, капельной влаги на выживаемость бабочек кукурузного мотылька и их плодовитость, на сроки наступления и темпы прохождения кукурузным мотыльком отдельных стадий онтогенеза (Bottger et al., 1931; Ладыженская, 1937; Румянцев, 1939; Веck, 1967; Букзеева, Поляков, 1992).

В литературе широко распространено мнение, что динамика численности кукурузного мотылька детерминируется главным образом независимыми от плотности факторами (Поляков и др., 1985). Предполагается, что ведущие (т.е. ключевые) факторы динамики численности этого объекта действуют в критические периоды развития вредителя, каковыми считаются постдиапаузное развитие гусениц перезимовавшего поколения (эффект температурного фактора), спаривание и откладка яиц (эффект суммы осадков) и начало питания гусениц

первого возраста (эффект устойчивости кормового растения) (Фролов, 1997). На основе таблиц выживаемости, составленных за период наблюдений 1994-2017 гг., проведен корреляционный анализ связи смертности вредителя за поколение и индекса размножения первого поколения с температурой, влажностью и суммой осадков, выпавших перед началом массовой откладки яиц бабочками кукурузного мотылька перезимовавшего поколения. Ранее было установлено, что наиболее тесна связь характеризуемых показателей динамики численности кукурузного мотылька с количеством осадков за первую декаду июня (Серапионов, 2008).

Расчеты показали, что наиболее тесная связь смертности за поколение (К) и индекса размножения (I) обнаруживается с температурой за вторую декаду мая ($r = 0.531$ и $r = -0.480$ соответственно) и индекса размножения с суммой осадков во вторую декаду июня ($r = 0.686$). Можно предположить, что эта связь обусловлена с одной стороны негативным эффектом повышенных весенних температур на гусениц, которые перезимовывают, а затем окукливаются внутри растительных остатков, лежащих на поверхности почвы, а с другой — позитивным эффектом влаги, необходимой для окукливания перезимовавших гусениц, успешной реализации бабочками яйцевой продукции и успешного развития яиц (таблицы 3.2.1-3.2.2).

Таблица 3.2.1. Сумма осадков за третью декаду мая и первую декаду июня, индекс изменения плотности (I) и смертность за поколение (K) у кукурузного мотылька первых генераций в сезоне за 1994-2017 гг.

Год	Осадки, мм		Сумма осадков, мм	I	K
	3 декада мая	1 декада июня			
1994	4.3	2.5	6.8	0.56	2.59
1995	0.0	1.9	1.9	1.78	2.14
1996*	14.0	76.5	90.5	10.75	2.33
1997	13.7	9.8	23.5	1.75	2.11
1998	18.3	5.7	24.0	2.98	1.88
1999	31.6	1.6	33.2	4.65	1.69
2000	1.30	44.3	45.6	12.66	1.25
2001	57.3	19.0	76.3	2.23	2.01
2002	19.1	26.2	45.3	3.73	1.78
2003	13.6	0.0	13.6	0.39	2.82
2004	14.0	71.0	85.0	12.5	1.26

2005	2.0	0.0	2.0	0.78	2.46
2006	26.0	64.0	90.0	6.90	1.56
2007	12.0	4.0	16.0	0.66	2.52
2008	65.0	35.0	100.0	1.88	2.08
2009	22.0	15.0	37.0	9.46	1.38
2010	17.0	0.0	17.0	1.99	1.79
2011	13.0	6.0	19.0	1.06	1.78
2012	54.0	20.0	74.0	4.32	1.72
2013	1.0	33.0	34.0	1.77	2.10
2014	19.0	15.0	34.0	1.09	2.10
2015	74.0	3.0	77.0	7.92	1.45
2016	98.0	66.0	164.0	6.83	1.52
2017	18.0	47.0	65.0	4.86	2.27

*Жирным шрифтом выделены сезоны, выделяющиеся обильными осадками

Таблица 3.2.2. Коэффициенты корреляции общей смертности за поколение (К) и индекса размножения за поколение (I) первых генераций кукурузного мотылька в сезоне с вариацией погодных факторов (1994-2017 гг.)

Даты	К	I
Осадки, мм		
май 2 декада	0.084	-0.174
май 3 декада	-0.272	0.139
июнь 1 декада	-0.307	0.686*
июнь 2 декада	0.174	-0.151
июнь 3 декада	-0.321	0.067
Температура, °С		
май 2 декада	0.531	-0.480
май 3 декада	0.472	-0.391
июнь 1 декада	-0.259	-0.124
июнь 2 декада	-0.016	-0.337
июнь 3 декада	-0.228	0.097
Влажность воздуха, %		
май 2 декада	-0.407	0.477
май 3 декада	-0.385	0.222
июнь 1 декада	-0.464	0.431
июнь 2 декада	-0.323	0.127
июнь 3 декада	-0.422	0.199

*Статистически значимые значения ($p < 0.05$) выделены жирным шрифтом и подчеркнуты

Принципиально важно отметить, что выявленная зависимость смертности за поколение (К) и индекса размножения (I) от температуры и влаги в мае-июне, т.е. при завершении развития перезимовавшего и в начальный период развития первого поколения не обнаруживается в аналогичный период развития первого и второго поколений в сезоне, т.е. для метеорологических условий июля-августа

(таблица 3.2.3). Скорее всего это связано с тем, что эффект метеорологических факторов на динамику численность в июле-августе уже не реализуется из-за того, что внутри посевов кукурузы с их мощным стеблестоем создается специфический микроклимат, благоприятствующий размножению кукурузного мотылька (Showers et al., 2001). Кроме того, во время развития второго поколения численность вредителя попадает под пресс естественных факторов регуляции (Фролов, 2006), что может оказывать сглаживающее воздействие на эффект метеорологических факторов.

Таблица 3.2.3. Коэффициенты корреляции смертности за поколение (К) и индекса размножения за поколение (I) у кукурузного мотылька вторых генераций в сезоне с вариацией погодных

факторов		
Даты	К	I
Осадки, мм		
июль 2 декада	0.121	-0.107
июль 3 декада	-0.274	0.043
август 1 декада	0.235	0.078
август 2 декада	0.428	-0.248
Температура, °С		
июль 2 декада	0.217	-0.034
июль 3 декада	0.264	-0.203
август 1 декада	-0.017	-0.301
август 2 декада	-0.222	0.054
Влажность воздуха, %		
июль 2 декада	-0.109	0.112
июль 3 декада	-0.248	0.257
август 1 декада	0.023	0.232
август 2 декада	0.075	0.060

В отдельные годы (1996, 2000, 2004, 2006, 2015, 2016), когда за третью декаду мая выпадало достаточное количество осадков, показатели индекса изменения плотности были наивысшими, а значения К за поколение — наименьшими (рисунок 3.2.1). В эти годы отмечался резкий рост численности кукурузного мотылька, которая если и не достигала высокого уровня, то только лишь по причине небольшого перезимовавшего запаса насекомого.

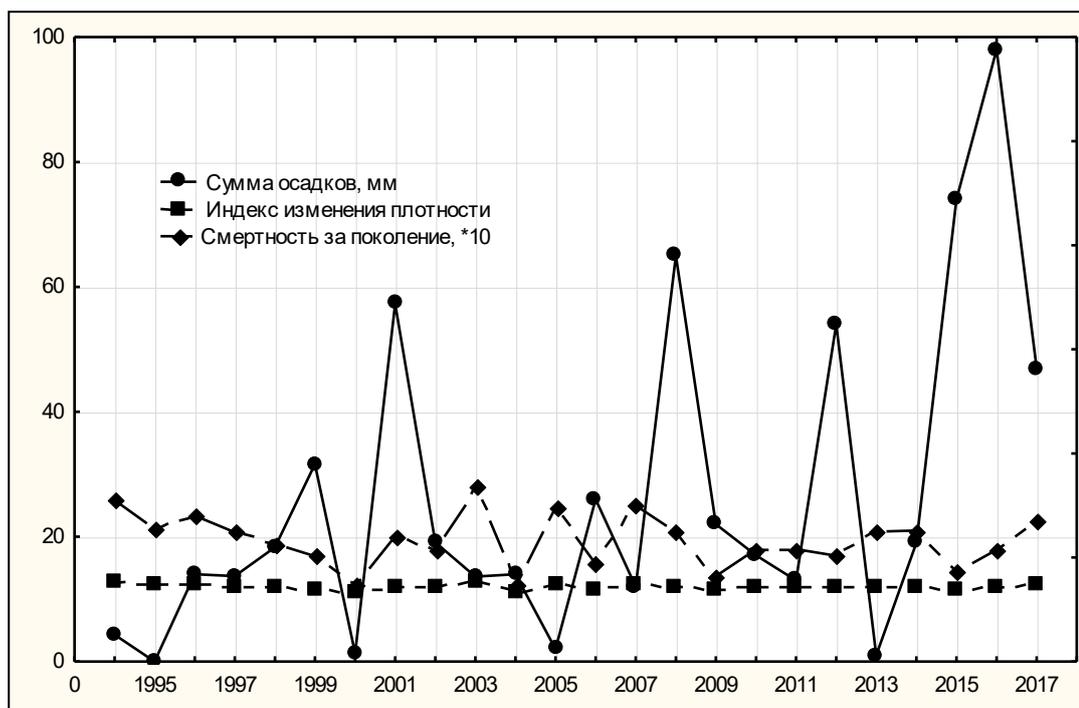


Рисунок 3.2.1. Сумма осадков за первую декаду июня, индекс изменения плотности и смертность кукурузного мотылька за поколение в 1994-2017 гг.

Во время низкой численности вредителя, т.е. в периоды депрессий 1994-1995, 2003-2004, 2011-2013 гг. выпадало немного осадков и наблюдался высокий уровень смертности. Исходя из этого, можно было бы сделать заключение о том, что дефицит осадков перед началом откладки яиц играл решающую роль в снижении численности кукурузного мотылька. Однако, в другие годы (1999, 2005, 2007, 2012) также наблюдался дефицит влаги, но какого-либо снижения плотности вредителя не отмечалось, либо оно было намного менее существенным, чем в 1994, 2003, 2005 и 2007 годы.

Таким образом, полученные материалы свидетельствуют, что хотя абиотические факторы (температура воздуха и сумма осадков в начальный период развития кукурузного мотылька первого поколения) и обнаруживают явную связь с колебаниями численности насекомого в сезоне, однако если выпадение большого количества осадков способствует росту численности кукурузного мотылька, то дефицит осадков далеко не всегда приводит к существенному снижению численности вредителя.

3.3. Сортвые особенности кукурузы и динамика численности кукурузного мотылька

Кукуруза — культура многоцелевого использования, отличающаяся высоким разнообразием по морфологическим, эколого-физиологическим и иным признакам, включая свойства устойчивости, оцениваемые с помощью тех или иных шкал (Фролов, 1993).

Несмотря на широкое использование в США генетически модифицированной кукурузы (Troyer, 2009), интерес к природной устойчивости и в этой стране не угас (Abel et al., 2000; Bohn et al., 2003 и др.). Для России селекционная работа с кукурузой, направленная на усиление ее природной устойчивости к кукурузному мотыльку, в связи с запретом на выращивание ГМО, еще более актуальна.

В период проведения исследований (2013-2017 гг.) на посевах численность кукурузного мотылька варьировала не только от поколения к поколению, из года в год, но и различалась на каждом из полей (таблица 3.3.1).

Таблица 3.3.1. Плотность особей первого поколения кукурузного мотылька по стадиям развития в 2013-2017 гг.

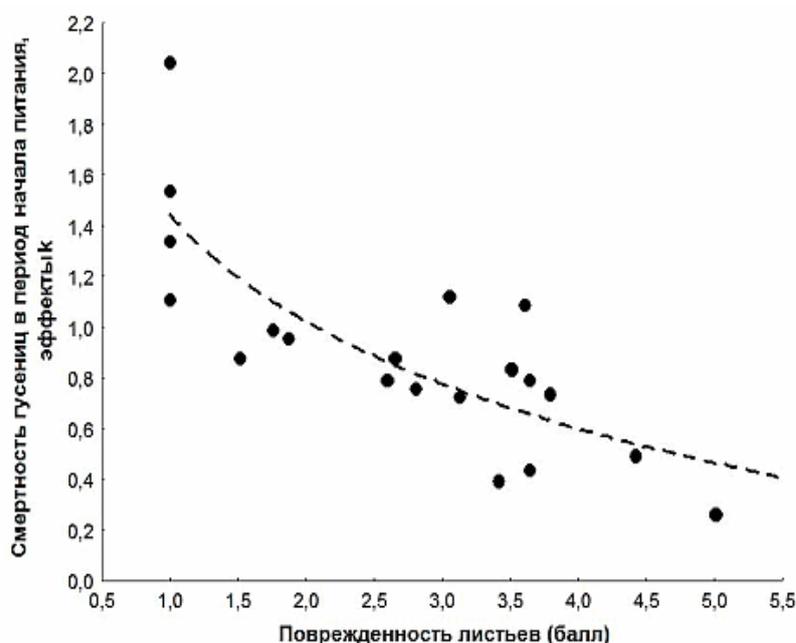
Гибрид	Плотность на посевах в расчете на 1000 м ²				
	ОМ	L1	L2	P	A
2013 год					
ЕС Сигма	4034.14	2172.23	1263.53	72.2	69.49
KWS Командос	1711.03	1267.43	224.79	64.23	20.84
2014 год					
Кубанский 170	5241.23	4150.23	3790	1740	1340
2015 год					
ДК 3511	13761.53	11636.36	4134.93	1426.5	350.88
Аполлон 350	14492.75	11486.85	6588.64	1861.42	340.6
2016 год					
Леденец	15995.23	11045.42	8377.79	1273.69	99.08
Кубанский 101	12645.39	9185.8	9303.71	2152.74	1563.3
Кубанский 250	29205.43	23125.3	18522.7	5948.73	211.77
2017 год					
KWS 6471	37423.85	33820	2727.5	613.22	164.88
KWS Керберос	21255.12	19800	3500.24	756.88	159.11
KWS Командос	30607.36	27460	7960.35	1844.19	498.34

Краснодарский 377	33071.48	26913.01	3384.67	996.55	482.76
-------------------	----------	----------	---------	--------	--------

*) OM — яйца, L1 — гусеницы 1-2 возрастов, L2 — гусеницы 3-5 возрастов, P — куколки, A — имаго

Критерием поврежденности листьев кукурузы гусеницами кукурузного мотылька широко пользуются при отборах кукурузы на устойчивость к первому поколению вредителя в зоне развития двух генераций (Фролов, 2008). Полученные результаты подтверждают, что степень поврежденности листьев высоко достоверно характеризует различия между генотипами по плотности гусениц: анализ многолетних данных обнаружил высоко достоверную ($R = -0.78$, $p = 0.00005$) связь между поврежденностью листьев растений и смертностью гусениц первого поколения, измеренной в логарифмической шкале значений $k = \log N_1 - \log N_2$ (N_1 и N_2 — оценки плотностей отродившихся из яиц и питающихся на растениях гусениц 3-5 возрастов соответственно) (рисунок 3.3.1).

Хотя численность кукурузного мотылька варьирует в широком диапазоне, данные наблюдений свидетельствуют о том, что плотность насекомых первого поколения, достигавшую пороговой величины — одной взрослой гусеницы на 1



растение (Фролов, 2006), отмечали на протяжении примерно 11 лет из 20 по крайней мере на 50% учетных образцов кукурузы (Гаркушка и др., 2014).

Рисунок 3.3.1. Смертность гусениц первого поколения в начальный период их питания на растении и степень поврежденности листьев кукурузы

Важно подчеркнуть, что в годы вспышек поврежденность растений вредителем оказывает определяющее воздействие на вариацию урожайности зерна гибридов в испытаниях (рисунок 3.3.2) (Гаркушка и др., 2014).

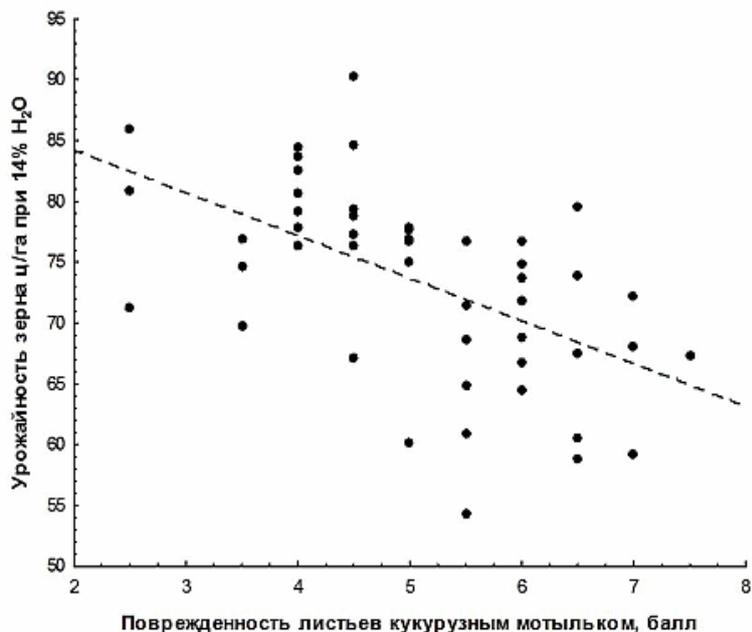


Рисунок 3.3.2. Урожай зерна гибридов кукурузы в испытаниях и их связь с поврежденностью растений кукурузным мотыльком первого поколения

3.4. Энтомофаги (паразиты и хищники) кукурузного мотылька в посевах кукурузы

До сих пор высказывается мнение, что зависимые от плотности факторы не играют существенной роли в динамике численности как кукурузного мотылька *O. nubilalis* (Brindley et al., 1975; Chiang, Hodson, 1972; Andreadis, 1982; Cordero et al., 1998), так и его обитающего на кукурузе в Восточной Азии *O. furnacalis* (Потемкина, Ластушкина, 2006). Такая точка зрения в основном базируется на материалах, полученных в США, где *O. nubilalis*, в отличие от Европы, не является аборигенным видом (Brindley, Dicke, 1963). Основанные на этом утверждении методы прогноза численности вредителя слабо используют информацию о деятельности его естественных врагов (Дружелюбова и др., 1969; Фролов, Букзеева, 1997). В то же отечественными энтомологами уже с давних пор накапливаются данные, свидетельствующие о существенной роли энтомофагов в

динамике численности кукурузного мотылька (Щеголев, 1934; Хомякова, 1962; Кузнецова, 1968).

За период проведения исследований был выявлен широкий круг паразитов и хищников, вызывающих гибель особей кукурузного мотылька на различных фазах его развития, в т.ч. *Habrobracon hebetor*, *Trichogramma evanescens*, *Lydella thompsoni*, *Eriborus terebrans* (рисунки 3.4.1-3.4.3).



Рисунок 3.4.1. Яйца кукурузного мотылька, зараженные трихограммой



Рисунок 3.4.2. Паразит кукурузного мотылька *Habrobracon hebetor* Say



Среди хищников, уничтожавших вредителя, были отмечены такие виды насекомых, как жук-блестянка *Glischrochilus grandis* Tournier, божья коровка *Coccinella septempunctata* L. и муравьи.



Рисунок 3.4.3. Паразиты *Lydella thompsoni* Hert. (слева) и взрослая особь и *Eriborus terebrans* Grav. (справа)



Рисунок 3.4.4. Жук блестянка *Glischrochilus grandis* Tournier (слева) и божья коровка *Coccinella septempunctata* Linnaeus (справа)



Рисунок 3.4.5. Особи черноголовой трясогузки *Motacilla feldegg* Michahelles, поймавшие имаго кукурузного мотылька

Гусеницами старших возрастов и имаго, особенно в условиях высокой их плотности, питались мыши и птицы, например, черноголовая трясогузка. На рисунке 3.4.5 запечатлены случаи поимки птицами имаго кукурузного мотылька — самок (2 фото слева) и самца (фото справа).

Важно отметить, что смертность кукурузного мотылька от энтомофагов существенно варьировала в зависимости от гибрида кукурузы (рисунок 3.4.6).

В период проведения исследований отмечалось различное по годам заражение яиц кукурузного мотылька трихограммой. Как видно из таблицы 3.4.1, в годы низкой численности зараженность трихограммой была невысока. С 2015 г. наблюдается вместе с ростом численности вредителя рост и энтомофага. В 2017 г. плотность яиц кукурузного мотылька первого поколения, зараженных трихограммой, составила 0.59 шт/м², второго — 48.69 шт/м² (таблица 3.4.1).

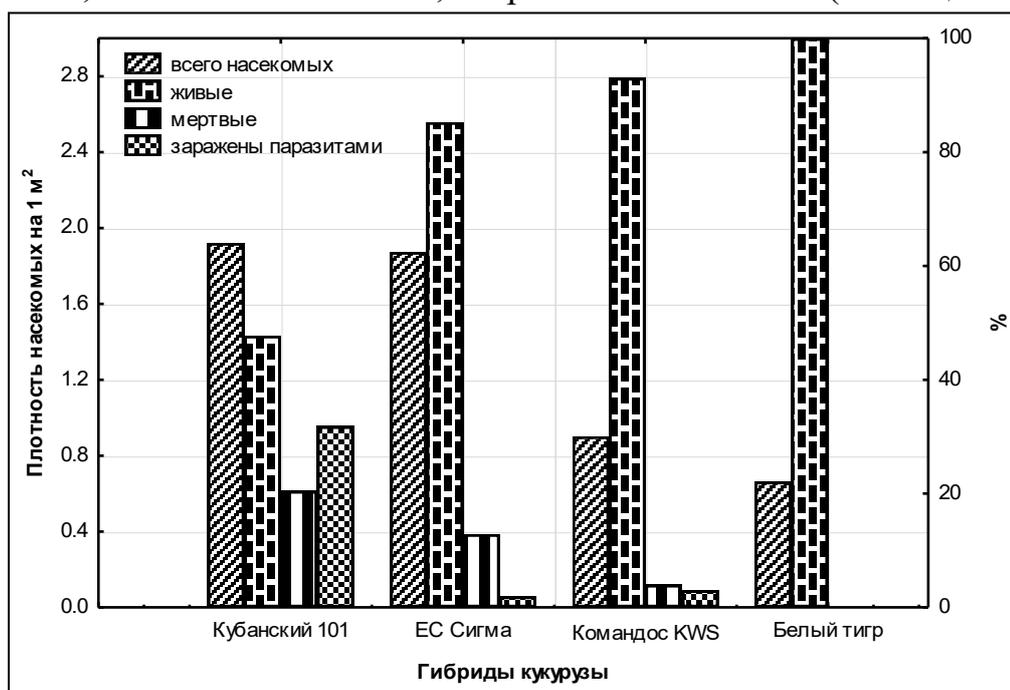
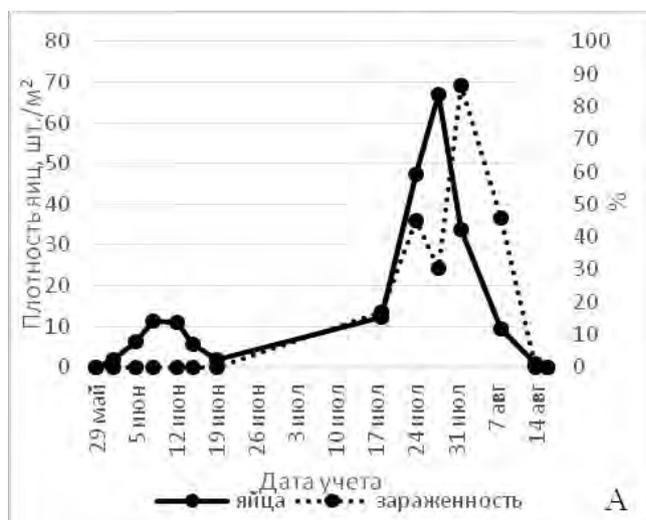


Рисунок 3.4.6. Плотность и смертность гусениц кукурузного мотылька первого поколения на различных гибридах кукурузы: Кубанский 101 (поле № 1 севооборота НПО «КОС-МАИС»), ЕС Сигма (поле № 8 севооборота КОС ВИР), KWS Командос (поле № 12 КОС ВИР) и Белый Тигр (поле № 1 КОС ВИР)

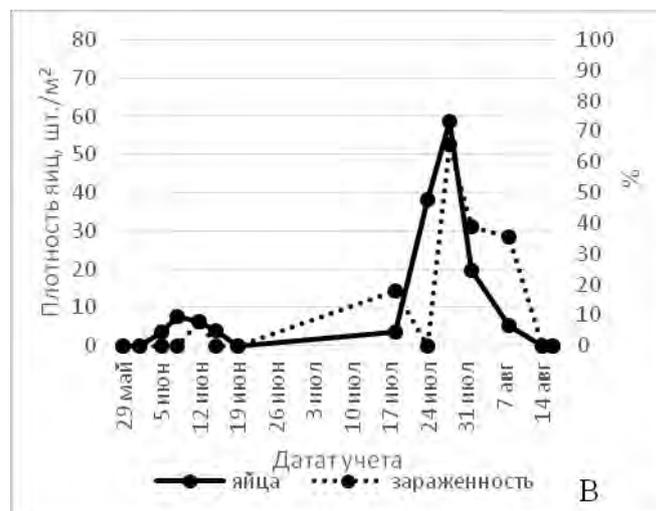
Таблица 3.4.1. Плотность яиц кукурузного мотылька и процент их заражения *Trichogramma evanescens* в 2013-2017 гг.

Поколение	Плотность яиц за поколение, шт/м ²	Заражено трихограммой, %
-----------	---	--------------------------

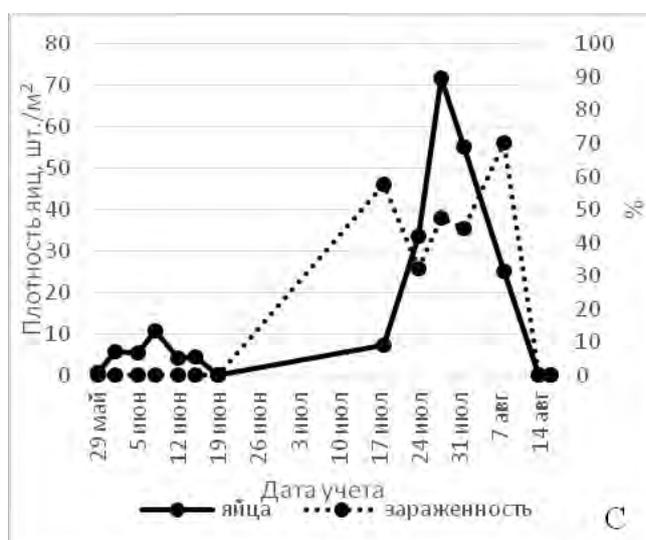
Год	1 поколение	2 поколение	1 поколение	2 поколение
2013	2.87	5.09	10.3	52.30
2014	5.24	9.42	0	4.27
2015	14.13	111.84	0	34.32
2016	19.06	130.11	0	43.32
2017	30.59	148.64	1.94	32.76



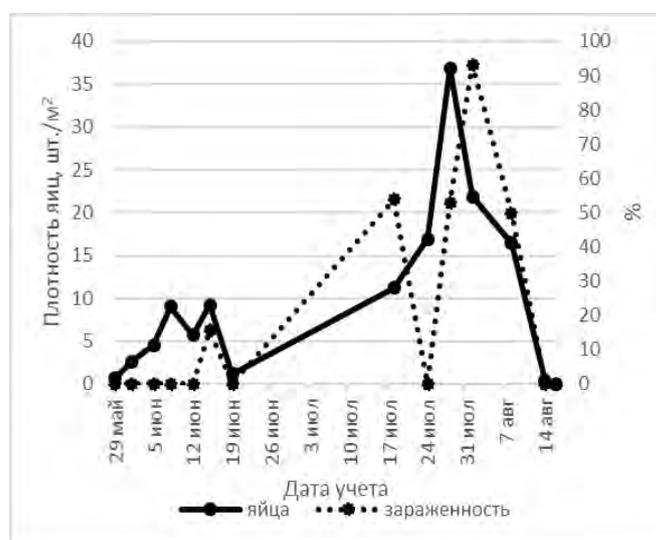
KWS 6471



KWS Керберос



KWS Командос



Материнская форма гибрида
Краснодарский 377

Рисунок 3.4.7. Динамика откладки яиц кукурузного мотылька и их зараженности природной популяцией трихограммы на товарных (А-С) и семеноводческом (D) посевах кукурузы (КОС ВИР, 2017 г.)

В 2017 г. при проведении учетов численности фитофага на разных гибридах кукурузы зараженность трихограммой порой превышала 90% (рисунок 3.4.7).

Численность хищника жук-блестянки *G. grandis* значительно варьировала из года в год (рисунок 3.4.8). Наиболее часто жуки обнаруживались в местах питания гусениц старших возрастов и окукливания на посевах раннеспелой кукурузы (например, гибриды Кубанский 102, Кубанский 170) (рисунок 3.4.6).

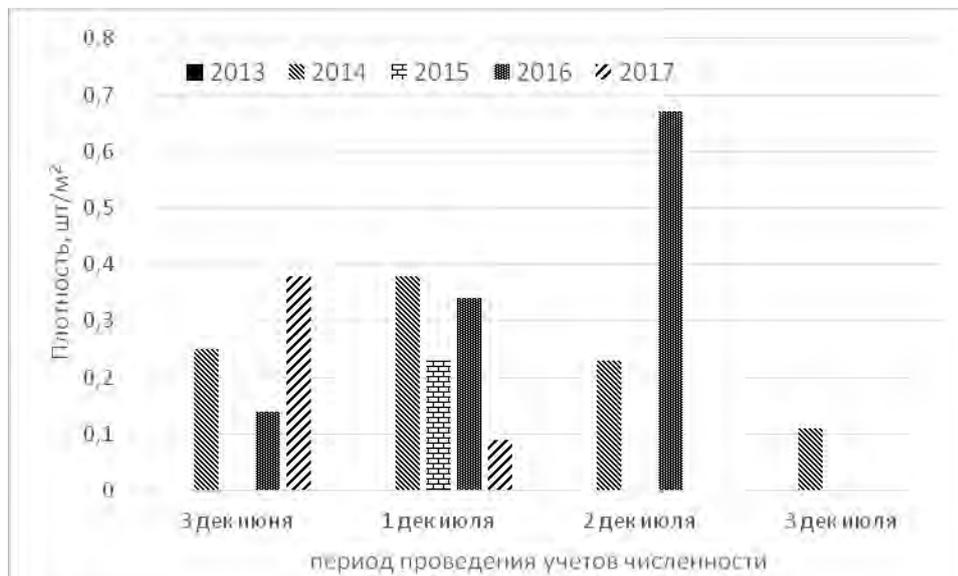


Рисунок 3.4.8. Вариация плотности *Glischrochilus grandis* на посевах кукурузы в 2013-2017 гг.

Если влияние энтомофагов на численность кукурузного мотылька с той или иной степенью точности можно выявлять визуально во время проведения полевых учётов, причем смертность от паразитоидов, как правило, оценивается гораздо точнее, нежели хищников, то роль патогенных микроорганизмов в динамике численности насекомого может быть оценена лишь при проведении анализа трупов в лаборатории и специальным образом организованных полевых экспериментов. Кроме того, в ряде случаев нам пришлось решать проблемы, связанные с недостаточной разработанностью методов диагностики.

Известно, что в рамках триотрофа (системы «растение-хозяин — фитофаг — энтомофаг») кормовое растение является важнейшим элементом, определяющим динамику популяций как фитофага, так и его энтомофагов (Гостюхина, 1995). Однако роль растения во взаимоотношениях биотрофов в системе «растение-хозяин — фитофаг — энтомопатоген» изучена гораздо слабее.

3.5. Энтмопатогенные микроорганизмы

3.5.1. Энтмопатогенные грибы

Энтмопатогенные грибы, и прежде всего *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin, является широко распространенным важным компонентом агроэкосистемы кукурузного поля, который обнаруживается в почве, в живых растениях кукурузы и послеуборочных растительных остатках. Смертность гусениц от поражения грибом может достигать 85%, в связи с чем энтмопатогенные грибы рассматриваются как один из важнейших элементов экологически безопасной интегрированной системы защиты кукурузы от вредителя (Feng, 1985; Bing, Lewis, 1991; Ownley et al., 2008; Трепашко, Надточаева, 2012; Леднев и др., 2013).

В 2013 г. на посевах кукурузы наблюдалась значительная пораженность гусениц кукурузного мотылька грибной инфекцией, варьирующая в пределах от 4.92 до 34 % от общего числа погибших гусениц с признаками микоза (гибрид ЕС Сигма) и достигавшая в отдельных пробах 24-34 %. Средний уровень развития в этих вариантах составил 11.33 % (KWS Командос) и 14.63 % (ЕС Сигма) погибших гусениц с признаками микоза от общего количества гусениц в отдельных пробах (таблица 3.5.1.1).

Таблица 3.5.1.1. Культуры грибов рода *Beauveria*, изолированные в чистую культуру

Гибрид, № пробы	Число собранных гусениц	Число погибших с признаками микоза	Погибшие гусеницы с признакам и микоза от общего числа гусениц, %	Погибшие гусеницы с признаками микоза от числа мертвых, %	Выделенные штаммы
KWS Командос, 3	50	12	24.0	32.4	BOs 31 - 13
ЕС Сигма, № 4	61	3	4.9	25.0	BOs 30 - 13
					BOs 32 - 13
					BOs 33 - 13
ЕС Сигма, № 6	50	17	34.0	80.9	BOs 3 - 13
					BOs 5 - 13
					BOs 12 - 13
					BOs 13 - 13

					BOs 14 - 13
					BOs 15 - 13
					BOs 16 - 13
					BOs 17 - 13

С целью идентификации грибных штаммов, выделенных из кукурузного мотылька в 2013 г., проведена попытка оценки генотипического их полиморфизма. Анализ сиквенсов межгенного локуса *Bloc* у 12 изолятов выявил их принадлежность одному из гаплотипов *B. bassiana* sensu scripto. Для оценки генетического расстояния между изолятами использовано два подхода: микросателлитный анализ методом ISSR с маркером 889 (Estrada et al., 2007) и SNP-анализ гена, кодирующего секретлируемую липазу (*Slip*), для которого показан высокий уровень полиморфизма в отношении изолятов *B. bassiana* различного происхождения (Успанов и др., 2015). Для сравнения были привлечены изоляты того же гаплотипа *Bloc* из коллекции ВИЗР, имеющие различное происхождение, а также изоляты *B. pseudobassiana* (см. таблицу 2.2.1.2).

Все изоляты *B. bassiana*, имеющие то или иное происхождение, обнаружили различия в профилях ISSR. При этом профили изолятов из одного источника не различались между собой как для группы *VcaN(m)-09*, так и для группы *BosN-13* (рисунок 3.5.1.1).

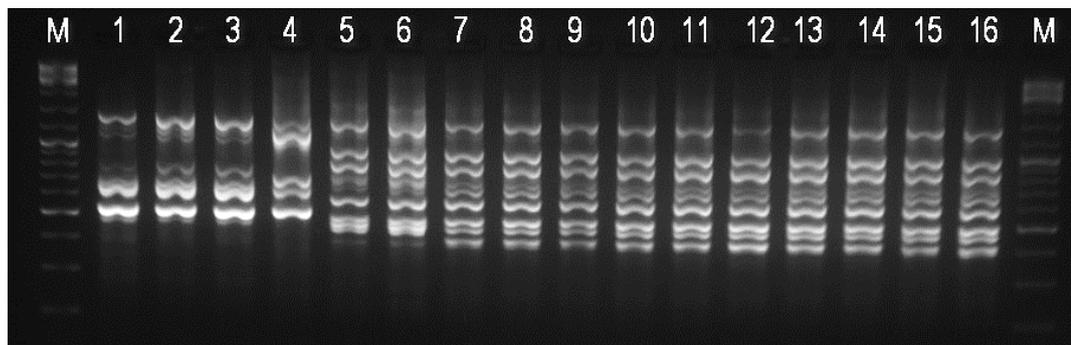


Рисунок 3.5.1.1. Электрофореграмма продуктов амплификации геномной ДНК штаммов с ISSR-маркером 898. М — маркер молекулярного веса Gene ruler 1000 из ThermoScientific; 1-16 — профили, полученные с геномной ДНК изолятов *Vca2(m)-09* (1), *Vca3(m)-09* (2), *Vca5(m)-09* (3), *VBK* (4), *VBL* (5), *VBKJ* (6), *BOS-1-13* (7), *BOS2-13* (8), *BOS8-13* (9), *BOS12-13* (10), *BOS15-13* (11), *BOS17-13* (12), *BOS20-13* (13), *BOS22-13* (14), *BOS30-13* (15), *BOS31-13* (16)

Аналогично, сиквенс фрагмента гена *Slip* оказался весьма гетерогенным, в частности, последовательности изолятов *BosN-13* содержали уникальные точечные мутации и вставку из 9 нуклеотидов в сравнении с изолятами другого географического происхождения (рисунок 3.5.1.2). В то же время, между собой сиквенсы изолятов из кукурузного мотылька в пос. Ботаника не различались.

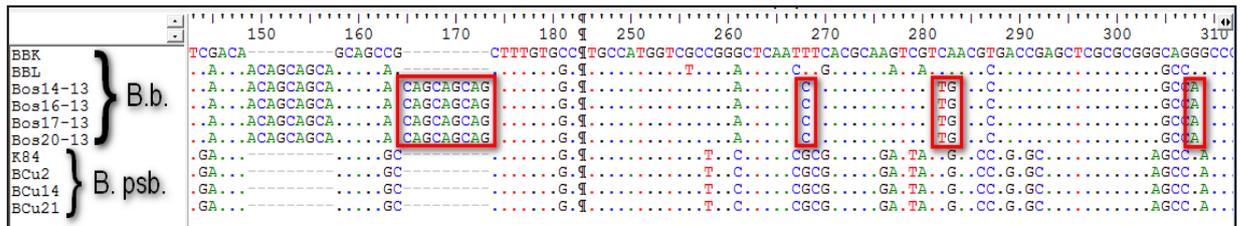


Рисунок 3.5.1.2. Участки пространства сиквенсов фрагмента гена секретируемой липазы *Slip*, полученных для штаммов *B. bassiana* (B.b.) и *B. pseudobassiana* (B. psb.). Прямоугольное выделение — позиции, позволяющие дифференцировать группу штаммов *BosN-13*

Таким образом, исследованные изоляты гриба *B. bassiana*, паразитирующего в кукурузном мотыльке в пределах модельного севооборота КОС ВИР, обладают гомогенной структурой, имея, по-видимому, общее происхождение.

Известно, что использование одних лишь таблиц выживаемости не позволяет разобраться в закономерностях динамики численности насекомых, поскольку эта методология не учитывает взаимодействия эффектов факторов, вызывающих гибель объекта наблюдений. В этой связи важное значение приобретают модельные эксперименты (Sharov, 1995). К тому же в отличие от эффектов кормового растения на смертность от паразитоидов (Franklin, Holdaway, 1966; Гостюхина, 1995; Phoofolo et al., 2001; Mureşanu et al., 2013, и др.), взаимодействия энтомопатогена и растения-хозяина изучены недостаточно (Bing, Lewis, 1993; Wagner, Lewis, 2000; Lewis et al., 2002; Rahman, 2010).

В 2014-2015 гг. оценивалась смертность кукурузного мотылька в зависимости от генотипа растения-хозяина и присутствия в них энтомопатогенных грибов. Растения трех коммерческих гибридов кукурузы в 2014 г. и двух в 2015 г. сначала искусственно заселяли кукурузным мотыльком, а

затем заселенные растения заражали грибом *B. bassiana* Bals. (штамм ББК-1 из коллекции ВИЗР).

В 2014 г. оценка поврежденности листьев гибридов показала, что на гибриде Кубанский 170 СВ средние значения поврежденности листьев растений по вариантам составили: заселение 5.6 балла, заселение+инъекция – 5 баллов, заселение+опрыскивание – 3.6 балла, контроль – 3.2 балла (таблицы 3.5.1.2, 3.5.1.3).

Таблица 3.5.1.2. Результаты дисперсионного анализа поврежденности растений гибрида Кубанский 170 СВ

Источник	Сумма квадратов	Степени свободы	Средний квадрат	F	P
Между группами	19.35	3	6.45	4.10	0.0246
Внутри групп	25.20	16	1.58		
Общее	44.55	19			

Таблица 3.5.1.3. Множественные сравнения поврежденности растений гибрида Кубанский 170 СВ (Method: 95,0 % HCP)

Вариант	Среднее	Значимость различий при p<0.05
Контроль	3.2	a
Заселение+опрыскивание	3.6	ab
Заселение+инъекция	5.0	bc
Заселение	5.6	c

Через 40 после заселения растений кукурузы кукурузным мотыльком растения были вскрыты и посчитывалось количество гусениц. На гибриде Кубанский 170 количество гусениц в среднем по вариантам было таково: заселение 2 гусеницы, заселение+инъекция – 2 гусеницы, заселение+опрыскивание – 1.96 гусениц, контроль – 0.52 гусениц (таблицы 3.5.1.4, 3.5.1.5).

Таблица 3.5.1.4. Результаты дисперсионного анализа учетных факторов на гибриде Кубанский 170 СВ

Источник	Сумма квадратов	Степени свободы	Средний квадрат	F	P
Между группами	7.126	3	2.375	4.83	0.0140
Внутри групп	7.872	16	0.492		
Общее	14.998	19			

Таблица 3.5.1.5. Множественные сравнения эффектов на гибриде Кубанский 170 СВ
(Method: 95,0 % НСР)

Вариант	Среднее	Значимость различий при p<0.05
Контроль	0.52	a
Заселение	1.56	b
Заселение+опрыскивание	1.96	b
Заселение+инъекция	2.00	b

Получается, что на выживаемость гусениц вредителя на гибриде Кубанский 170 СВ обработка растений кукурузы энтомопатогенными грибами *B. bassiana* не оказала существенного влияния (рисунок 3.5.1.3).

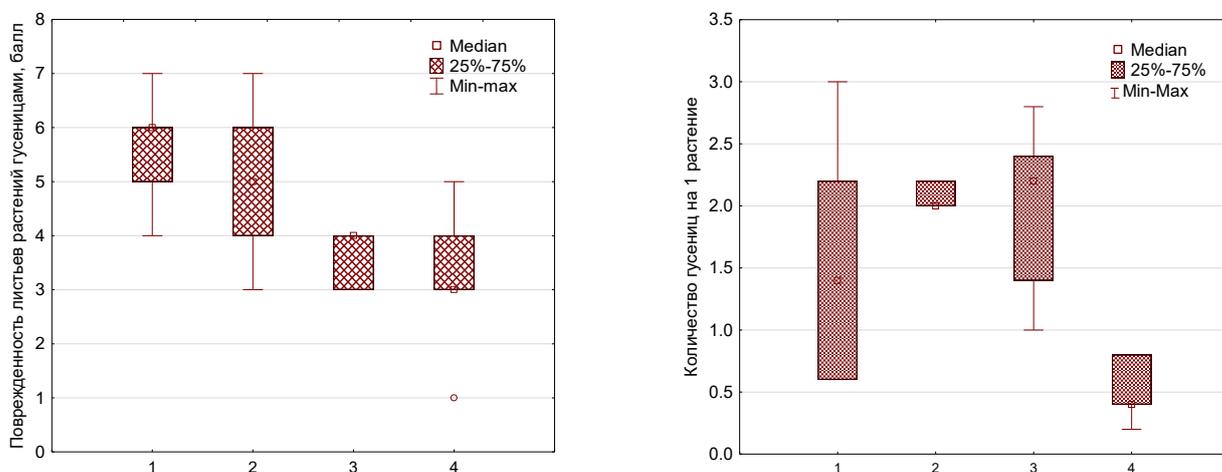


Рисунок 3.5.1.3. Поврежденность растений по вариантам (слева) и выживаемость гусениц *O. nubilalis* (справа) в опытах с искусственным заселением гибрида кукурузы Кубанский 170 СВ кукурузным мотыльком и заражением растений *B. bassiana* в 2014 г.

*) 1. Заселение кукурузным мотыльком; 2. Заселение мотыльком + инъекция конидий гриба шприцом в междоузлие; 3. Заселение мотыльком + опрыскивание листьев конидиями; 4. Контроль.

На гибриде Кубанский 280 средние значения поврежденности листьев растений по вариантам составили: заселение 5.4 балла, заселение+инъекция – 3.6 баллов, заселение+опрыскивание – 3.6 балла, контроль – 1.6 балла (таблицы 3.5.1.6, 3.5.1.7).

Таблица 3.5.1.6. Результаты дисперсионного анализа поврежденности растений гибрида Кубанский 280 СВ

Источник	Сумма квадратов	Степени свободы	Средний квадрат	F	P
Между группами	36.15	3	12.05	7.19	0.0028
Внутри групп	26.80	16	1.68		

Общее	62.95	19			
-------	-------	----	--	--	--

Таблица 3.5.1.7. Множественные сравнения поврежденности растений гибрида Кубанский 280 СВ (Method: 95,0 % НСР)

Вариант	Среднее	Значимость различий при $p < 0.05$
Контроль	1.6	a
Заселение+опрыскивание	3.6	b
Заселение+инъекция	3.6	b
Заселение	5.4	c

На гибриде Кубанский 280 количество гусениц в среднем по вариантам было таково: заселение 2.04 гусеницы, заселение+инъекция – 1.08 гусениц, заселение+опрыскивание – 1.32 гусениц, контроль – 0.2 гусениц (таблицы 3.5.1.8, 3.5.1.9).

Таблица 3.5.1.8. Результаты дисперсионного анализа учетных факторов на гибриде Кубанский 280 СВ

Источник	Сумма квадратов	Степени свободы	Средний квадрат	F	P
Между группами	8.64	3	2.88	8.04	0.0017
Внутри групп	5.73	16	0.36		
Общее	14.37	19			

Таблица 3.5.1.9. Множественные сравнения эффектов на гибриде Кубанский 280 СВ) (Method: 95,0 % НСР)

Вариант	Среднее	Значимость различий при $p < 0.05$
Контроль	0.20	a
Заселение+инъекция	1.08	b
Заселение+опрыскивание	1.32	bc
Заселение	2.04	c

На гибриде Кубанский 280 СВ искусственное внесение энтомопатогенных грибов снизило численность вредителя (рисунок 3.5.1.4)

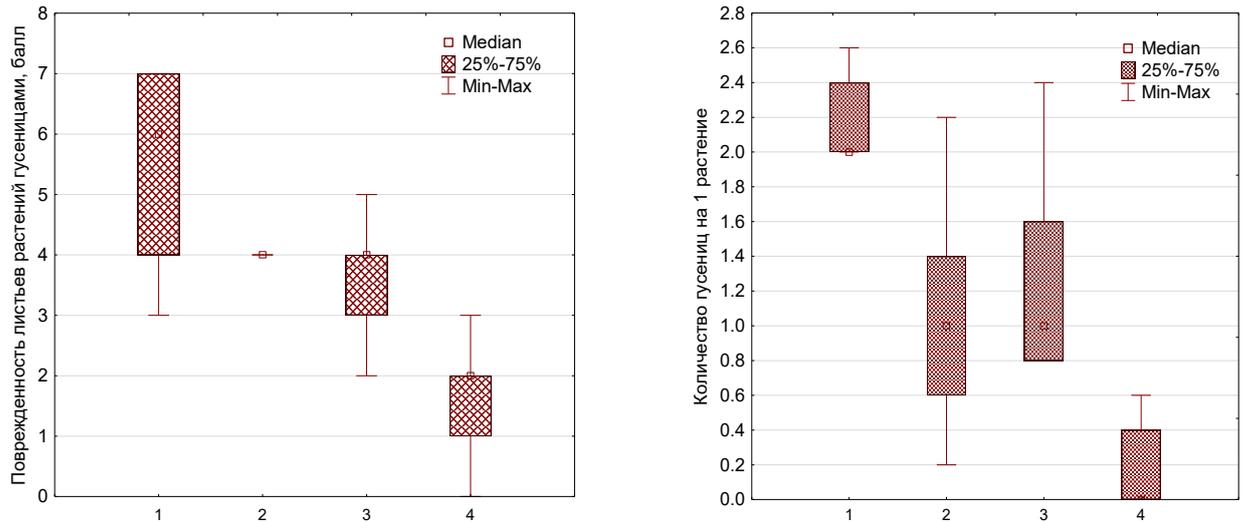


Рисунок 3.5.1.4. Поврежденность растений по вариантам (слева) и выживаемость гусениц *O. nubilalis* (справа) в опытах с искусственным заселением гибрида кукурузы Кубанский 280 СВ кукурузным мотыльком и заражением растений *B. bassiana* в 2014 г.

*) 1. Заселение кукурузным мотыльком; 2. Заселение мотыльком + инъекция конидий гриба шприцом в междоузлие; 3. Заселение мотыльком + опрыскивание листьев конидиями; 4. Контроль.

Полученные в 2014 г. результаты свидетельствуют, что на ранних этапах развития на растениях всех генотипов наблюдалось снижение повреждаемости растений по сравнению с вариантом заселения мотыльком без внесения гриба. Однако, на поздних этапах проведения опыта лишь на гибриде Кубанский 280 при обоих вариантах инфицирования растений энтомопатогенным грибом отмечался эффект снижения численности насекомого (рисунки 3.5.1.3-3.5.1.4). Таким образом, вполне вероятно, что смертность фитофага от гриба в определенной степени зависит от кормового растения, как центрального элемента системы триотрофа.

Опыт с искусственным заселением кукурузным мотыльком *O. nubilalis* и заражением кукурузы энтомопатогенными грибами *B. bassiana* показал, что выживаемость фитофага на различных гибридах варьирует вне зависимости от способа внесения гриба. Сортовой фактор является определяющим в проявлении смертности фитофага при обработке растений энтомопатогенными грибами.

Полученные результаты в 2015 г. свидетельствуют, что искусственное внесение энтомопатогенного гриба может серьезно снизить численность вредителя на кукурузе, однако при этом сортовые особенности кормового растения оказывают существенное воздействие на эффективность энтомопатогена (таблица 3.5.1.10, рисунок 3.5.1.5).

Таблица 3.5.1.10. Показатели выживаемости гусениц кукурузного мотылька и повреждаемости ими кукурузы в опытах с искусственным заселением растений вредителем и заражением грибом *Beauveria bassiana*

Вариант	Обский 140		Кубанский 141		Кубанский 330	
	поврежденность листьев, балл	число гусеницы, шт./растение	поврежденность листьев, балл	число гусеницы, шт./растение	поврежденность листьев, балл	число гусеницы, шт./растение
Контроль *	4.8	2.0	4.2	1.9	3.8	1.5
Инъекция до Заселения	2.8	1.6	3.6	1.0	3.2	2.3
Опрыскивание до Заселения	2.4	2.6	4.0	0.6	2.8	3.3
Заселение	5.2	4.0	6.4	3.5	6.0	3.4
Заселение +Инъекция	5.0	1.6	3.6	2.2	4.2	2.1
Заселение +Опрыскивание	4.8	1.8	3.2	1.8	2.6	1.0
Инъекция после Заселения	3.2	1.4	2.8	2.4	4.0	1.28
Опрыскивание после Заселения	3.0	1.2	3.4	2.6	3.4	1.12

*см. описание вариантов в п.п. 2.2.3.

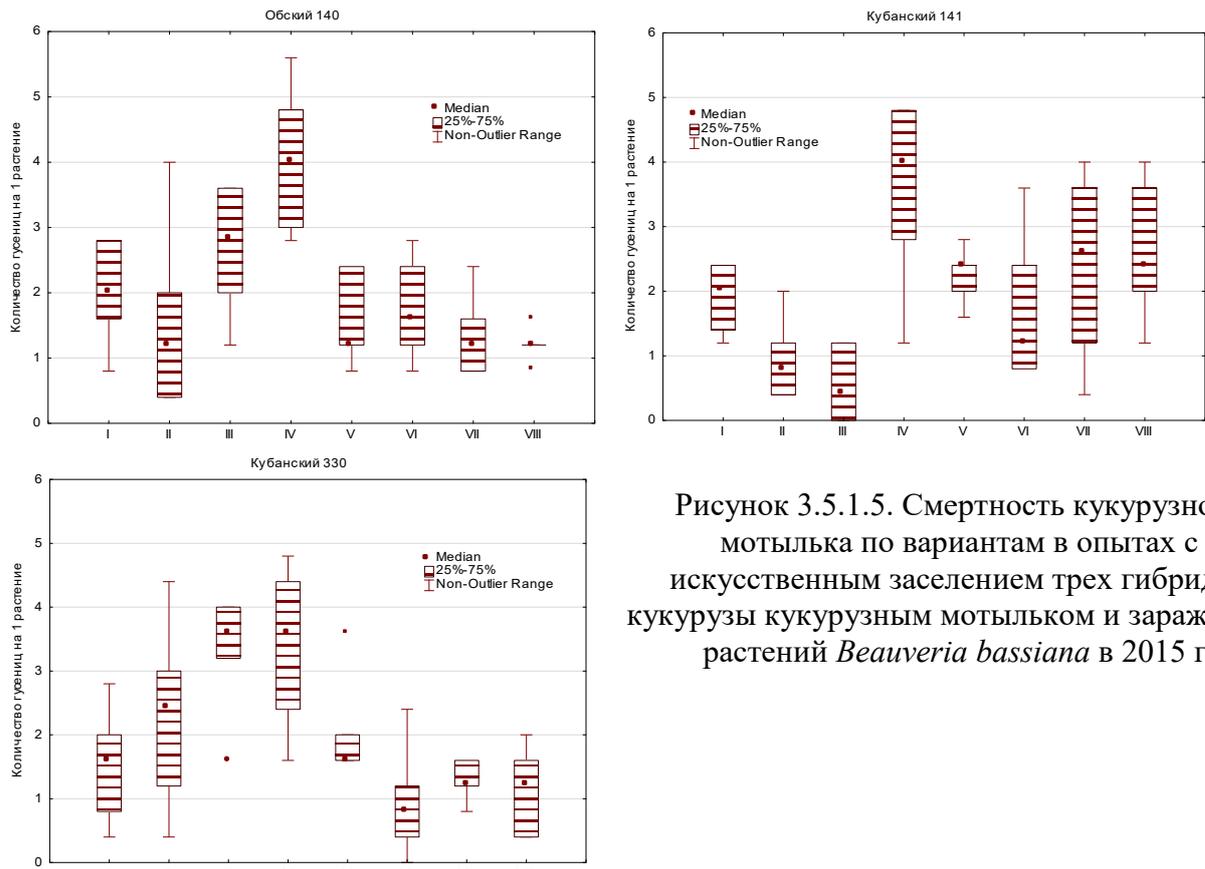


Рисунок 3.5.1.5. Смертность кукурузного мотылька по вариантам в опытах с искусственным заселением трех гибридов кукурузы кукурузным мотыльком и заражением растений *Beauveria bassiana* в 2015 г.

*) I. Контроль, II. Инъекция конидий гриба шприцом в междоузлие до заселения мотыльком, III. Опрыскивание листьев конидиями до заселения, IV. Заселение мотыльком, V. Заселение мотыльком + инъекция конидий гриба шприцом в междоузлие, VI. Заселение мотыльком + опрыскивание листьев конидиями, VII. Инъекция конидий гриба шприцом в междоузлие без заселения мотыльком, VIII. Опрыскивание листьев конидиями без заселения мотыльком.

3.5.2. Микроспоридии

Известно, что микроспоридии — это облигатные внутриклеточные паразиты животных, широко встречающиеся в природных популяциях их хозяев, особенно членистоногих (Vecnel, Andreadis, 1999). В кукурузном мотыльке были обнаружены микроспоридии, характеризующиеся двумя морфотипами спор, что вызвало вопрос о самостоятельности их видовой принадлежности.

Зараженность *Nosema pyrausta*

Процент зараженности гусениц кукурузного мотылька, собранных на юго-западе России (Краснодарский край) и погибших во время перезимовки в

лаборатории в 2011-2016 гг., колебался в пределах от 0 до 16%, что соответствовало опубликованным ранее данным (Malysh et al., 2011). Как правило, в течение каждого года в отобранных пробах был инфицирована хотя бы одна особь вредителя. В 2015 г., когда начался подъем численности, было собрано более 1000 гусениц и проанализировано 115 трупов, однако зараженных особей обнаружено не было (таблица 3.5.2.1). Процент заражения варьировал от 0 до 16%, при среднем значении 5% (N = 262).

Таблица 3.5.2.1. Процент заражения микроспоридиями гусениц *Ostrinia nubilalis*, собранных в поле и погибших в лаборатории во время диапаузы

Год сбора	Трупы со спорами микроспоридий		Морфотип	SSU rRNA gene identity
	n(N)	%±SE		
2011	1(20)	4.0±3.9	<i>Nosema</i> -like	NA
2012	4(25)	16.0±7.3	<i>Nosema</i> -like	<i>N. pyrausta</i>
2013	2(33)	6.7±4.6	<i>Nosema</i> -like	NA
2014	3(30)	10.0±5.5	<i>Nosema</i> -like	<i>N. pyrausta</i>
2015	0(115)	0	<i>Nosema</i> -like	NA
2016	3(25)	8.1±4.5	<i>Nosema</i> -like (2); <i>Thelohania</i> -like (1)	<i>N. pyrausta</i>
Всего	13(262)	5.0±1.3	-	-

n (N) — общее количество исследованных (N) и зараженные насекомых (n); NA — не оцененные; SE — стандартная ошибка

Когда споры микроспоридии обнаруживали на предметном стекле, их фиксировали и окрашивали DAPI. В большинстве случаев наблюдались типичные споры типа *Nosema*, т. е. овальные диплокариотические, размером 4-5 мкм × 2-3 мкм (рисунок 3.5.2.1). Единственным исключением был 1 из 3 положительных образцов в 2016 г., который содержал небольшие (около 2 мкм × 1.5 мкм) монокариотические споры. Труп, содержащий эти споры, был частично мацерирован, и не подходил для обнаружения спорофорных пузырьков в этих спорах (характерных для дополнительной октоспоровой спорогонии в *Nosema/Vairimorpha*) и для ультраструктурного анализа. Тем не менее, споры (8×10^8) были выделены из инфицированных тканей путем гомогенизации в воде и осаждения с использованием центрифуги на 4000 g в течение 5 мин и скормлены гусеницам *O. nubilalis* второго возраста путем добавления 4×10^6 спор / гусеница к порции искусственной питательной среды. В качестве контроля были взяты

насекомые из той же популяции, но без признаков инфекции и без спор. Через три недели после выкармливания гусеницы и куколки были вскрыты, и у 100% опытных особей отмечали только диплокариотические споры длиной 4-5 мкм. Эксперимент повторяли два раза с аналогичными результатами, используя 12 и 15 образцов насекомых для вскрытия, соответственно.

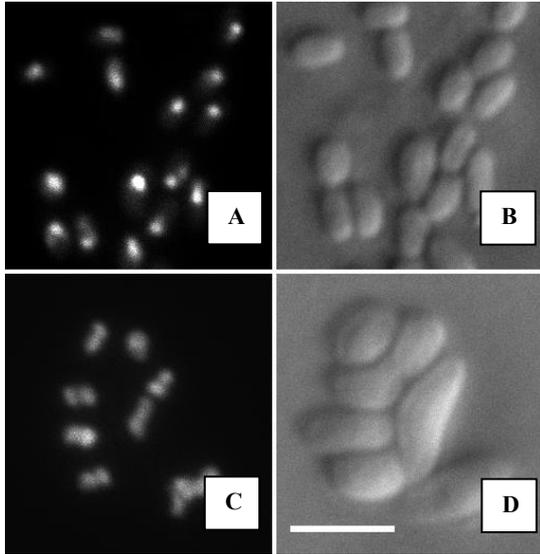


Рисунок 3.5.2.1. Контраст Номарского (А, С) и флюоресценция DAPI (В, D) диплокариотические (А, В) и монокариотические (С, D) споры микроспоридий, обнаруженные у личинок *O. nubilalis*. Масштаб 4 μm

Образцы спор микроспоридий, выделенных из насекомых, собранных в поле и после экспериментального инфицирования, подвергали экстракции, амплификации и секвенированию ДНК (Sambrook et al., 1989). Чтобы избежать перекрестного загрязнения между образцами во время молекулярно-генетических исследований, образцы спор разных морфотипов обрабатывались независимо, и весь цикл генотипирования повторялся два раза с одинаковыми результатами для каждого образца. Образцы 2012, 2014 и 2016 гг. амплифицировали с помощью праймеров 18f: 1047r (Sambrook et al., 1989), специфичных для мсрРНК, в результате последовательности на 100% идентичны типу последовательности изолята *N. pyrausta* (Genbank-доступ #HM566196), обнаруженного в микроспоридиях этого вида как во Франции, так и в Краснодарском крае (Weiss, Vossbrinck, 1999). Споры *Nosema*-подобной микроспоридии, выделенные из гусениц медведицы кровавой *Tyria jacobaeae* (Lepidoptera: Arctiidae), собранных в Западной Сибири и после размножения на лабораторном хозяине, *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Crambidae) также подвергались генотипированию мсрРНК. Последовательность гена мсрРНК этого изолята была на 99.9% идентична

последовательности *N. pyrausta* (indel в позиции 472) и 99.8% - последовательности *N. tyriae* (#AJ012606, indel at 472 и SNP при 641). Тот же уровень сходства (99.8-99.9%) наблюдался путем сравнения этих последовательностей с *N. bombycis* (# D85503), что указывает на низкий уровень разрешения таксонов, тесно связанных с типом видов рода *Nosema*.

Для более надежного молекулярно-генетического сравнения были разработаны праймеры nvRPB1F1 (5'-CCWATGTTYCATGTYGGTTA-3') и nvRPB1R1 (5'-ТААТТАСАGАССТGGСАСТ-3'), нацеленные на самую большую субъединицу РНК-полимеразы II (RPB1) группы *Nosema* | *Vairimorpha* на основе RPB1 нуклеотидных последовательностях двух типов: *N. bombycis* (#DQ996231) и *V. necatrix* (#AF060234). Нуклеотидная последовательность RPB1 (#MG182018) была на 100% идентичной в микроспоридиях с дипло- и монокариотическими спорами *O. nubilalis*. При сравнении с Genbank, он показал около 90% идентичности *N. bombycis*, *N. tyriae* (#AJ278948) и *N. trichoplusiae* (#DQ996234). Все эти таксоны более чем на 99% идентичны друг другу в последовательностях гена мсрРНК. Что касается микроспоридии из *T. jacobaeae*, то было показано, что 98,9% последовательности гена RPB1 (#MG182019) для *N. tyriae* из Соединенного Королевства и поэтому идентифицирован как географический изолят этого вида.

Поскольку локус RPB1 оказался полиморфным, что затрудняло его однозначное секвенирование напрямую (из-за наличия полиморфных позиций в пределах генома одного изолята микроспоридий), потребовалось провести цикл работ по молекулярному клонированию в векторе рAL-ТА, наработке биомассы бактерий, трансформированных плазмидой, ПЦР-скринингу и отбору колоний, несущих плазмиду со вставкой, выделению плазмидной ДНК и секвенированию области вставки с праймерами M13(-20) или nvRPB1F1. В результате получено 4 клональных сиквенса для изолята с диплокариотическими спорами (Npyr1), 5 сиквенсов для изолята с монокариотическими спорами (MOSX47) *N. pyrausta* и два сиквенса для *N. tyriae* (Ntyr1), использованных в качестве внешней группы. Выравнивание последовательностей относительно друг друга показало, во-первых, сходство между клонами двух видов микроспоридий на уровне 90-92 %, а

сходство между клонами внутри вида — от 97 до 99.5 %. Наиболее важным результатом можно считать обнаружение того факта, что, помимо одиночных точечных мутаций отдельных клонов, клоны *N. pyrausta* разделились на две группы, различающиеся стереотипным набором мутаций (рисунок 3.4.2.2, прямоугольное выделение), обеспечивающим сходство этих групп на 97 % (а в пределах группы — порядка 99 %), при чём данная структура воспроизводилась для обоих изолятов *N. pyrausta* — если у изолята Npyr1 к первой и ко второй группе принадлежало по 2 клон, то у изолята MOSX47 — два и три клон, соответственно; максимальное сходство клонов между изолятами составило 99.8 % (отличие на 1 нуклеотид из 475), в пределах изолята — 100 %. Таким образом, можно сделать однозначный вывод об отсутствии генетической дифференциации между дипло- и монокариотическими изолятами, что полностью согласуется с явлением смены морфотипа спор при лабораторной культивировании микроспоридий *in vivo*.

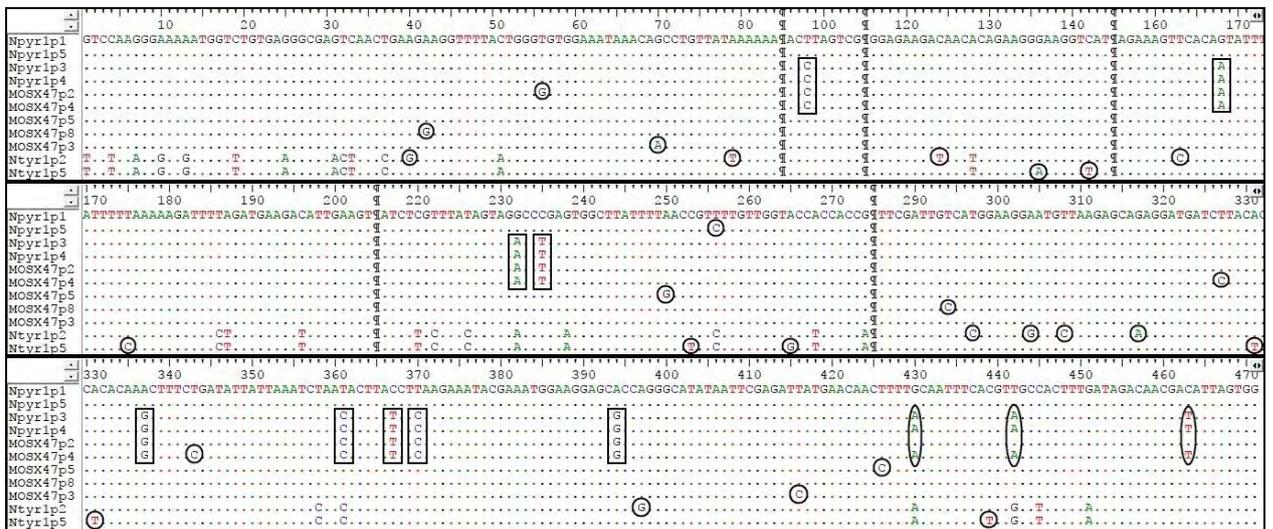


Рисунок 3.5.2.2. Сравнение нуклеотидных последовательностей молекулярных клонов (номер плазмиды указан после буквы «р») гена RPB1 трёх изолятов микроспоридий: *N. pyrausta* с диплокариотическими (Npyr1) и монокариотическими спорами (MOSX47) из *O. nubilalis* и *N. tyriae* (Ntyr1) из *T. jacobaeae*. Точками отмечены нуклеотиды, совпадающие с позициями первого сиквенса; кружками — точечные мутации, характерные для отдельных клонов; прямоугольниками — точечные мутации, общие для группы клонов (в том числе из разных изолятов одного вида)

Эти наблюдения говорят о том, что (а) два морфотипа спор микроспоридий, обнаруженных в гусеницах кукурузного мотылька в полевых условиях, относятся к одному и тому же виду паразита, а именно к *N. pyrausta*; (б) монокариотические споры *N. pyrausta* можно встретить очень редко, поскольку они были обнаружены в одном образце насекомого за десять лет наблюдений за инфекциями микроспоридий в кукурузном мотыльке в Краснодарском крае; (в) монокариотические споры являются инфекционными для гусениц кукурузного мотылька, но в лабораторных условиях этот морфотип переключается на регулярную последовательность развития, приводящую к диплокариотическим спорам; (г) секвенирование гена RPB1 можно использовать для дифференциации близкородственных видов и географических изолятов. Это еще один пример дополнительной спорогонии, наблюдаемой в подлинной *Nosema*, другие - несовершенной «*Vairimorpha*», «*Vairimorpha*» *cheracis* и *N. disstriae* (Куйеи-Року, Sokolova, 2017). Не исключено, что *T. ostrinae*, найденные в популяции *O. nubilalis*, также инфицированные *N. pyrausta* (Lipa, 1976), представляют собой не отдельный вид, а дополнительную спорогонию последнего вида.

О роли микроспоридий в динамике численности кукурузного мотылька

Поскольку в Северной Америке среди паразитов кукурузного мотылька именно микроспоридии оказывают наиболее существенное воздействие на численность вредителя (Windels et al., 1976; Hill et al., 1979; Siegel et al., 1986; Andreadis 1984; Andreadis, 1986; Andreadis, 1987; Phoofolo et al., 2001), особый интерес к этой группе паразитов очевиден.

Микроскопический анализ неокрашенных мазков внутренних органов гусениц рода *Ostrinia* показал наличие спор в ряде просмотренных препаратов. Форма и размеры спор, а также наличие характерной оболочки, хорошо различимой при увеличении $\times 900$ (МИ), позволили предположить принадлежность этих спор к *Nosema*-подобным формам микроспоридий. Окрашивание фиксированных препаратов флюорохромом ДАФИ подтвердило

этот диагноз во всех случаях, поскольку в окрашенных спорах наблюдали ядерный аппарат в виде диплокариона (Токарев и др., 2012).

Заражение микроспоридиями кукурузного мотылька на территории России, их широкое распространение в пределах Краснодарского края впервые описано в работе Ю.М. Малыш (Малыш и др., 2011). Широкое распространение паразитов сохраняется в популяции насекомого из года в год и может способствовать снижению численности фитофага. Наличие запаса инфекции служит важной предпосылкой для возникновения эпизоотий, оказывающих существенное влияние на динамику численности массовых видов насекомых (Соколова, Исси, 2001). Оцененная в 2013-2015 гг. зараженность популяций *Ostrinia* spp. (гусеницы, собранные с кукурузы, большей частью риевсились к *O. nubilalis*) из ряда регионов Европейской и Азиатской частей России, а также Беларуси микроспоридиями оказались в целом невысоки (таблица 3.5.2.2).

Таблица 3.5.2.2. Распространенность микроспоридий в разных точках сбора гусениц стеблевых мотыльков

Место и время сбора	Год	Кормовое растение	Кол-во особей в анализе	Зараженность гусениц микроспоридиями	
				кол-во	%
Ставрополь	2008	кукуруза	63	0	0
Иркутская область, устье р. Ангара	2009	сложноцветные	2	1	50.0
Темрюк	2008	дурнишник	40	0	0
	2009	дурнишник	14	0	0
	2013	дурнишник	23	0	0
	2014	полынь	2	0	0
	2014	дурнишник	25	0	0
х. Слободка Славянский р-н	2008	дурнишник	42	2	4.76
		полынь	20	0	0
	2009	дурнишник	2	0	0
	2010	полынь	52	0	0
	2011	кукуруза	40	0	0
		амброзия	10	0	0
дурнишник		20	0	0	
Славянск-на-Кубани	2014	дурнишник	5	0	0
Беларусь, Гомельская обл.	2014	кукуруза	18	1	5.56
пос. Ботаника Гулькевичский р-н	2008	кукуруза	80	0	0
	2009	кукуруза	24	0	0
	2009	дурнишник в	15	0	0

		кукурузе			
	2010	кукуруза	17	1	5.88
	2013	кукуруза	58	1	1.72
	2014	кукуруза	68	0	0
	2015	кукуруза	98	1	1.02
Воронежская обл.	2015	кукуруза	2	0	0
Всего			740	7	0.95

Проведённый за период исследований анализ нуклеотидных последовательностей микроспоридий из особей кукурузного мотылька, собранных в Краснодарском крае, в сравнении с ближайшими родственниками, показал следующее.

Ранее сообщалось о идентичности гомологичной последовательности, полученной для микроспоридии *N. pyrausta sensu Tokarev et al.* (2015) и депонированной в Генбанке под номером доступа HM566196. При этом данный паразит был описан на материале из Франции (Paillot, 1927), а генотипирование первоначально было выполнено в отношении североамериканского изолята (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucore/AY958071>). Работы по молекулярной идентификации микроспоридий кукурузного мотылька во Франции и России показали уровень дивергенции, достаточный для видовой дифференциации таксонов, соответствующих европейскому и американскому гаплотипам, в связи с чем гаплотип французского происхождения признан типовым для *N. pyrausta*, а американский изолят рассматривается как отдельный вид, условно обозначаемый *N. cf. pyrausta*, имея сходство сиквенсам с рРНК с *N. pyrausta* на уровне 99.7 % (таблица 3.5.2.3). Другие близкородственные виды (*N. bombycis*, *N. trichoplusiae*, *N. tyriae*) имеют сходство сиквенсов мсрРНК с *N. pyrausta* на уровне 99.7-99.8%. Это довольно высокий уровень сходства, свидетельствующий о том, что дивергенция данных таксонов произошла относительно недавно в эволюционной истории этих паразитов. Все они паразитируют в чешуекрылых насекомых, логично предположить их происхождение от общего предка — паразита чешуекрылых, и адаптивную радиацию в хозяевах разных видов, ведущую к образованию новых таксонов, дифференцированных генетически.

Таблица 3.5.2.3. Уровни сходства нуклеотидных последовательностей гена мсрРНК микроспоридии *N. pyrausta* и близкородственных таксонов

№	Вид микроспоридии (номер доступа в Генбанке)	Уровень сходства, %					
		1	2	3	4	5	6
1	<i>N. pyrausta</i> (HM566196)	ИЗ*	-	-	-	-	-
2	<i>N.cf pyrausta</i> (AY958071)	99.7	ИЗ	-	-	-	-
3	<i>N.bombycis</i> (AY209011)	99.7	99.8	ИЗ	-	-	-
4	<i>N.trichoplusiae</i> (U09282)	99.8	99.9	99.9	ИЗ	-	-
5	<i>N.tyriae</i> (AJ012606)	99.7	99.7	99.7	99.8	ИЗ	-
6	<i>Microsporidium sp. ex O. nubilalis Botanika</i>(-)	100	99.7	99.7	99.8	99.7	ИЗ

ИЗ* — идентичная запись

Жирным шрифтом выделен изолят микроспоридии, для которого сиквенс мсрРНК получен в настоящей работе

Встречаемость микроспоридии *N. pyrausta* в популяциях кукурузного мотылька в Краснодарском крае составила в среднем 0.95 % (общее количество насекомых в анализе N=740) (таблица 3.5.2.2). Эта оценка хорошо согласуется с опубликованными материалами (Малыш и др., 2011).

Полученные данные свидетельствуют о широком распространении микроспоридий в популяциях кукурузного мотылька на территории России. Тот факт, что, в отличие от североамериканских популяций кукурузного мотылька, уровни заражённости микроспоридиями в Евразии гораздо ниже, можно объяснить либо принадлежностью этих микроспоридий разным таксонам, либо различиями в экологических условиях развития насекомого, для которого Евразия служит первичным, а Северная Америка — вторичным ареалом (Frolov et al., 2012).

3.5.3. Эндосимбиотические бактерии *Wolbachia* sp.

Бактерии рода *Wolbachia* — наследуемые по материнской линии внутриклеточные паразиты-эндосимбионты членистоногих, нередко вызывающие нарушения воспроизводства хозяев, такие как цитоплазматическая несовместимость, партеногенез, андроцид, гибридный коллапс и феминизацию потомства (Werren, 1997; Salunkhe et al., 2014; Захаров, 2014).

Известны примеры мутуалистических отношений между участниками симбиотической ассоциации. *Wolbachia* может быть необходима виду-хозяину для метаболической комплементации (Bandi, 1999; Darby et al., 2012) и супрессии вредных мутаций. Например, у *Drosophila melanogaster* бактерия *Wolbachia* супрессирует некоторые вредные мутации (Ikeya et al., 2009; Clark et al., 2005; Starr, Cline, 2002), повышает устойчивость к некоторым вирусам (Wong et al., 2015), влияет на продолжительность жизни имаго (Fry et al., 2004; Вайсман и др., 2009). Бактерии рода *Wolbachia* были обнаружены у широкого круга видов рода *Ostrinia* (Fujii et al., 2001; Kageyama et al., 2002, 2004; Kageyama, Traut, 2004).

Был проведен анализ ряда популяций двух видов стеблевых мотыльков рода *Ostrinia* (*O. nubilalis* и *O. scapularis*) на зараженность эндосимбиотической бактерией *Wolbachia* sp. Для анализа использовали коллекционный биологический материал, представляющий собой экстракты геномной ДНК из гусениц последнего пятого возраста, собранных осенью 2008 года в четырёх географических точках: 1) хут. Слободка, Славянский район Краснодарского края; 2) г. Славянск-на-Кубани Краснодарского края; 3) пос. Ботаника, Гулькевичский район Краснодарского края; 4) пос. Майский, Белгородская область (рисунок 3.5.3.1).



Рисунок 3.5.3.1. Места сборов насекомых в Краснодарском крае (1, хут. Слободка; 2, г. Славянск-на-Кубани; 3, пос. Ботаника) и Белгородской области (4, пос. Майский)

Ранее экстракты геномной ДНК, полученные для указанных объектов, использовали для микросателлитного анализа, результаты которого позволили подтвердить принадлежность насекомых с однодольных и двудольных растений к двум близкородственным видам — *O. nubilalis* и *O. scapulalis*, соответственно (Frolov et al., 2012). С целью проверки качества используемых экстрактов было проведено их тестирование методом ПЦР с праймерами LepF1:LepR1 (Hebert et al., 2004) и 28sF3633:28sR4076 (Choudhury, Werren, 2006), фланкирующими фрагменты гена первой субъединицы митохондриальной цитохромоксидазы COI и 28S субъединицы рибосомальной РНК (рРНК), соответственно. Образцы, давшие положительную реакцию, анализировались на присутствие эндосимбиотической бактерии *Wolbachia* по трём диагностическим локусам: гену 16S рибосомальной РНК (16SrRNA), гену субъединицы В аспартил-глутамил-тРНК аминотрансферазы (*gatB*) и гену фруктозобифосфат-альдолазы (*fbpA*), независимо для каждого образца, с парами праймеров W-Specf:W-Specr (Werren, Windsor, 2000), *gatBF1:gatBR1* и *fbpAF1:fbpAR1* (Baldo et al., 2006), соответственно. Продукты ПЦР визуализировали в 1%-ном агарозном геле. Оценку достоверности полученных данных проводили с использованием критерия хи-квадрат (с поправкой Йейтса) и точного теста Фишера.

Пробы геномной ДНК инфицированных *Wolbachia* насекомых давали положительную реакцию в виде продуктов амплификации локусов 16SrRNA, *gatB* и *fbpA* размером 438 п.н., 470 п.н. и 509 п.н., соответственно (рисунок 3.5.3.2).

Эндосимбиотическая бактерия *Wolbachia* выявлена во всех проанализированных выборках *O. scapulalis* и *O. nubilalis*, при этом доля заражённых насекомых варьировала в диапазоне 3-66 %. В западной части Краснодарского края (Славянский район) в двух точках сбора (хут. Слободка и г. Славянск-на-Кубани) значения этого показателя для *O. nubilalis* составляли 2.9 % (N=34) и 6.7 % (N=30) и достоверно не различались (точный тест Фишера, $p=0.596$). Для гусениц *O. scapulalis*, собранных на полыни, соответствующие значения составили 14.3 % (N=21) и 12.0 % (N=25), также достоверно не различаясь (точный тест Фишера, $p=1$). При этом в выборке *O. scapulalis* с

конопли заражённость была максимальной, достигая 65.8 % (N=38), достоверно отличаясь от приведённых выше значений. В восточной части Краснодарского края (Гулькевичский район) статистически достоверных различий между популяциями двух видов насекомых не выявлено (точный тест Фишера, $p=0,761$); показатели встречаемости *Wolbachia* составили 20.6 % (N=34) для *O. nubilalis* и 15.8 % (N=38) для *O. scapularis*. С другой стороны, в Белгородской области заражённость гусениц *O. scapularis* достигла 43.8 % (N=16), что в два раза выше (20.9 %, N=43) оценки для *O. nubilalis*, хотя статистически это различие доказать не удалось (точный тест Фишера, $p=0,104$) (таблица 3.5.3.1).

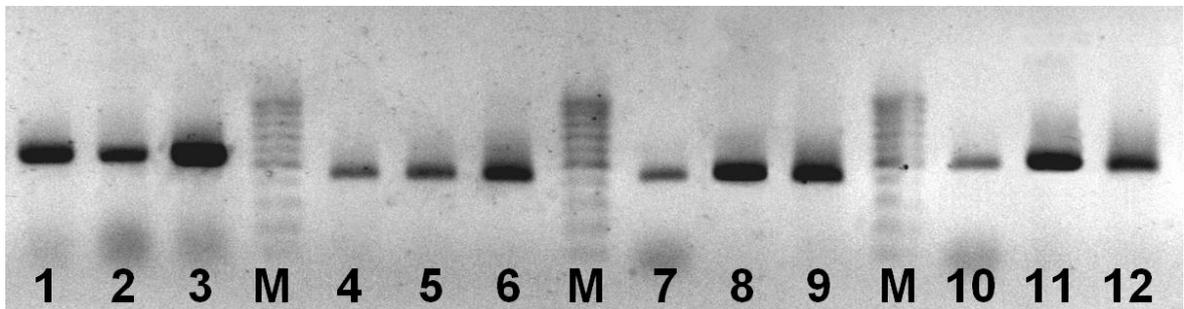


Рисунок 3.5.3.2. Электрофореграмма продуктов амплификации образцов геномной ДНК кукурузного мотылька *O. nubilalis* с праймерами, фланкирующими участки генов 28S рРНК насекомых (1-3), и генов бактерий рода *Wolbachia*: 16S рРНК (4-6), *gatB* (7-9), *fbpA* (10-12). М — маркер молекулярного веса с диапазоном от 100 до 1000 п.н.

Таблица 3.5.3.1. Заражённость стеблевых мотыльков рода *Ostrinia* бактериями рода *Wolbachia*

Место сбора насекомых	Кормовое растение	Количество насекомых		Заражённость, % ± ст. ошибка% ¹
		Проанализировано	заражено	
г. Славянск-на-Кубани, Славянский р-н, Краснодарский край	Кукуруза ¹	30	2	6.7 ± 4.6
	Полынь ²	25	3	12.0 ± 6.5
хут. Слободка, Славянский р-н, Краснодарский край	Кукуруза ¹	34	1	2.9 ± 2.9
	Полынь ²	21	3	14.3 ± 7.7
	Конопля ²	38	25	65.8 ± 7.7
пос. Ботаника, Гулькевичский р-н, Краснодарский край	Кукуруза ¹	34	7	20.6 ± 7.0
	Конопля ²	38	6	15.8 ± 6.0
пос. Майский, Белгородский р-н, Белгородская обл.	Кукуруза ¹	43	9	20.9 ± 6.3
	Полынь ²	16	7	43.8 ± 12.5

¹*O. nubilalis*

²*O. scapularis*

Обобщая имеющиеся данные (таблица 3.5.3.2), необходимо отметить, что в среднем по выборке заражённость гусениц *O. scapularis* (31.9 %, N=138) оказывается достоверно более высокой, нежели чем *O. nubilalis* (13.5 %, N=141) (хи-квадрат с поправкой Йейтса, $p=8.2 \times 10^{-4}$). Данная тенденция не проявилась лишь в одном из четырёх пунктов, а именно на востоке Краснодарского края (пос. Ботаника). Вполне вероятно, что репродуктивная изоляция между симпатрическими популяциями этих видов насекомых ограничивает обмен не только генами, но и паразитами, передающимися вертикально по материнской линии. Экологические свойства популяций *O. nubilalis* и *O. scapularis* во многом не совпадают (Фролов, 1993), поэтому отличия показателей заражённости паразитическими организмами вполне ожидаемы. Достоверно значимые различия отмечены и для выборок *O. scapularis*, собранных на разных кормовых растениях: заражённость насекомых, питающихся на конопле (40.8 ± 5.7 %, N=76), в два раза выше, чем на полыни (21.0 ± 5.2 %, N=62) (хи-квадрат, с поправкой Йейтса, $p=0.043$), что может быть обусловлено самыми разными факторами, связанными со свойствами кормовых растений.

Таблица 3.5.3.2. Обобщённые данные по заражённости бактериями рода *Wolbachia* стеблевых мотыльков рода *Ostrinia*, собранных на разных кормовых растениях

Вид насекомых / кормовое растение	Количество насекомых		Заражённость, % \pm ошибка% ¹
	проанализировано	из них заражено	
<i>O. nubilalis</i>	141	19	13.5 \pm 2.9 a
<i>O. scapularis</i>	138	44	31.9 \pm 4.0 b
в том числе на:			
полыни	62	13	21.0 \pm 5.2 ac
конопле	76	31	40.8 \pm 5.7 d

¹Разными буквами отмечены значения, достоверно различающиеся при $p < 0.01$

Таким образом, нам впервые удалось показать присутствие бактерий рода *Wolbachia* у насекомых рода *Ostrinia* на территории России. Широкая представленность *Wolbachia* у этих насекомых указывает на перспективность проведения дальнейших исследований в отношении распространённости, генетического разнообразия и особенностей взаимоотношений бактерии с насекомыми-хозяевами. Кроме того, присутствие *Wolbachia* необходимо

учитывать при создании лабораторных культур насекомых на основе материала, собранного в природе, так как эндосимбионт может оказывать существенное влияние на судьбу лабораторных линий насекомых, особенно с учётом возможного андроцидного эффекта.

ГЛАВА 4. АНАЛИЗ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ КУКУРУЗНОГО МОТЫЛЬКА В ПЕРИОД ВЫХОДА НАСЕКОМОГО ИЗ СОСТОЯНИЯ ДЕПРЕССИИ

Начало выполнения полевых работ в рамках настоящей диссертационной работы (2013 г.) совпало с завершением прохождения локальной популяцией кукурузного мотылька фазы депрессии численности (2011-2013 гг.). Периоды низкой численности вредителя, отмеченные в многолетней динамике численности насекомого, а именно в 1994 - середине 1996 гг., 2003 - середине 2004 гг. и 2011-2013 гг., будут подробно рассмотрены в следующей главе, здесь же мы остановимся на анализе динамики численности вредителя в период выхода популяции из состояния депрессии. Сроки проведения полевых работ в 2013-2017 гг. приведены в таблице 4.1.

Таблица 4.1. Временные интервалы проведения полевых учетов численности яиц и гусениц кукурузного мотылька в 2013-2017 гг.

Год	Учеты в период развития первого поколения в сезоне		Учеты в период развития второго поколения в сезоне		
	Откладка и развитие яиц	Питание и развитие гусениц	Откладка и развитие яиц	Питание и развитие гусениц до уборки растений	Гусеницы в растительных остатках
2013	28 мая — 14 июня	25 июня — 20 июля	23 июля — 13 августа	20 августа — 14 сентября	
2014	17 мая — 20 июня	30 июня — 15 июля	15 июля — 7 августа	20 августа — 4 сентября	6 — 12 сентября
2015	19 мая — 27 июня	7 — 19 июля	18 июля — 12 августа	11 августа — 2 сентября	16 — 21 сентября
2016	18 мая — 23 июня	28 июня — 18 июля	15 июля — 12 августа	16 августа — 5 сентября	30 августа — 2 сентября
2017	12 мая — 19 июня	28 июня — 19 июля	18 июля — 16 августа	23 августа — 14 сентября	

4.1. Погодные условия в 2013-2017 гг.

Анализ многолетних данных (раздел 3.1) показал, что абиотические

факторы (температура воздуха и сумма осадков в начальный период развития кукурузного мотылька первого поколения) обнаруживают тесную связь с колебаниями численности насекомого в сезоне. Статистически достоверно зависимость между смертностью за поколение (К) и индексом размножения (I) выявлена с температурой воздуха за вторую декаду мая ($r = 0.531$ и $r = -0.480$ соответственно) и суммой осадков во вторую декаду июня ($r = 0.686$). Высказано предположение, что эта связь обусловлена с одной стороны негативным эффектом повышенных весенних температур на гусениц, которые перезимовывают, а затем окукливаются внутри растительных остатков, а с другой — позитивным эффектом влаги, необходимой для окукливания перезимовавших гусениц, успешной реализации бабочками яйцевой продукции и нормального развития яиц.

Температурные колебания внутри вегетационных периодов 2013-2017 гг. были незначительными (до 5°C) и сопоставимы в сравнении между разными годами наблюдений. Как видно из рисунка 4.1.1, в мае 2015 г. отмечались самые низкие значения температуры — в среднем 17°C .

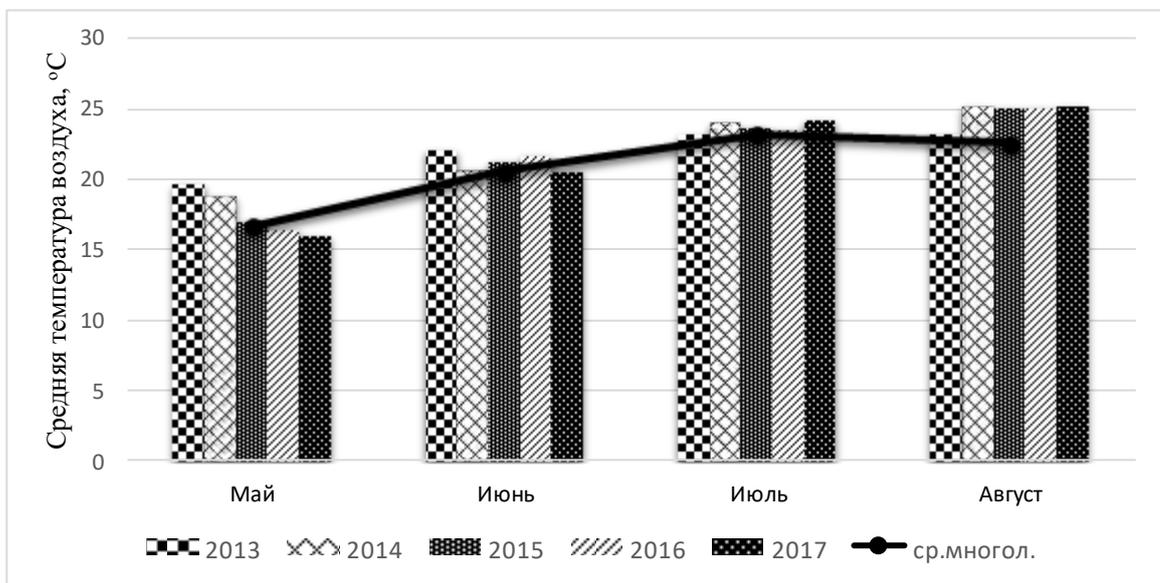


Рисунок 4.1.1. Средние температуры воздуха в 2013-2017 гг. в п. Ботаника Гулькевичского района Краснодарского края

Суммы выпавших осадков внутри вегетационных периодов довольно сильно варьировали по годам. Так, в 2014 и 2015 гг. их максимумы приходились на май (115 и 107 мм соответственно), в 2013 — на июль (89 мм), т. е. в целом основное количество осадков приходилось на первую половину вегетационного периода. В общем сравнении максимальное количество осадков отмечалось в мае, минимальное — в августе (рисунок 4.1.2).

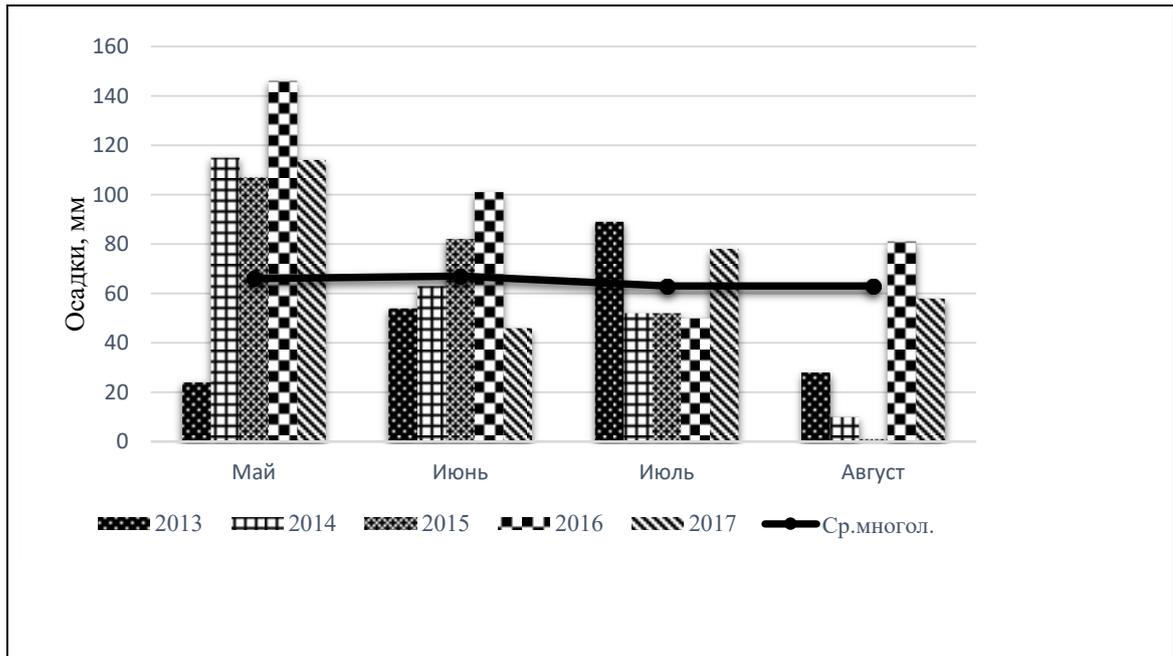


Рисунок 4.1.2. Суммы осадков в 2013-2017 гг. в п. Ботаника Гулькевичского района Краснодарского края

Основываясь на выявленных в главе 3 связях между смертностью и выживаемостью кукурузного мотылька и колебаниями погодных факторов, можно сделать вывод, что метеорологические условия 2013-2017 гг. характеризовались как негативным (температуры воздуха во второй декаде мая существенно превышали среднемноголетние значения), так и позитивным (сумма осадков за первую декаду июня превышала среднемноголетние значения) эффектами в отношении динамики численности насекомого (таблица 4.1.1).

Таблица 4.1.1. Значения метеорологических факторов вегетационных сезонов 2013-2017 гг. на модельной территории в периоды, критические для развития кукурузного мотылька

Год	Температура воздуха, С°	Осадки, мм
-----	-------------------------	------------

	вторая декада мая	средне-много-летнее	среднее за май	средне-много-голетнее	вторая декада июня	средне-много-летнее	среднее за июнь	средне-много-голетнее
2013	18.2	17.0	19.7	16.7	6	29	54	76
2014	20.2		18.8		38		63	
2015	16.5		17		28		82	
2016	17.2		16.5		4		101	
2017	14.8		16		12		46	

4.2. Динамика численности кукурузного мотылька в 2013-2017 гг.

Средневзвешенные оценки численности кукурузного мотылька, полученные при проведении периодических учетов на модельной территории за 2013-2017 гг. важнейших для мониторинга вредителя стадий развития — яйца, отродившихся из яиц и питающихся на растениях гусениц, куколок и имаго, представлены в таблице 4.2.1.

Таблица 4.2.1. Плотности кукурузного мотылька за учётные периоды развития первого и второго поколений (КОС ВИР, 2013-2017 г.)

Год	Плотность в учётные периоды, 1000 шт./м ²					
	ОМ*)	L1	L2	P	A	FO
Первое поколение						
2013	2872.6	1941.6	744.2	147.5	98.2	22.6
2014	5241.2	4150.2	3790	1740	1340	41.9
2015	14127.1	11561.6	5361.8	1740	1071.2	497.1
2016	19063	14452	12068.1	3675.1	1255.7	578.3
2017	30589.5	26998.3	4393.2	902.7	326.3	163.1
Среднее	14378.68	11820.74	5271.46	1641.06	818.28	260.6
Макс	30589.5	26998.3	12068.1	3675.1	1340	578.3
Мин	2872.6	1941.6	744.2	147.5	98.2	22.6
Второе поколение						
2013	5090.1	2315.3	1937.5	331	96.1	23.3
2014	9423.4	7531.4	3975	357.1	309.5	62.8
2015	111835.5	57122.7	36853.8	1572.9	952.4	857.1
2016	130109	68831.2	40910	2374.2	825.4	136
2017	148637.4	88066	55046	384.1	252.7	
Среднее	81019.08	44773.32	27744.46	1003.86	487.22	269.8
Макс	148637.4	88066	55046	2374.2	952.4	857.1

Мин	5090.1	2315.3	1937.5	331	96.1	23.3
------------	---------------	---------------	---------------	------------	-------------	-------------

*)ОМ — яйца, L1 — гусеницы 1-2 возрастов, L2 — гусеницы 3-5 возрастов, Р — куколки, А — имаго, FO — яйцекладущие самки

Результаты учетов были использованы расчета значений смертности кукурузного мотылька за те или иные периоды развития (см. в качестве примера таблицу 4.2.2).

Таблица 4.2.2. Средневзвешенная по площадям посевов кукурузы плотность отродившихся и активно питающихся гусениц кукурузного мотылька и оценка смертности гусениц младших возрастов

Год	Средневзвешенная плотность отродившихся гусениц 1-2 возраста на 1000 м ²	Средневзвешенная плотность гусениц 3-5 возрастов на 1000 м ²	Смертность гусениц 1-2 возраста, %
<i>первое поколение</i>			
2013	2872.58	744.20	74.09
2014	5241.23	3790.00	27.69
2015	14127.10	5361.80	62.05
2016	19063.00	12068.06	36.69
2017	30589.45	4393.19	85.64
Среднее	148378.68	5271.45	57.23
<i>второе поколение</i>			
2013	5090.14	1937.50	61.94
2014	9423.43	3975.00	57.82
2015	111836.00	36853.76	67.05
2016	130108.95	40910.00	68.56
2017	148637.40	55046.01	62.97
Среднее	81019.18	27744.45	63.66

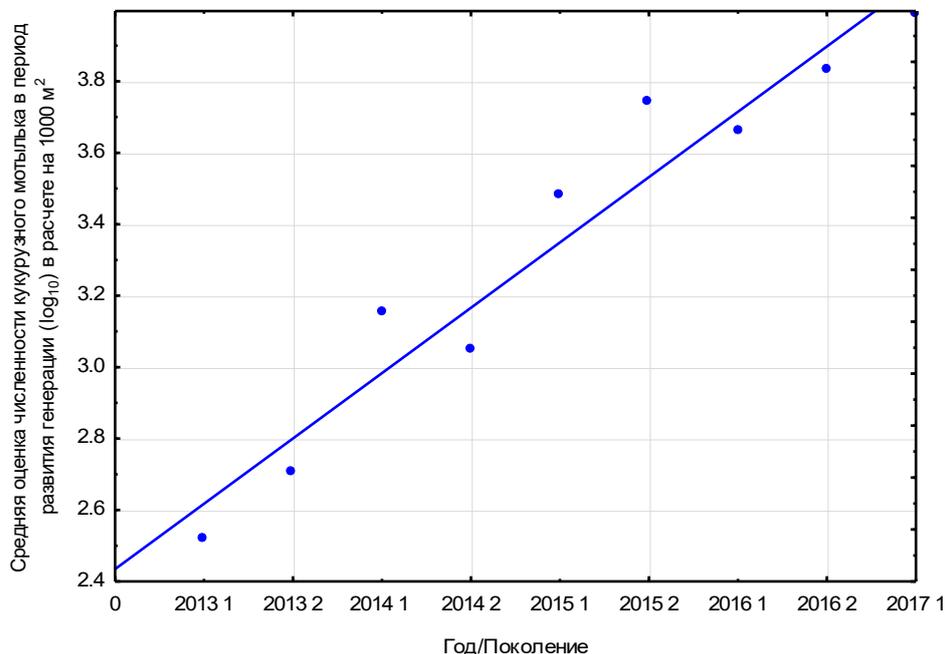


Рисунок 4.2.1. Динамика средних значений численности кукурузного мотылька за поколение в 2013-2017 гг.

Средневзвешенная за период развития генерации численность кукурузного мотылька (таблица 4.2.2) в 2013-2017 гг. обнаружила очевидный рост (рисунок 4.2.1).

Закономерно, что численность вредящей стадии кукурузного мотылька (питающихся на растениях гусениц старших возрастов) также росла (рисунок 4.2.2).

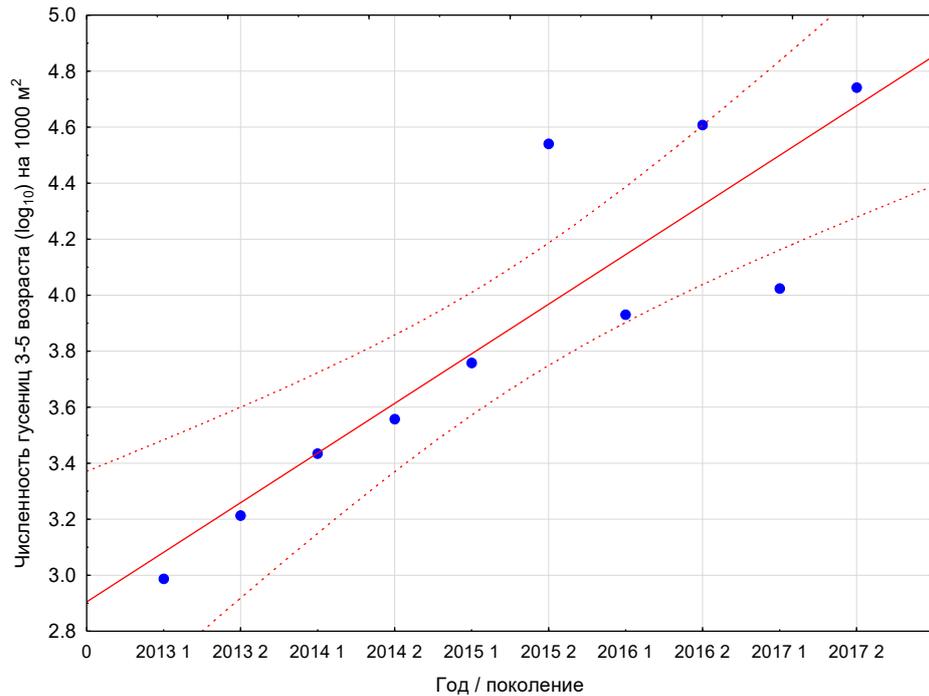


Рисунок 4.2.2. Динамика средних значений численности взрослых гусениц кукурузного мотылька за поколение в 2013-2017 гг.

Рассмотрим особенности роста численности насекомого более детально по стадиям развития. На рисунке 4.2.3 можно видеть, как менялась плотность яиц кукурузного мотылька в ряду поколений 2013-2017 гг. Очевидно, что вначале (2013-2015 гг.) рост численности носил монотонный характер, который во второй половине 2015 г. сменился ступенчатым, при котором численность яиц в первом поколении оказывалась существенно ниже таковой во втором поколении в сезоне. Аналогичная картина отмечается и по взрослым гусеницам (3-5 возрастов) (рисунок 4.2.4). Именно такой ступенчатый характер динамики численности (когда численность насекомого в первом поколении значительно ниже, чем во

втором) характерна для типичного состояния численности вредителя, отличного от такового в фазе депрессии (Фролов, 2006).

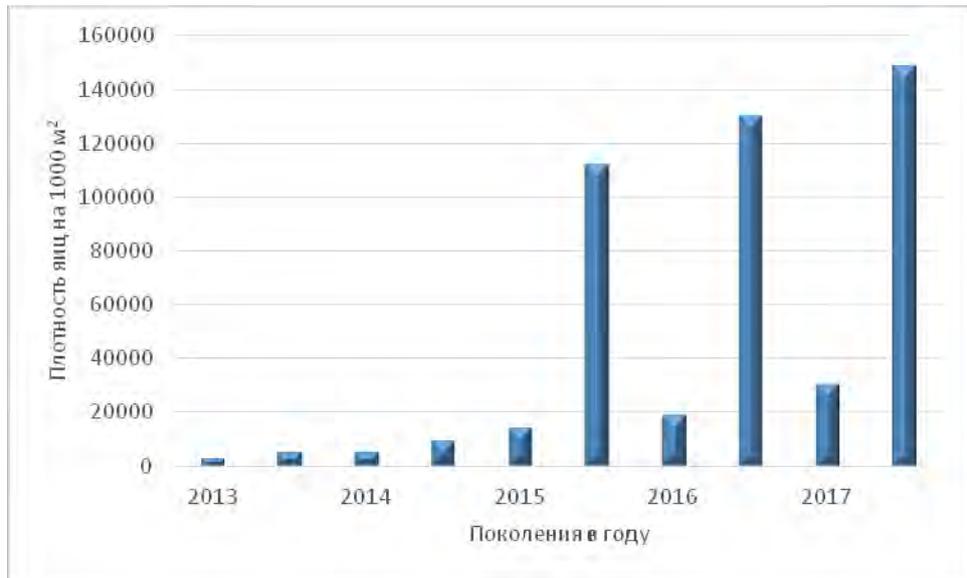


Рисунок 4.2.3. Рост численности яиц кукурузного мотылька в ряду поколений за 2013-2017 гг.

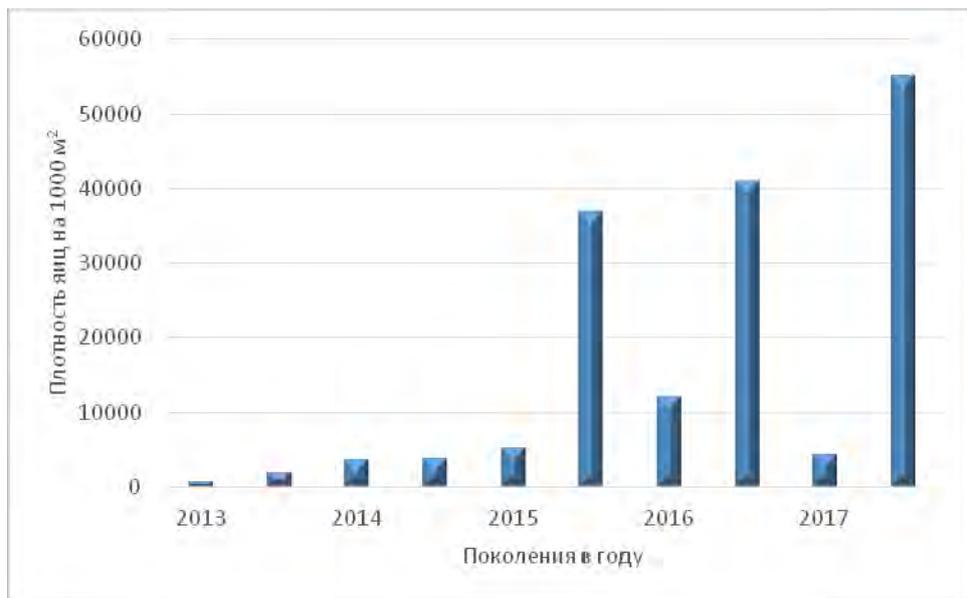


Рисунок 4.2.4. Рост численности взрослых гусениц кукурузного мотылька в ряду поколений за 2013-2017 гг.

Важно отметить, что именно во второй половине 2015 г., когда произошел переход от монотонного роста численности насекомого к ступенчатому, достигла пика численность яйцекладущих самок, оцененная по плотности яиц дочернего поколения, которая затем стала сокращаться, также переходя к ступенчатому типу

динамики численности (рисунок 4.2.5). Специфику изменений численности яйцекладущих самок кукурузного мотылька, наблюдавшихся в ряду последовательных поколений за период 2013-2017 гг., наглядно характеризует рисунок 4.2.6. Неудивительно, что резкая смена во втором поколении 2015 г. прироста плотности яйцекладущих самок спадом закономерно приводит к цикличности динамики численности насекомого (рисунок 4.2.7).

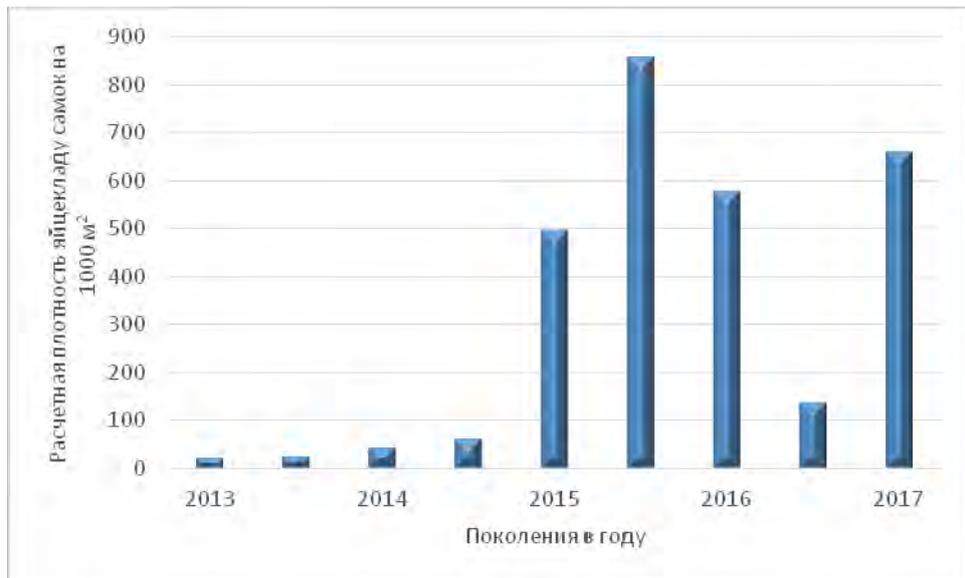


Рисунок 4.2.5. Динамика численности яйцекладущих самок кукурузного мотылька в ряду поколений за 2013-2017 гг.

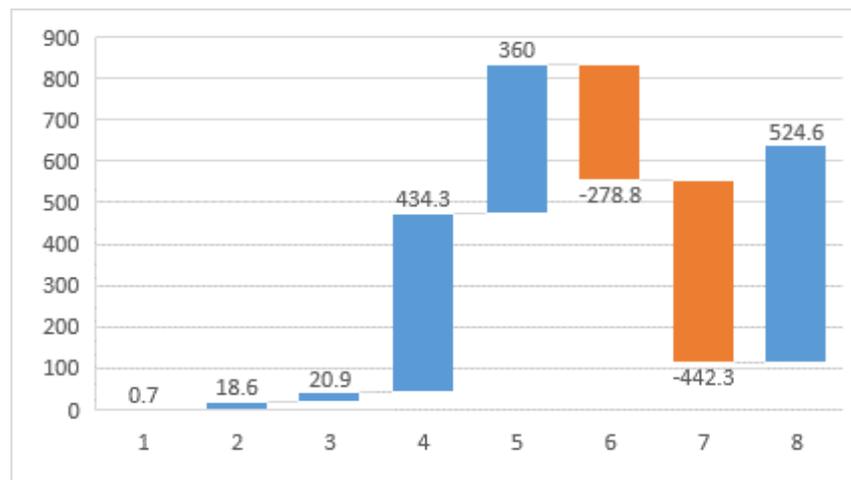


Рисунок 4.2.6. Изменения численности яйцекладущих самок кукурузного мотылька, наблюдаемые в ряду последовательных поколений за период 2013-2017 гг. (прирост обозначен синим, убыток — оранжевым цветом).

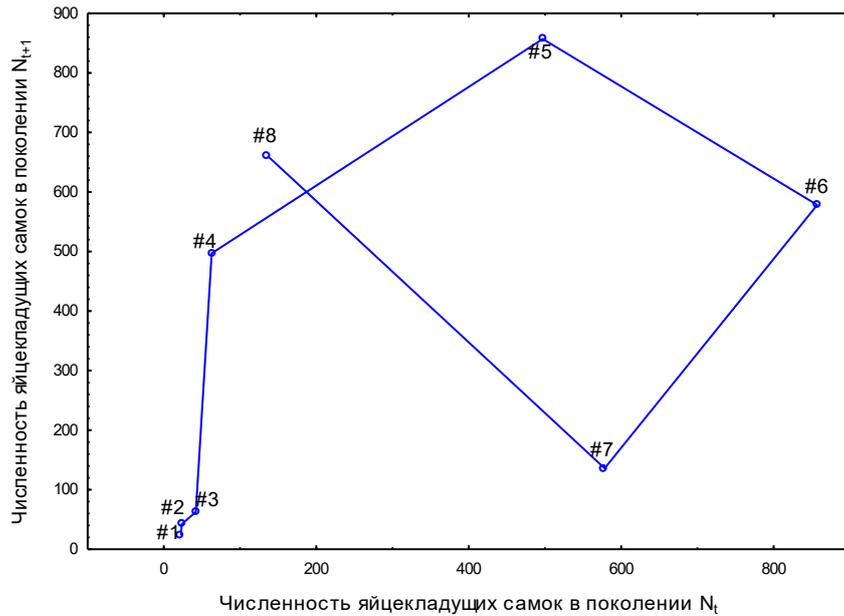


Рисунок 4.2.7. Циклическое изменение численности яйцекладущих самок кукурузного мотылька (в расчете на 1000 м²) от поколения N_t до N_{t+1} в период 2013-2017 гг.

Уместно отметить, что график, связывающий численности кукурузного мотылька в поколениях N_t и N_{t+1} за весь период наблюдений 1994-2017 гг., подтверждает наличие циклов, причем период этих циклов укладывается, как правило, в 4-5 поколений (рисунок 4.2.8).

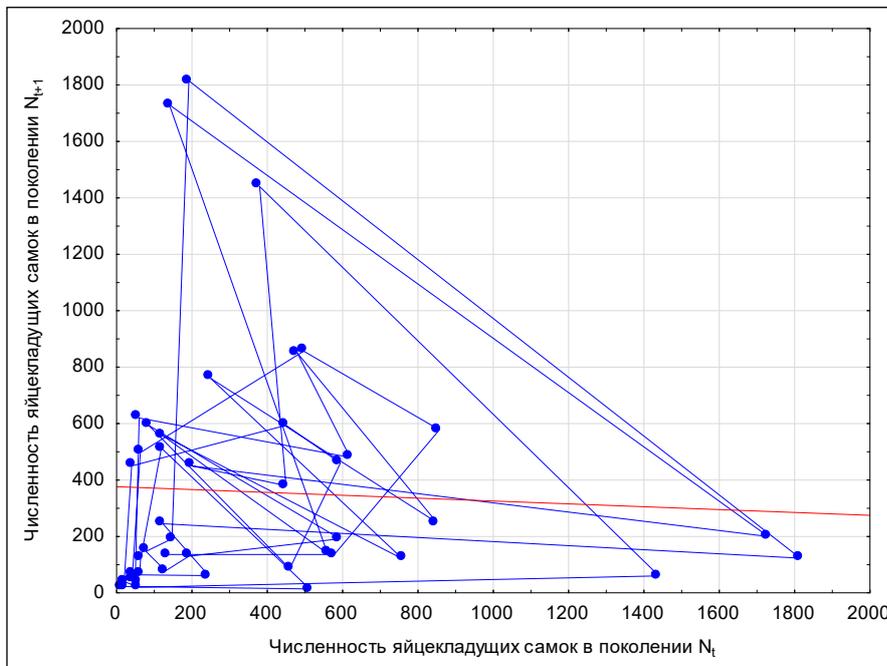


Рисунок. 4.2.8. Циклические изменения численности яйцекладущих самок кукурузного мотылька (в расчете на 1000 м²) от поколения N_t до N_{t+1} за период 1994-2017 гг. Красная линия — регрессия N_{t+1} на N_t

4.3. Факторы, способствующие росту численности вредителя в 2013-2017 гг.: анализ таблиц выживаемости

Для того, чтобы выявить закономерности динамики численности обычно составляют и анализируют таблицы выживаемости, которые дают возможность выявить факторы, способствующие либо снижению, либо нарастанию численности объекта исследования.

Ниже приведен материал в обобщенном виде, а именно средние, максимальные и минимальные значения основных демографических показателей кукурузного мотылька за 2013-2017 гг. (таблица 4.3.1). Исходные данные, характеризующие демографические показатели объекта по поколениям и годам, можно найти в Приложении 3.

Таблица 4.3.1. Средние, максимальные и минимальные значения демографических показателей кукурузного на модельной территории в периоды развития первых и вторых поколений за 2013-2017 гг.

Стадия развития (i)	Плотность живых на 1000 м ² (x _i)			Снижение численности, %			K = lg (x _i) - lg (x _{i-1})		
	ср.	мин.	макс.	ср.	мин.	макс.	ср.	мин.	макс.
<u>Первые поколения</u>									
Яйца на кукурузе	14378.7	2872.6	30589.5	21.46	11.74	32.41	0.11	0.05	0.17
Гусеницы 1-2 возраста	11820.7	1941.6	26998.3	44.84	8.68	83.73	0.33	0.04	0.79
Гусеницы 3-5 возраста	5271.5	744.2	12068.1	71.02	54.09	83.73	0.54	0.34	0.71
Куколки	1671.1	147.5	3675.1	47.34	22.99	76.04	0.20	0.05	0.47
Имаго	942.3	98.2	1340.0	58.29	10.10	96.87	0.57	0.16	1.51
Яйцекладущие самки	360.1	22.6	660.6						
В целом за поколение				96.79	90.73	99.21	1.69	1.45	2.10
Индекс изменения плотности I							4.63	1.77	7.92
<u>Вторые поколения</u>									
Яйца на кукурузе	81019.2	5090.1	148637.4	42.27	20.08	54.51	0.25	0.10	0.34
Гусеницы 1-2 возраста	44773.3	2315.3	88066.0	35.41	16.32	47.22	0.20	0.08	0.28
Гусеницы 3-5 возраста	27744.5	1937.5	55046.0	36.99	16.67	48.92	0.19	0.08	0.28
Диапаузирующие гусеницы перед уборкой	17907.0	1017.9	35213.4	53.93	36.03	79.07	0.28	0.19	0.34
Диапаузирующие гусеницы после уборки урожая	6514.1	498.4	13825.5	47.34	35.99	57.26	0.43	0.19	0.94
Гусеницы после	3387.8	213.0	6690.5	59.57	36.49	72.01	0.42	0.20	0.55

зимовки									
Всего за период жизни гусениц 3-5 возраста							1.20	1.05	1.37
Куколки	1109.9	135.3	2374.2	36.75	13.33	65.24	0.22	0.06	0.46
Имаго	545.8	96.1	952.4	82.50	75.65	91.10	0.78	0.61	1.05
Яйцекладущие самки	76.7	23.4	136.0						
В целом за поколение				99.58	99.33	99.77	2.66	2.18	3.12
Индекс изменения плотности I							0.73	0.17	1.49

Анализ представленных в таблице 4.3.1 материалов позволяет сделать ряд выводов относительно того, за счет каких факторов происходил рост численности насекомого в 2013-2017 гг. Прежде всего, из полученных данных можно заключить, что численность насекомого нарастала лишь во время развития первых поколений в сезоне (индекс изменения плотности $I_{\text{ср.}} = 4.63$, $I_{\text{мин.}} = 1.77$ и $I_{\text{макс.}} = 7.92$), когда численность увеличивалась в среднем более чем 4.5-х кратно, с вариацией уровня роста в пределах кратности от 1.77 до 7.92, но не вторых поколений, когда численность, как правило, обнаруживала тенденцию к снижению ($I_{\text{ср.}} = 0.73$, $I_{\text{мин.}} = 0.17$ и $I_{\text{макс.}} = 1.49$). Спад численности во вторых поколениях насекомого очевидно можно связать с более высокой смертностью — средние, минимальные и максимальные значения K соответственно равнялись 2.66, 2.18 и 3.12, тогда как в первых поколениях всего лишь 1.69, 1.45 и 2.10, что в первую очередь было вызвано высоким уровнем гибели взрослых гусениц. Действительно, средние, минимальные и максимальные значения K за период жизни взрослых гусениц первых поколений оцениваются значениями 0.54, 0.34 и 0.71, тогда как во вторых поколениях — 1.20, 1.05 и 1.37 соответственно, что можно объяснить смертностью взрослых гусениц при уборке урожая (в среднем, минимально и максимально гибель оценивалась 54%, 36% и 79% соответственно), а также во время зимовки (оценка смертности в среднем, минимально и максимально составляет 60%, 36% и 72%), хотя уровень гибели взрослых гусениц вторых поколений во время их питания на растениях был существенно ниже такового особей первых поколений (таблица 4.3.2), что логично увязать с более высоким качеством корма: гусеницам вторых поколений, в отличие от первых, доступно питание зерном кукурузы в фазу налива. Помимо того, во вторых

поколениях в сравнении с первыми значительно выше уровни смертности яиц и в меньшей степени имаго (таблица 4.3.1).

Для лучшего понимания ситуации проведем сравнение демографических показателей насекомых за 2013-2017 гг. с таковыми за (1) предыдущие 19 лет наблюдений, когда численность объекта обнаруживала как рост, так и снижение, и (2) за периоды 1995-1998 и 2004-2008 гг., когда численность насекомого претерпевала очередные подъемы после состояния депрессии. В первом случае (сравнение материалов, представленных в таблицах 4.3.1 и 4.3.2) видим (а) подтверждение выводу о том, что рост численности популяции, как правило, происходит в течение развития первых генераций и (б) хотя диапазоны колебаний смертности по этапам развития насекомого широки и перекрываются, заметна явная тенденция к пониженной гибели яиц и гусениц 1-2 возрастов вредителя в период подъема численности 2013-2017 гг. в сравнении с предыдущими годами (1994-2012 гг.), что заманчиво связать с высокой обеспеченностью сезонов 2013-2017 гг. (за исключением 2015 г.) июньскими осадками.

Таблица 4.3.2. Средние, максимальные и минимальные значения основных демографических показателей кукурузного мотылька в окр. пос. Ботаника Краснодарского края в периоды развития первых и вторых поколений за 1994-2012 гг. (при расчетах использованы архивные материалы лаборатории с.-х. энтомологии ВИЗР)

Стадия развития (i)	Плотность живых на 1000 м ² (x _i)			Снижение численности, %			K = lg (x _i) - lg (x _{i-1})		
	ср.	мин.	макс.	ср.	мин.	макс.	ср.	мин.	макс.
<u>Первые поколения</u>									
Яйца на кукурузе и сорго	39391	6910	133599	36.25	7.82	86.69	0.25	0.04	0.88
Гусеницы 1-2 возраста	22327	2090	67350	80.97	24.52	95.69	0.83	0.12	1.37
Гусеницы 3-5 возраста	3975	90	17070	34.52	11.42	67.06	0.20	0.05	0.48
Куколки	2746	50	12220	33.70	1.52	64.34	0.20	0.01	0.45
Имаго	1795	40	6900	51.57	-48.85	96.43	0.47	-0.17	1.45
Яйцекладущие самки	573	23	1815						
В целом за поколение				98.14	94.37	99.83	1.94	1.25	2.76
Индекс изменения плотности I							4.18	0.39	12.66
<u>Вторые поколения</u>									
Яйца на кукурузе и сорго	128978	5180	408450	58.69	36.36	85.44	0.42	0.20	0.84

Гусеницы 1-2 возраста	49777	2320	163196	59.28	4.82	93.87	0.44	0.02	1.21
Гусеницы 3-5 возраста	16847	1170	57772	86.99	62.52	97.71	1.02	0.43	1.64
Куколки	1507	130	5112	42.61	0.63	87.31	0.31	0.00	0.90
Имаго	911	110	4110	65.56	11.11	98.03	0.62	0.05	1.70
Яйцекладущие самки	170	14	594						
В целом за поколение				99.72	99.18	99.99	2.80	2.08	3.90
Индекс изменения плотности I							0.65	0.04	1.85

Из сопоставления (2) демографических показателей насекомого в 2013-2017 гг. (таблица 4.3.1) с таковыми за предыдущие пятилетние периоды подъемов численности насекомого (1994-1999 и 2004-2008 гг.) (таблица 4.3.3) можно сделать следующие выводы. Как и в предыдущем случае видно, что (а) рост численности популяции осуществляется именно в периоды развития первых генераций, но не вторых, и (б) диапазоны колебаний смертности по стадиям развития насекомого широко перекрываются, однако удается выявить общую тенденцию — пониженный уровень гибели яиц (но не гусениц 1-2 возрастов), проявившийся во все три периода подъемов численности (1994-1999, 2004-2008 и 2013-2017 гг.).

Таблица 4.3.3. Средние, максимальные и минимальные значения основных демографических показателей кукурузного мотылька в окр. пос. Ботаника Краснодарского края в периоды развития первых и вторых поколений за периоды подъемов численности 1995-1999 и 2004-2008 гг. (при расчетах использованы архивные материалы лаборатории с.-х. энтомологии ВИЗР)

Стадия развития (i)	Плотность живых на 1000 м ² (x _i)			Снижение численности, %			K = lg (x _i) - lg (x _{i-1})		
	ср.	мин.	макс.	ср.	мин.	макс.	ср.	мин.	макс.
<u>Первые поколения, 1995-1998 гг.</u>									
Яйца на кукурузе и сорго	42672	6910	108970	43.30	31.84	57.38	0.25	0.17	0.37
Гусеницы 1-2 возраста	22278	4710	57720	88.88	76.02	93.85	1.01	0.62	1.21
Гусеницы 3-5 возраста	1922	300	3550	43.41	32.95	63.33	0.26	0.17	0.44
Куколки	1144	110	1980	38.29	14.41	64.34	0.23	0.07	0.45
Имаго	706	70	1400	9.30	-48.85	39.31	0.07	-0.17	0.22
Яйцекладущие самки	569	55	850						
В целом за поколение				98.05	95.22	99.22	1.82	1.32	2.11
Индекс изменения плотности I							4.38	1.75	10.75

Первые поколения, 2004-2008 гг.

Яйца на кукурузе	44846	8110	133599	38.13	7.82	86.69	0.32	0.04	0.88
Гусеницы 1-2 возраста	16669	5750	34796	69.57	24.52	83.71	0.60	0.12	0.79
Гусеницы 3-5 возраста	3863	1540	7203	26.06	11.42	57.24	0.14	0.05	0.37
Куколки	2624	1250	3670	19.48	1.52	59.56	0.12	0.01	0.39
Имаго	2268	740	3550	79.03	50.48	96.43	0.81	0.31	1.45
Яйцекладущие самки	341	127	514						
В целом за поколение				98.12	94.44	99.71	1.99	1.26	2.53
Индекс изменения плотности I							4.23	0.66	12.50
<u>Вторые поколения, 1995-1998 гг.</u>									
Яйца на кукурузе и сорго	128114	12310	191180	58.05	36.99	73.42	0.41	0.20	0.58
Гусеницы 1-2 возраста	47394	7170	87820	56.55	47.06	70.59	0.37	0.28	0.53
Гусеницы 3-5 возраста	20702	3700	46490	93.26	89.19	97.71	1.23	0.97	1.64
Куколки	1178	330	1940	45.87	10.00	69.59	0.30	0.05	0.52
Имаго	496	230	790	58.14	18.64	83.33	0.44	0.09	0.78
Яйцекладущие самки	210	60	480						
В целом за поколение				99.77	99.51	99.93	2.75	2.31	3.15
Индекс изменения плотности I							0.51	0.16	1.05
<u>Вторые поколения, 2004-2008 гг.</u>									
Яйца на кукурузе	76639	28500	115550	56.23	36.36	85.44	0.41	0.20	0.84
Гусеницы 1-2 возраста	37317	4150	73540	49.99	4.82	69.35	0.35	0.02	0.51
Гусеницы 3-5 возраста	13478	3950	24690	81.96	62.52	93.52	0.86	0.43	1.19
Куколки	2432	310	5112	23.51	0.63	51.30	0.13	0.00	0.31
Имаго	1880	242	4110	78.26	57.56	97.91	0.83	0.37	1.68
Яйцекладущие самки	228	78	594						
В целом за поколение				99.66	99.41	99.92	2.58	2.23	3.09
Индекс изменения плотности I							0.76	0.21	1.32

Сильные колебания смертности за разные периоды развития насекомого во время подъемов численности вероятно могут по крайней мере отчасти быть связаны с вариацией погодных условий (таблицы 4.3.1 и 4.3.4). Как в 1995-1999, так и в 2004-2008 гг. погодные условия характеризовались как благоприятствующими, так и сдерживающими развитие насекомого значениями (таблица 4.3.4). Так, температуры во второй декаде мая часто принимали неблагоприятные для роста численности насекомого значения как в 1995-1999 гг., так и в 2004-2008 гг. Не способствовали росту численности насекомого в 1995-1999 гг. слабые осадки в первой декаде июня, которые в 2004-2008 гг. также выпадали нерегулярно, хотя и с большей интенсивностью (таблица 4.3.4). Из

представленных материалов становится очевидно, что индукцию роста численности кукурузного мотылька по завершении периода депрессии лишь отчасти можно связать с благоприятными эффектами погодных факторов.

Таблица 4.3.4. Значения метеорологических факторов, зарегистрированные в периоды подъемов численности кукурузного мотылька в 1995-1998 и 2004-2008 гг. в п. Ботаника Гулькевичского района Краснодарского края

Год	Температура воздуха, С°				Осадки, мм			
	вторая декада мая		среднее за май		первая декада июня		среднее за июнь	
	факт	средне-много-летнее	факт	средне-много-летнее	факт	средне-много-летнее	факт	средне-много-летнее
1995-1998								
1995	17.5	16.9	16.7	16.8	2	23.6	42	68.1
1996	19.8		18.9		77		101	
1997	19.5		17.8		10		63	
1998	16.4		17.1		6		10	
1999	13.0		13.3		2		78	
Среднее	17.2		16.8		19.1		58.8	
2004-2008								
2004	13.1	16.9	14.8	16.8	71	23.6	146	68.1
2005	17.1		17.8		0		31	
2006	15.7		15.5		64		64	
2007	18.9		18.6		4		80	
2008	18.9		16.2		35		77	
Среднее	16.7		16.6		34.8		79.6	

Теперь рассмотрим структуру смертности насекомого, обратив особое внимание на период развития яиц, поскольку высокая выживаемость последних отмечается во все годы наблюдений роста численности насекомого после выхода из фазы депрессии (таблица 4.3.5).

Таблица 4.3.5. Структура смертности яиц и питающихся на растениях гусениц старших возрастов кукурузного мотылька в периоды развития первых и вторых поколений 2013-2017 гг.

Фактор смертности	Смертность, %		
	ср.	мин.	макс.
<u>Первые поколения</u>			
трихограмма	2.4	0	10.3
хищники	5.1	0	17.3
отпадение кладок	10.2	0	20.8

нефертильность	0	0	0
высыхание	0.6	0	3.0
неустановленные	3.2	0	5.8
Всего	21.5	11.7	32.4
<u>Вторые поколения</u>			
трихограмма	33.3	4.3	52.3
хищники	1.5	0	3.1
отпадение кладок	6.6	0	15.8
нефертильность	0.02	0	0.1
высыхание	0	0	0
Всего	42.27	20.08	54.51

Представленные материалы (таблица 4.3.5) свидетельствуют о том, что основные различия в структуре смертности яиц первых и вторых поколений определяются разницей в уровне их зараженности природной популяцией трихограммы. При этом смертность яиц первого поколения во время периодов роста численности обнаруживает статистически достоверную ($p = 0.03$) зависимость от плотности (рисунок 4.3.1). Более того, обнаруживается также достоверная зависимость смертности насекомых за весь период развития генерации от начальной плотности (т.е. плотности яиц) (рисунок 4.3.2).

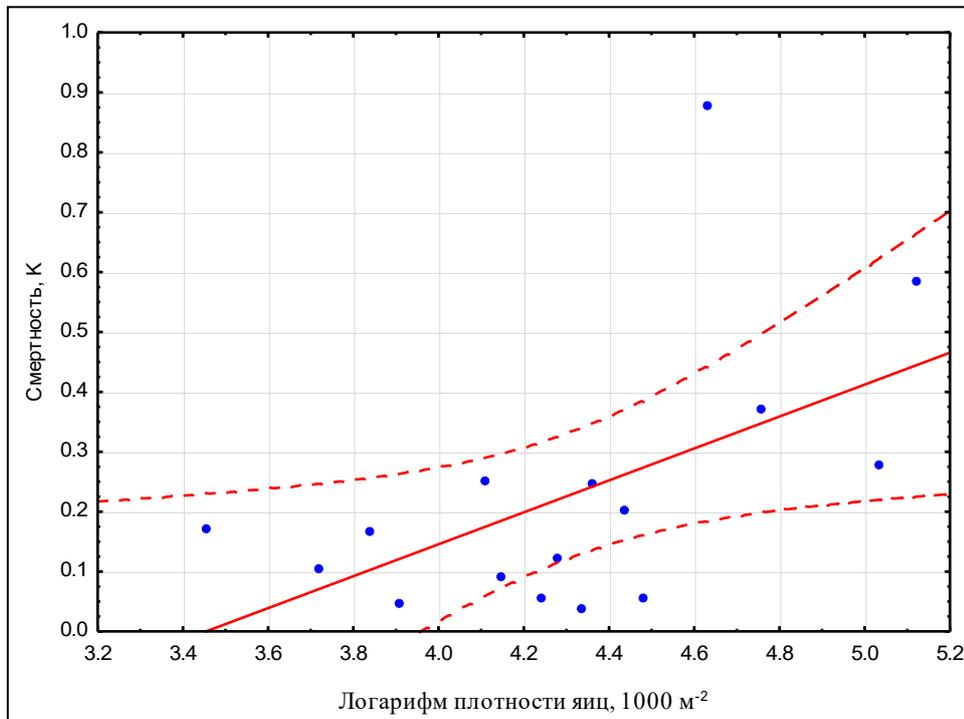


Рисунок 4.3.1.
Зависимость смертности, К, за период развития яиц кукурузного мотылька от логарифма плотности яиц, совокупность данных по первым поколениям насекомого в сезоне за периоды роста численности в 1995-1999, 2004-2008 и 2013-2017 гг.

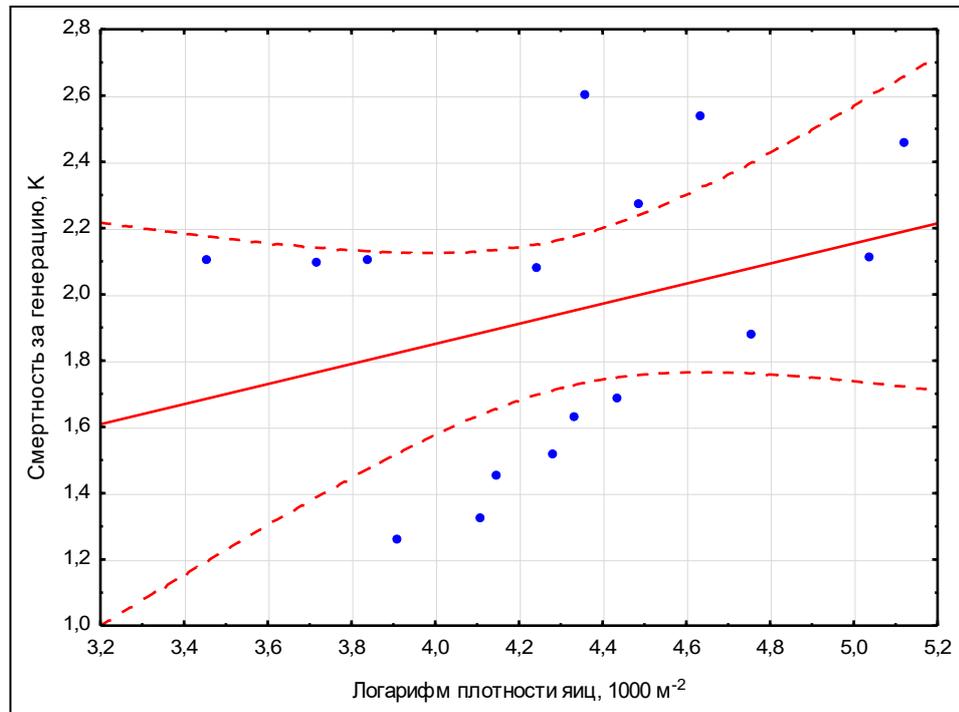


Рисунок 4.3.2. Зависимость смертности, K , за период развития поколения кукурузного мотылька от логарифма плотности яиц, совокупность данных по первым поколениям насекомого в сезоне за периоды роста численности в 1995-1999, 2004-2008 и 2013-2017 гг.

Ниже приведены материалы (Таблица 4.3.6), также составленные по материалам таблиц выживаемости за 2013-2017 гг. (см. таблицу 1 Приложения 3), характеризующие вклад биотических факторов (паразитов, хищников и болезней) в общее снижение численности насекомых первых и вторых поколений в сезоне за периоды развития яиц и гусениц старших возрастов. Здесь следует особо подчеркнуть, что реальный вклад биотических факторов в снижение численности безусловно выше оцененного, поскольку по очевидным причинам определенное число следов деятельности хищников и в меньшей степени паразитов и возбудителей заболеваний недоучитывается, попадая в категорию смертности от неустановленных причин. Однако, и представленном виде обращает на себя внимание крайне высокий уровень гибели насекомого от биотических факторов в 2013 г. (когда кукурузный мотылек лишь только начал выходить из состояния депрессии), особенно яиц (85-99.8%). Далее, в 2014 и 2015 гг. (особенно в первых поколениях) в условиях низкой численности фитофага произошло резкое сокращение смертности, которое сопровождалось монотонным ростом

численности вредителя. И, наконец, со второй половины 2015 г., когда гибель насекомого от биотических факторов опять начала расти, особенно яиц, достигнув 71%, произошел переход от монотонного роста численности к ступенчатому.

Таблица 4.3.6. Вклад учтенной гибели от биотических факторов в общее снижение численности насекомых за периоды развития яиц и гусениц кукурузного мотылька во время развития первых и вторых поколений 2013-2017 гг.

Год	Снижение численности (К) за периоды развития					
	яиц			гусениц 3-5 возрастов		
	учтенная гибель от паразитов и хищников	общее снижение численности	вклад учтенной смертности в общее снижение численности, %	учтенная гибель от паразитов и хищников	общее снижение численности	вклад учтенной смертности в общее снижение численности, %
Первое поколение						
2013	0.14	0.17	85.19	0.64	0.71	89.90
2014	0	0.10	0.00	0.19	0.34	54.46
2015	0	0.09	0.00	0.27	0.49	55.07
2016	0.03	0.12	26.17	0.24	0.52	46.97
2017	0.02	0.05	31.52	0.32	0.62	51.99
Среднее	0.04	0.11	28.57	0.33	0.54	59.68
Макс.	0.14	0.17	85.19	0.64	0.71	89.90
Мин.	0.00	0.05	0.00	0.19	0.34	46.97
Второе поколение						
2013	0.34	0.34	99.80	0.34	0.48	71.46
2014	0.02	0.10	21.26	0.42	1.04	40.12
2015	0.21	0.29	70.81	0.37	1.37	27.09
2016	0.27	0.28	97.37	0.24	1.24	19.71
Среднее	0.21	0.25	72.31	0.34	1.03	39.59
Макс.	0.34	0.34	99.80	0.42	1.37	71.46
Мин.	0.02	0.10	21.26	0.24	0.48	19.71

Таким образом, можно полагать, что выход популяции кукурузного мотылька из состояния депрессии, который реализуется благодаря росту

численности насекомого в периоды развития первых генераций в сезоне, в первую очередь обуславливается ослаблением сдерживающего действия биотических регулирующих факторов, и лишь во вторую — благоприятствующими росту численности эффектами погодных факторов.

ГЛАВА 5. ПЕРИОДИЧНОСТЬ МНОГОЛЕТНИХ КОЛЕБАНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ КУКУРУЗНОГО МОТЫЛЬКА

5.1. Анализ вариации многолетних рядов численности и доказательство периодичности

В многолетней динамике численности популяции кукурузного мотылька в окр. Кубанской опытной станции ВИР, начиная с 1994 года, выделяется три периода низкой численности (депрессий) насекомого: 1994 — середина 1996 гг., 2003 — середина 2004 гг. и 2011 — 2013 гг. В остальное время численность вредителя хотя и варьировала в широких пределах, но поддерживалась на существенно более высоком уровне.

Объединенные ряды наблюдений за колебаниями численности кукурузного мотылька, выполненных по единой методике за периоды 2013-2017 гг. (учеты проведены нами) и 1994-2012 гг. (данные были получены сотрудниками лаборатории сельскохозяйственной энтомологии) наглядно иллюстрируют, как подъемы численности вредителя периодически сменяются депрессиями численности насекомого (рисунок 5.1.1). Представленные данные также свидетельствуют о том, что многолетняя периодичность, как и средние значения численностей и их дисперсии достигают удовлетворительного уровня устойчивости лишь при достижении рядами наблюдений 15-20-ти и более летней продолжительности (Swanson, 1998; Liebhold, Kamata, 2000; Ylioja et al., 1999; Williams, Liebhold, 2000).

Сравнение индексов размножения насекомого по поколениям [напомним, что индекс размножения вычисляли как $I = \frac{N_{t+1}}{N_t}$, где N_t и N_{t+1} — плотности яиц текущего (t) и следующего поколения (t+1)] подтверждает ранее высказанный тезис (Серапионов, 2008) о том, что резкие колебания численности кукурузного мотылька (подъемы и спады) происходят лишь в периоды развития первых поколений в сезоне (рисунок. 5.1.2).

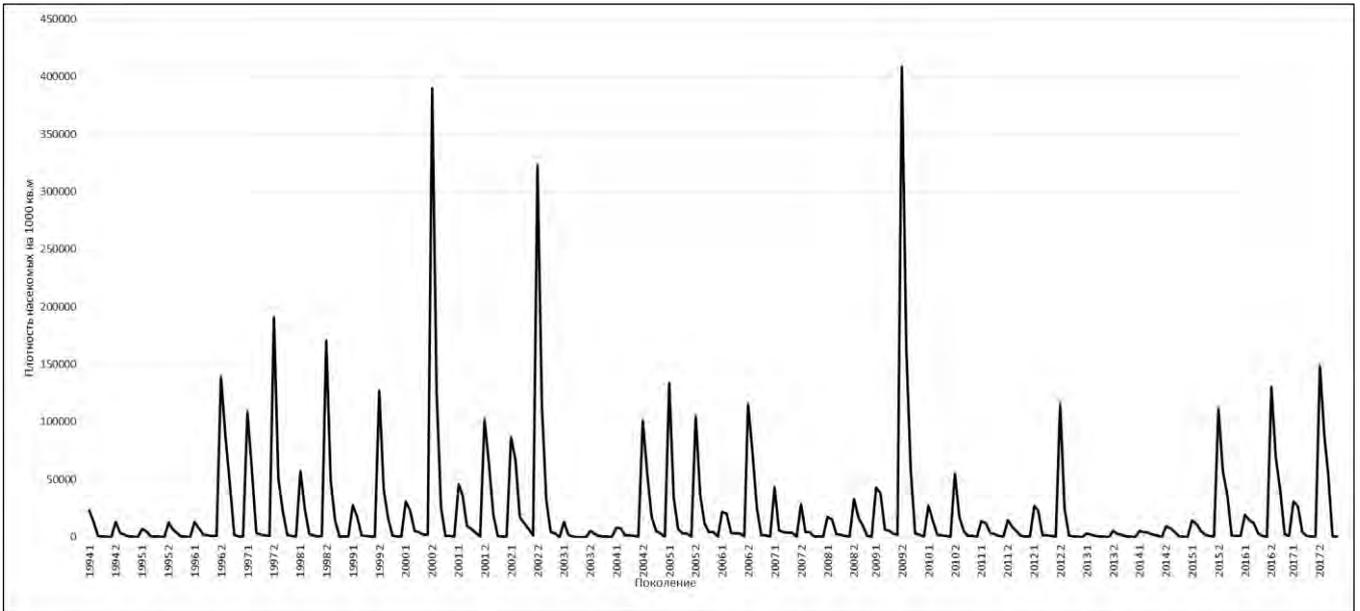


Рисунок 5.1.1. Динамика плотности (в периоды развития от яйца до имаго) локальной популяции кукурузного мотылька в модельном севообороте КОС ВИР (Гулькевичский р-н Краснодарского края, 1994-2017 гг.)

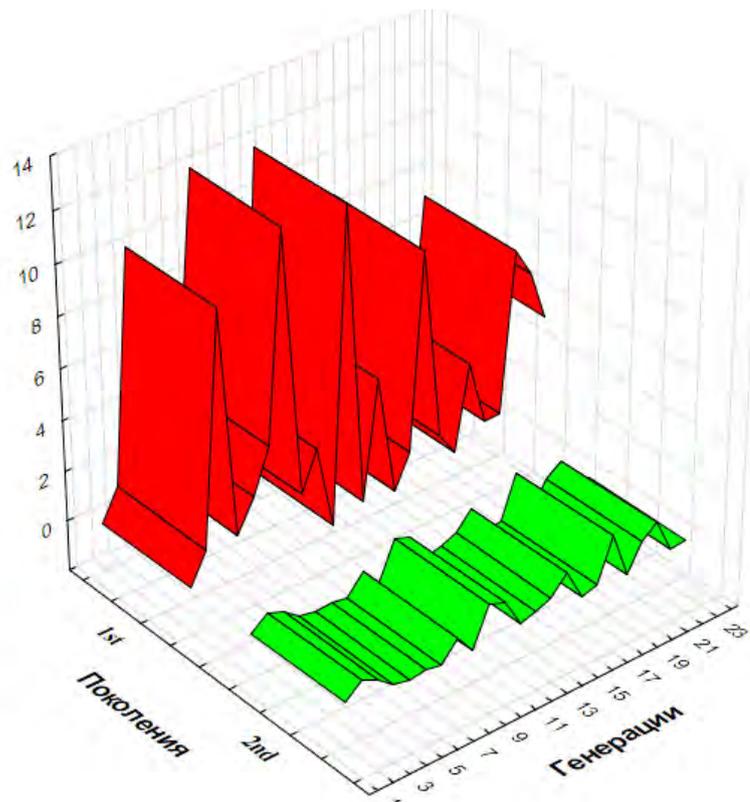


Рисунок 5.1.2. Динамика индекса изменения плотности (I) кукурузного мотылька на модельной территории (1994-2017 гг.)

Средневзвешенные оценки плотностей взрослых гусениц логарифмировали (\ln) и преобразовали в отклонения от средних многолетних соответствующего ряда (по первой и второй генерации). Такое преобразование позволяет объединить результаты учетов численностей по обеим генерациям в году в один вариационный ряд. Затем колебания нормализованных отклонений плотностей гусениц от средних выравнивали методом скользящей средней ($p=2$).

По результатам 23-летних стационарных наблюдений с использованием программ Statistica и Past проводили временной анализ (time-series analysis) рядов плотностей (с использованием автокорреляционных функций, спектрального анализа и вейвлетов) в целях выявления как стационарных, так и нестационарных периодичностей (цикличности). С помощью автокорреляционного анализа были выявлены статистически достоверные эффекты для колебаний плотностей гусениц, обычно обуславливаемые периодичностью колебаний численности. Спектральный анализ является одним из наиболее распространенных методов выявления периодичности при предположении, что колебания синусоидальны и у каждого имеется свои амплитуда, фаза, а мощность пропорциональна квадрату амплитуды. Соответствующие компоненты выявляются с помощью разложения Фурье.

Широкое применение автокорреляционного и спектрального анализов затруднено нестационарностью колебаний популяционной динамики. Ортогональный спектральный анализ хорошо описывает циклы только в том случае, если колебания являются стационарными, что означает, что их амплитуда и частота не должны существенно меняться во времени. Очевидно, что для популяций живых объектов такие условия если и выполняются, то далеко не всегда. В качестве выхода предложено использовать разложение колебаний во множестве временных шкал. На этом принципе основан метод вейвлетов, который все шире применяется для анализа нестационарных периодичностей (Дремин и др., 2001). Вейвлет представляется в виде трехмерного спектра, где по оси X откладывают время, по оси Y — частоту, а по оси Z — амплитуду гармоник с данной частотой в данный момент времени.

Результаты анализа с использованием методов автокорреляции, разложения по Фурье (рисунок 5.1.3-5.1.4) и вейвлетов (рисунок 5.1.5) подтвердили эффекты как стационарной, так и нестационарной периодичностей в колебаниях численности модельной популяции кукурузного мотылька.

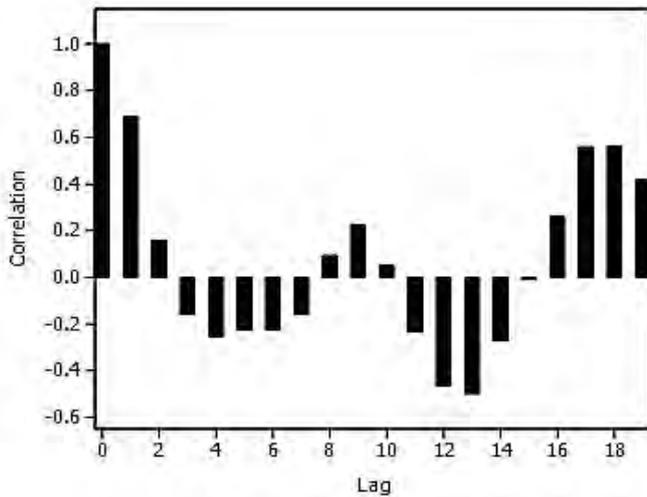


Рисунок 5.1.3. Автокорреляционный анализ выравненной методом скользящей средней последовательности значений отклонений от средней нормализованных плотностей кукурузного мотылька на модельной территории

Рисунок 5.1.4. Периодограмма Ломба, полученная методом разложения Фурье, характеризующая мощности спектра колебаний численности модельной популяции кукурузного мотылька в 1994-2017 гг.

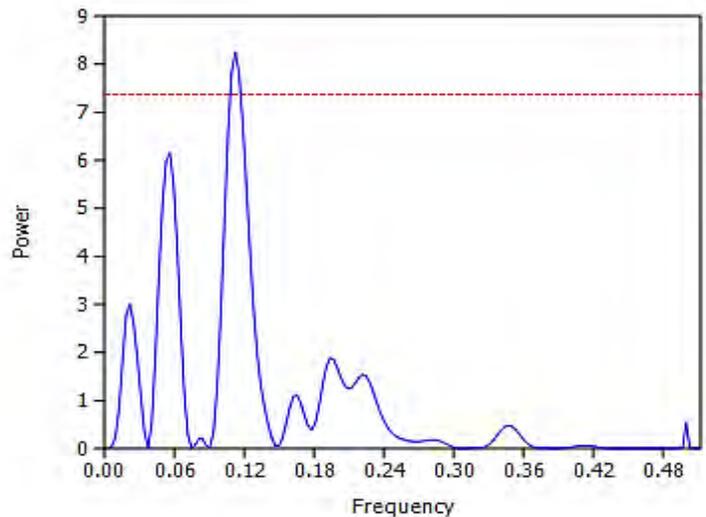
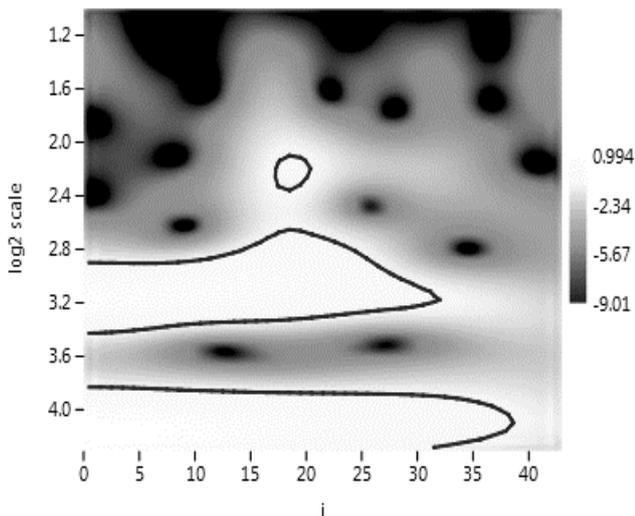


Рисунок 5.1.5. Диаграмма вейвлетов по Морле, характеризующая мощности спектра колебаний отклонений численности модельной популяции кукурузного мотылька. Полученные результаты свидетельствуют о существовании трех независимых источников периодичности колебаний численности



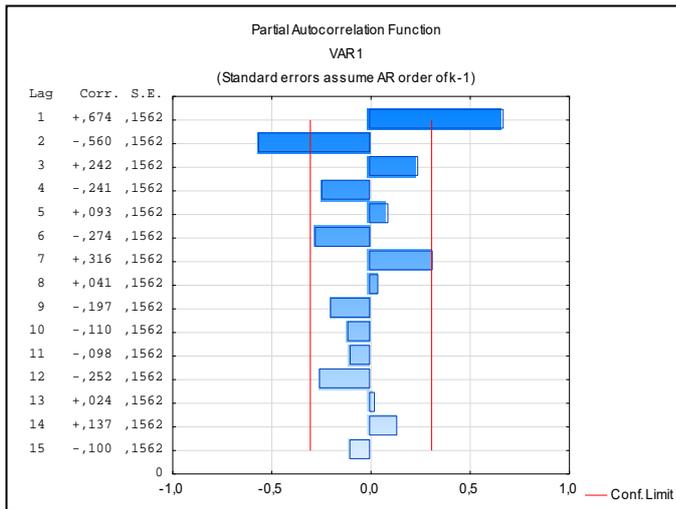
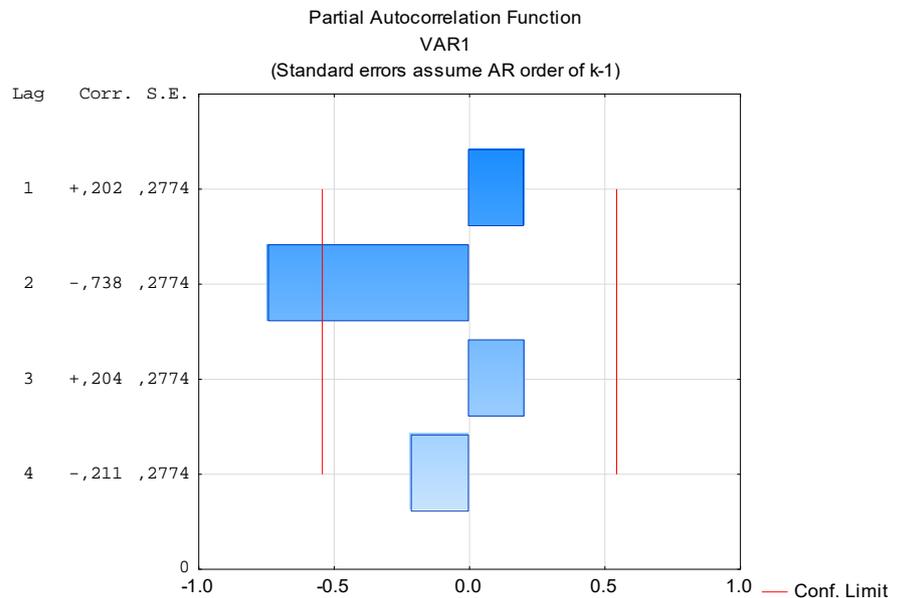


Рисунок 5.1.6. Частная автокорреляционная функция выравненных методом скользящей средней отклонений от средних нормализованных плотностей кукурузного мотылька на модельной территории на всем диапазоне значений (1994-2017 гг.)

Рисунок 5.1.7. Частная автокорреляционная функция выравненных методом скользящей средней отклонений от средних нормализованных плотностей кукурузного мотылька на модельной территории в диапазоне депрессий (1994-1996, 2003-2004, 2011-2013 гг.)



Так, с помощью программы Past визуализировали пространство вейвлетов по Морле (вейвлет в дословном переводе означает "маленькая волна") для частот колебаний отклонений численностей мотылька по двум осям, где по оси x откладывали время (поколения), а по оси y — логарифмические значения по основанию 2. Т.е. это означает, что для $y=4$ наблюдается периодичность по шкале $2^4=16$ временных единиц (т.е. 16 поколений в нашем случае) (рисунок 5.1.5). Интенсивность затемнения характеризует мощность сигнала: светлее — высокую, темнее — низкую. Достоверные (на 5% уровне) области периодичностей обведены сплошным черным контуром. В случае модельной популяции

кукурузного мотылька обнаруживаются по меньшей мере три статистически достоверных вейвлета, которые описываются частотами порядка 4.8, 9.2 и 17 поколений, причем последние два длинных цикла не стационарны (т.е. длина периода непостоянна).

Что касается стационарной периодичности, то частоту порядка 4.8 генераций можно интерпретировать как обусловленную ступенчатым характером динамики численности, связанной с бивольтинностью развития насекомого, когда правилом является более высокая численность яиц вторых поколений, но значительно меньшая — взрослых особей после зимовки в сравнении с таковыми первых генераций, что, очевидно, в первую очередь связано с высокой смертностью насекомых при уборке урожая и во время зимовки.

Частная автокорреляционная функция отклонений от средних нормализованных плотностей кукурузного мотылька, вычисленная на всем диапазоне накопленных данных 1994-2017 гг. (рисунки 5.1.6-5.1.7) свидетельствует, что наряду с положительной связью между последовательными оценками плотностей, выявляется негативный эффект, действующий с запаздыванием (*delayed density dependence*), который обычно объясняют действием регулирующих биотических факторов. Этот регулирующий фактор, действующий с эффектом запаздывания ($\text{лаг} = 2$), что особенно наглядно демонстрирует рисунок 5.1.7, является, очевидно, важнейшим фактором, определяющим переход численности насекомого в состояние депрессии (Фролов, 2004).

Таким образом, представленные как в данной, так и предыдущей главах материалы свидетельствует, что и в периоды депрессий, и во время выхода из нее роль действующих с запаздыванием (*delayed density dependence*) негативно зависящих от плотности (регулирующих) факторов весьма важна.

Природе экологических факторов, вызывающих нестационарные периодические колебания численности, посвящен следующий раздел диссертации.

5.2. Экологические факторы, вызывающие нестационарные периодические колебания в многолетней динамике численности кукурузного мотылька

Как уже выше сообщалось, до недавнего времени колебания численности кукурузного мотылька обычно интерпретировали как хаотичные, порождённые случайной вариацией метеорологических факторов (Хомякова, 1962; Sparks et al., 1970; Showers et al., 1976; DeRozari et al., 1977; Webster, Cardé, 1982, и др.). Хотя для представителей сем. Crambidae, например, лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. феномен цикличности колебаний численности давно и хорошо документирован (Фролов и др., 2008; 2010), для кукурузного мотылька нам удалось обнаружить явление цикличности лишь благодаря применению специальным образом организованных наблюдений и особым приемам вариационной статистики (Фролов и др., 2013).

Выявленные с помощью метода вейвлетов нестационарные периодичности (с циклами 9.2 и 17 поколений) вполне очевидно детерминируются разными факторами. Поскольку доказан эффект запаздывания (delayed density dependence), то помимо модифицирующих, среди механизмов цикличности динамики численности кукурузного мотылька, безусловно должны действовать и регулирующие факторы. Так, результаты более чем 20-летних наблюдений дают основания предполагать, что за периодические депрессии численности локальной популяции вредителя в Краснодарском крае ответственны повышенная смертность от паразитоидов (Фролов, 2004; Фролов и др., 2013).

Гораздо нагляднее картина циклических изменений численности изучаемого объекта видна в логарифмическом масштабе (рисунок 5.2.1). При таком представлении данных еще более четко видны три периода монотонных подъемов численности (1994-2002, 2003-2010 и 2013-2017), разделенных состояниями депрессий, когда, в течение 8-9 лет происходил более или менее монотонный рост численности насекомого, потом в течение примерно 1-1.5 лет численность резко сокращается, а затем цикл повторяется вновь.

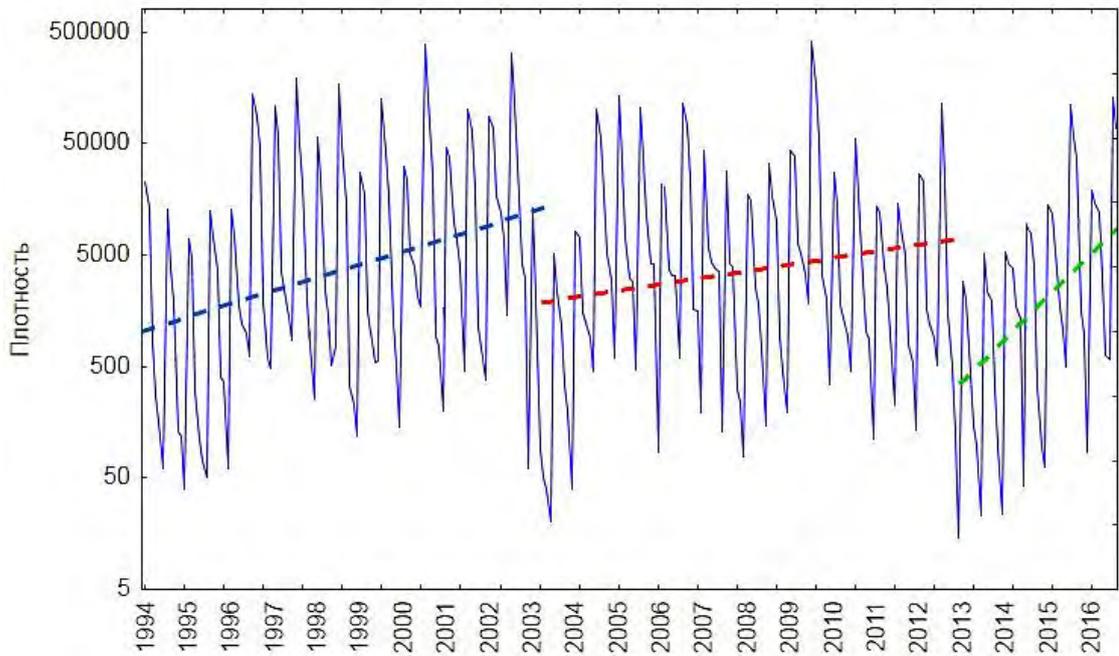


Рисунок 5.2.1. Динамика плотности локальной популяции кукурузного мотылька на модельной территории, представленная в логарифмическом масштабе (линейный масштаб см. на рисунке 5.1.1). Пунктиром обозначены тренды изменений плотности в 1994-2002 (синяя линия), 2003-2010 (красная линия) и 2013-2017 (зеленая линия)

Знание закономерностей колебаний численности насекомых и особенностей регулирующих механизмов служит теоретической основой защиты растений от сельскохозяйственных вредителей. Колебания численности, как характерная особенность популяционных систем, могут индуцироваться как модифицирующими факторами — ресурсами и условиями среды (температура, осадки, доступность и качество пищи), так и регулируемыми — паразитами, хищниками и болезнями. Установлено, что на колебания численности кукурузного мотылька оказывают влияние как модифицирующие (независимые от плотности), так и регулирующие (зависимые от плотности) факторы (Schowalter, 2006).

Анализ данных таблиц выживаемости убедительно свидетельствует, что статистически достоверные эффекты регуляции численности кукурузного мотылька обнаруживаются на протяжении большей части жизненного цикла насекомого, в том числе в периоды развития яиц, гусениц и имаго, и лишь во время развития куколок их эффект доказать не удастся (рисунки 5.2.2-5.2.5).

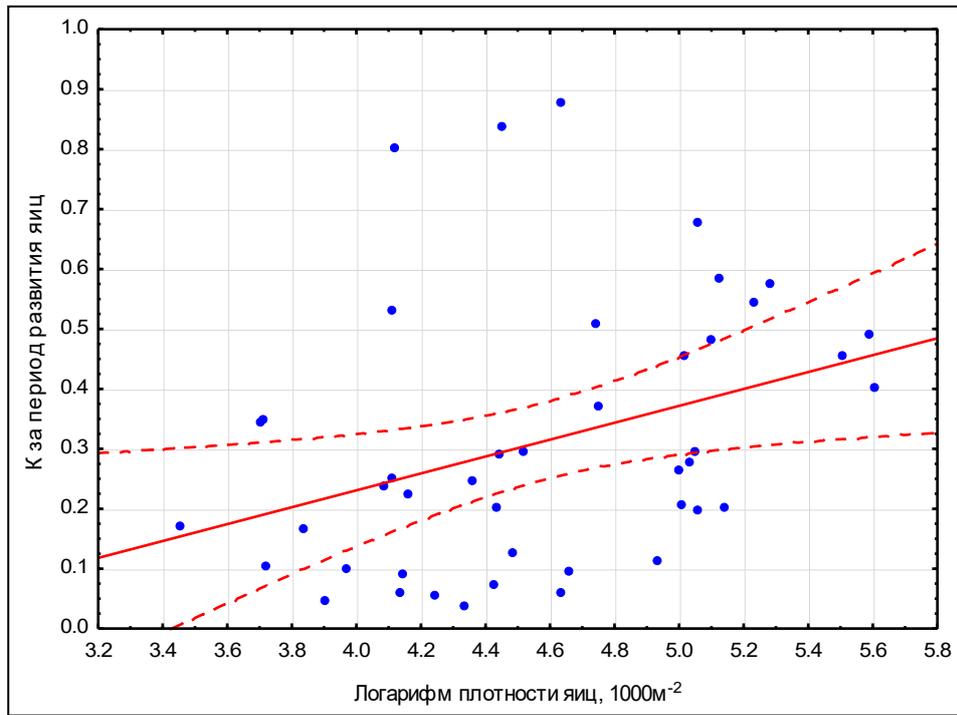


Рисунок 5.2.2. Зависимость смертности, K , за период развития яиц кукурузного мотылька от логарифма плотности яиц, обобщенная совокупность данных по первым и вторым генерациям насекомого в сезоне

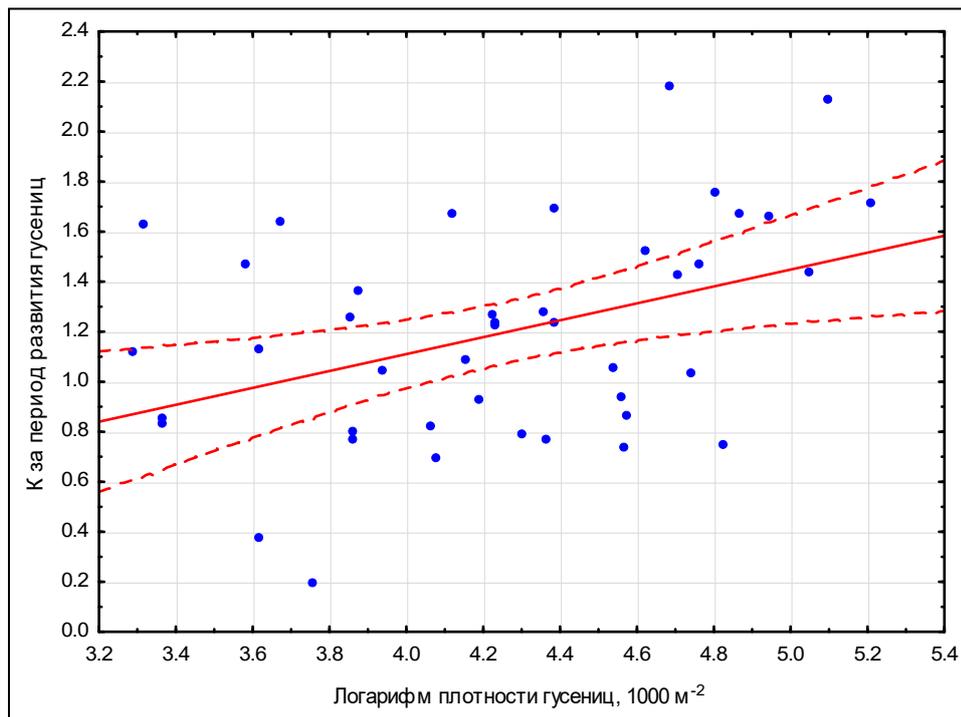


Рисунок 5.2.3. Зависимость смертности, K , за весь период развития гусениц кукурузного мотылька 1-5 возрастов от логарифма плотности гусениц, обобщенная совокупность данных по первым и вторым генерациям насекомого в сезоне

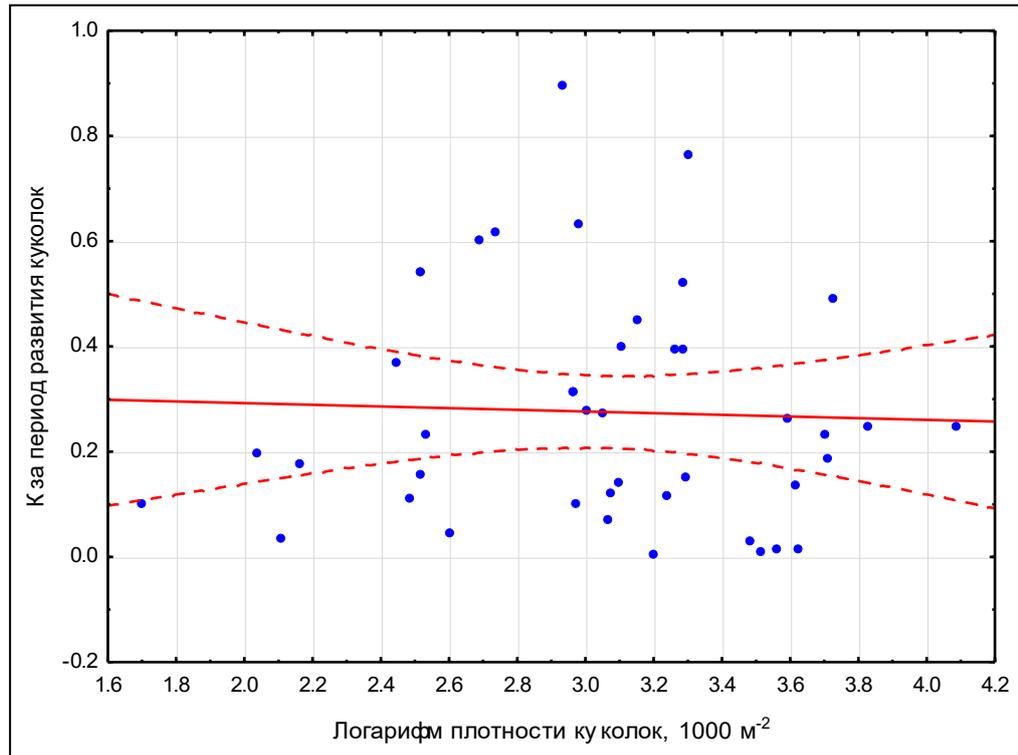


Рисунок 5.2.4. Зависимость смертности, K , за период развития куколок кукурузного мотылька от логарифма плотности куколок, обобщенная совокупность данных по первым и вторым поколениям насекомого в сезоне

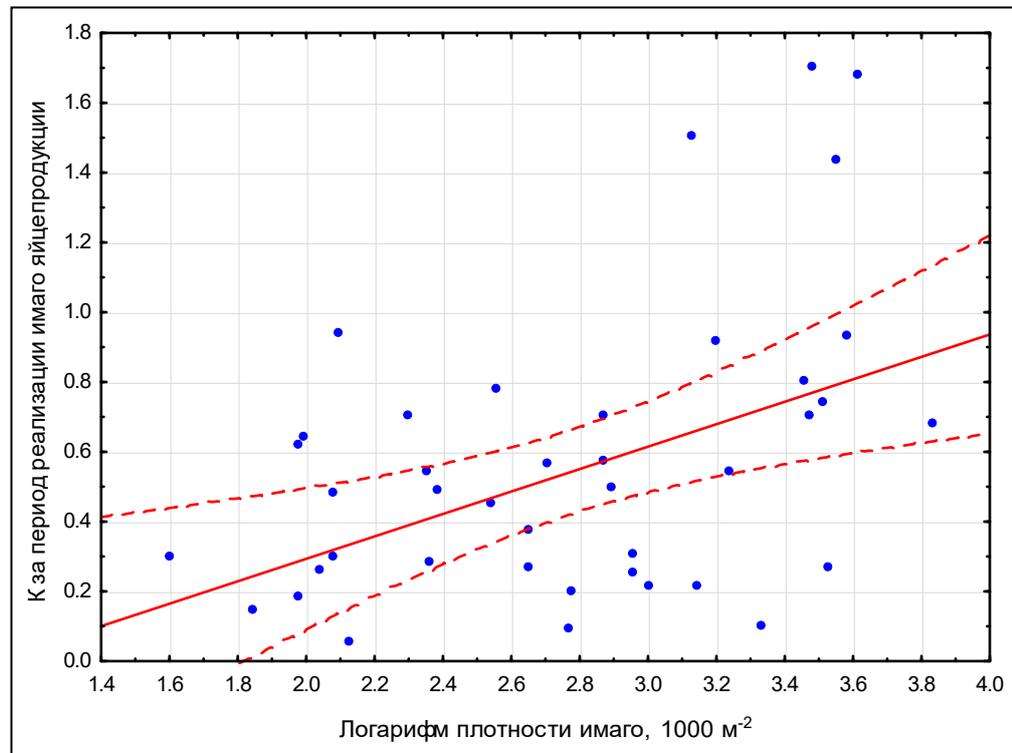


Рисунок 5.2.5. Зависимость смертности, K за период реализации яйцепродукции имаго кукурузного мотылька от логарифма плотности имаго, обобщенная совокупность данных по первым и вторым поколениям насекомого в сезоне

Соответственно, эффект зависимости общей смертности за поколение от исходной плотности (плотности яиц) доказывается с высокой достоверностью (рисунок 5.2.6), свидетельствуя об эффективной регуляции численности насекомого в сезоне.

Анализ зависимостей смертности от плотности отдельно по поколениям в сезоне свидетельствует, что эффекты регуляции действуют лишь во время развития вторых, но не первых генераций в сезоне (рисунок 5.2.7, 5.2.8). Казалось бы, этот вывод противоречит сделанному в предыдущей главе заключению о том, что рост численности популяции кукурузного мотылька после выхода из состояния депрессии реализуется в периоды развития первых генераций благодаря ослаблению действия регулирующих факторов. Однако, если иметь в виду, что динамика численности насекомого в разные ее фазы подчиняется разным законам, то противоречия нет, т.к. во время депрессий плотность насекомого поддерживается на низком уровне благодаря действию таких природных регуляторов, как трихограмма и хабробракон, в фазу роста численности действие этих регуляторов ослабляется, и при достижении объектом высокой численности действие регуляторов в период развития первой генерации становится неощутимым на фоне регуляции, действующей во время развития вторых генераций в сезоне.

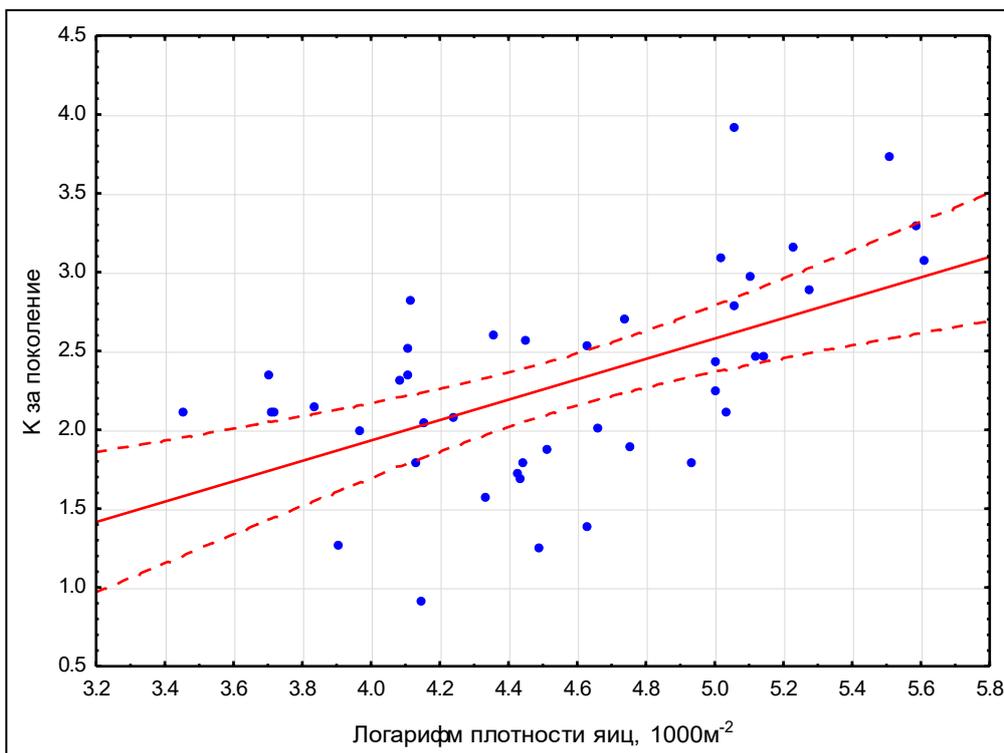


Рисунок 5.2.6. Зависимость смертности кукурузного мотылька за поколение, K , от логарифма плотности яиц, обобщенная совокупность данных по первым и вторым поколениям насекомого в сезоне

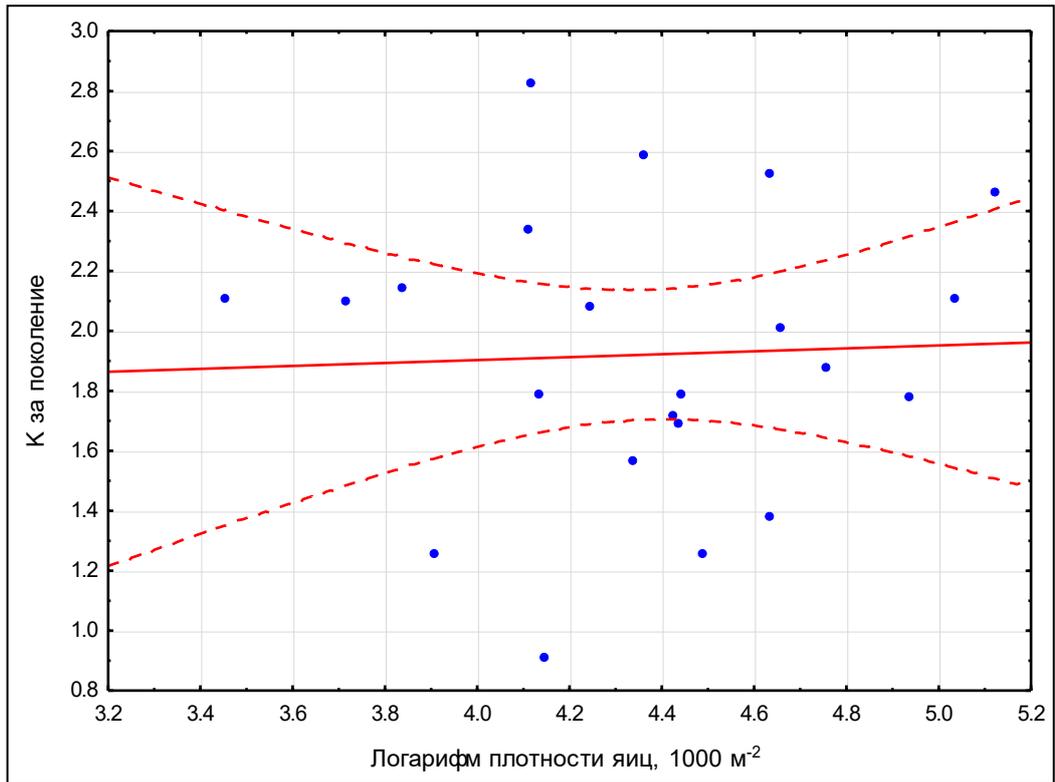


Рисунок 5.2.7. Зависимость смертности кукурузного мотылька за поколение, K , от логарифма плотности яиц, совокупность данных 1994-2017 гг. по первым генерациям насекомого в сезоне

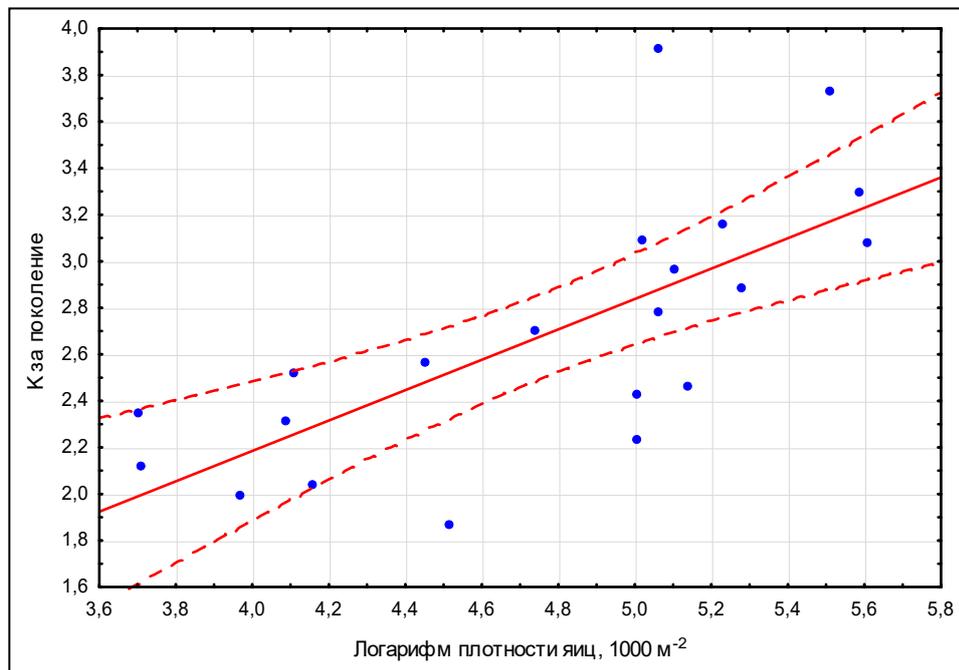


Рисунок 5.2.8. Зависимость смертности кукурузного мотылька за поколение, K , от логарифма плотности яиц, совокупность данных 1994-2017 гг. по вторым генерациям насекомого в сезоне

В первом поколении индекс размножения насекомого не обнаруживает зависимости от исходной плотности (яиц) (рисунок 5.2.9).

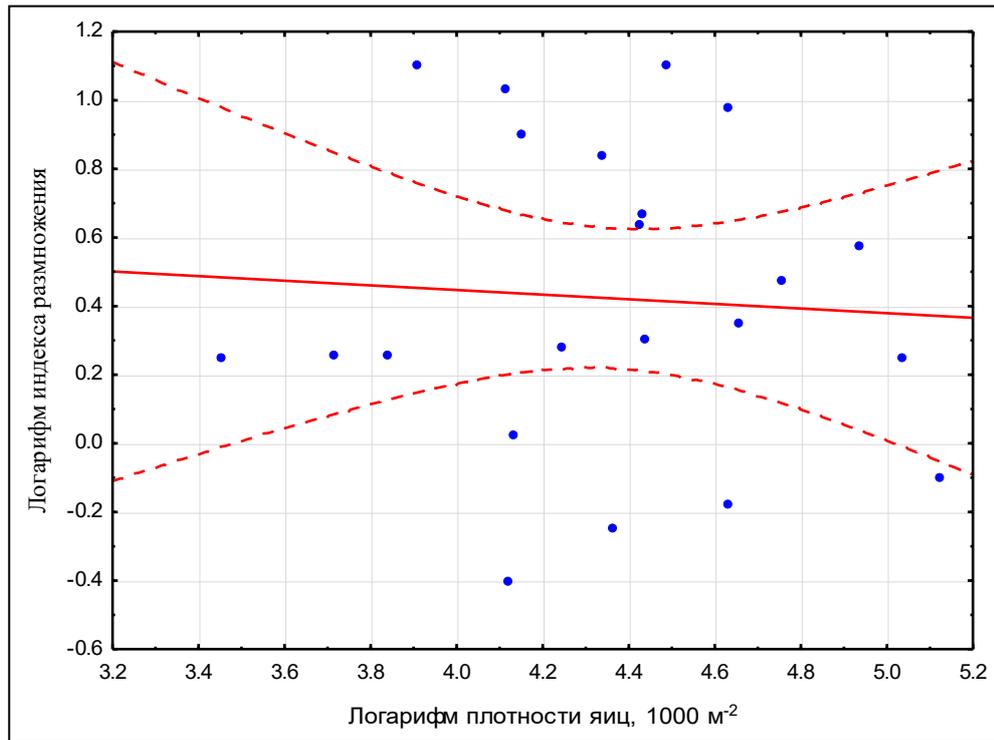


Рисунок 5.2.9. Зависимость логарифма индекса размножения насекомых от логарифма начальной плотности поколения (плотности яиц), совокупность данных по первым генерациям насекомого в сезоне

Однако, как во втором поколении, так и в обобщенной совокупности данных по обеим генерациям индекс размножения насекомого обнаруживает достоверную связь с исходной плотностью поколения (рисунок 5.2.10-5.2.11).

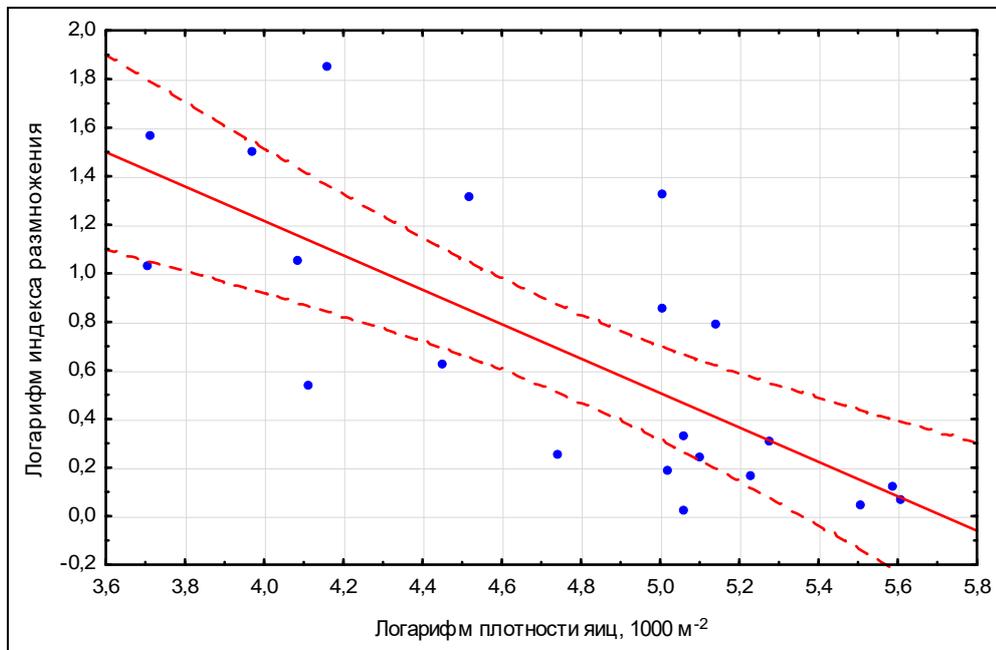


Рисунок 5.2.10. Зависимость логарифма индекса размножения насекомых от логарифма начальной плотности поколения (плотности яиц), совокупность данных по вторым генерациям насекомого в сезоне

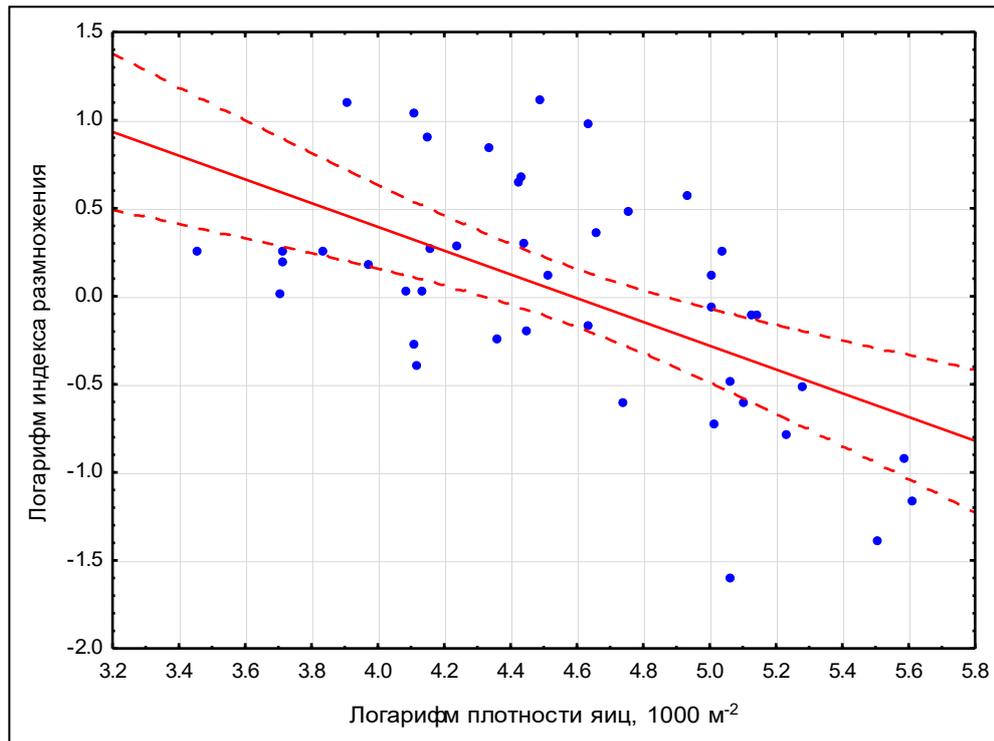


Рисунок 5.2.11. Зависимость логарифма индекса размножения насекомых от логарифма начальной плотности поколения (плотности яиц), совокупность данных по первой и второй генерациям насекомого в сезоне

Таким образом, представленный выше анализ данных дает основание полагать, что нестационарные циклы колебаний численности локальной популяции кукурузного мотылька с периодом колебаний порядка 9-11 генераций вероятнее всего следует интерпретировать как индуцированные эффектами биотических регулирующих факторов.

С другой стороны, имеется немало публикаций, связывающих многолетнюю динамику численности животных с циклическими изменениями погодно-климатических факторов (Формозов, 1935; Наумов, 1948; Cary, Keith, 1979; Максимов, 1984 и др.). Так, согласно А.В. Шнитникову (1969), длительность отдельных внутривековых циклов колеблется от 20-30 до 45-47 лет и на их фоне формируются еще циклы продолжительностью в 7-11 лет.

Ниже представлен материал, освещающий связь многолетней динамики численности кукурузного мотылька и с циклическими изменениями абиотических факторов. Ранее (Фролов, 2006; Серапионов, 2008) была выявлена зависимость

выживаемости кукурузного мотылька в период развития первых генераций в сезоне от погодных условий (температуры, осадков, влажности воздуха) мая — начала июня. Проведенные расчеты (с использованием удлинённых на 10 лет рядов данных) полностью подтвердили сделанные ранее выводы (рисунки 5.2.12-5.2.13).

За период многолетних наблюдений среднемесячные температуры воздуха и суммы осадков на модельной территории, связь вариации которых с динамикой численности кукурузного мотылька установлена, обнаружили изменения, имевшие разнонаправленные тренды (соответственно, в 1994-2004 и 2005-2015 гг.) (рисунки 5.2.14-5.2.15).

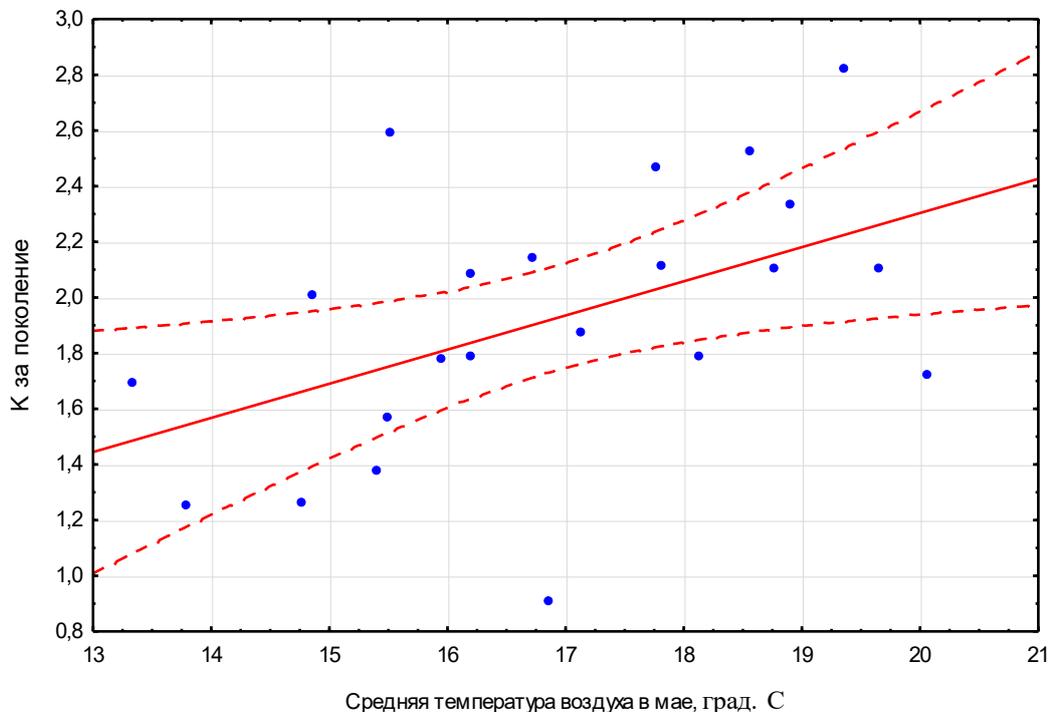


Рисунок 5.2.12. Связь между среднемесячной температурой воздуха в мае, и общей смертностью кукурузного мотылька, К за период развития первых генераций насекомого в сезоне

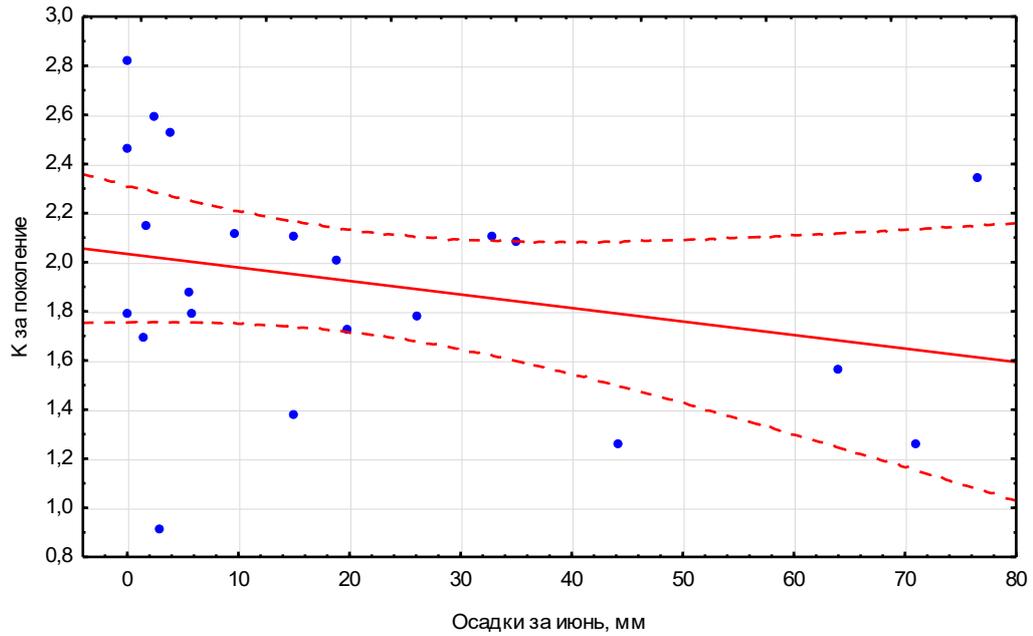


Рисунок 5.2.13. Связь между суммой осадков, мм, выпавших за первую декаду июня, и общей смертностью кукурузного мотылька, K , за период развития первых генераций насекомого в сезоне

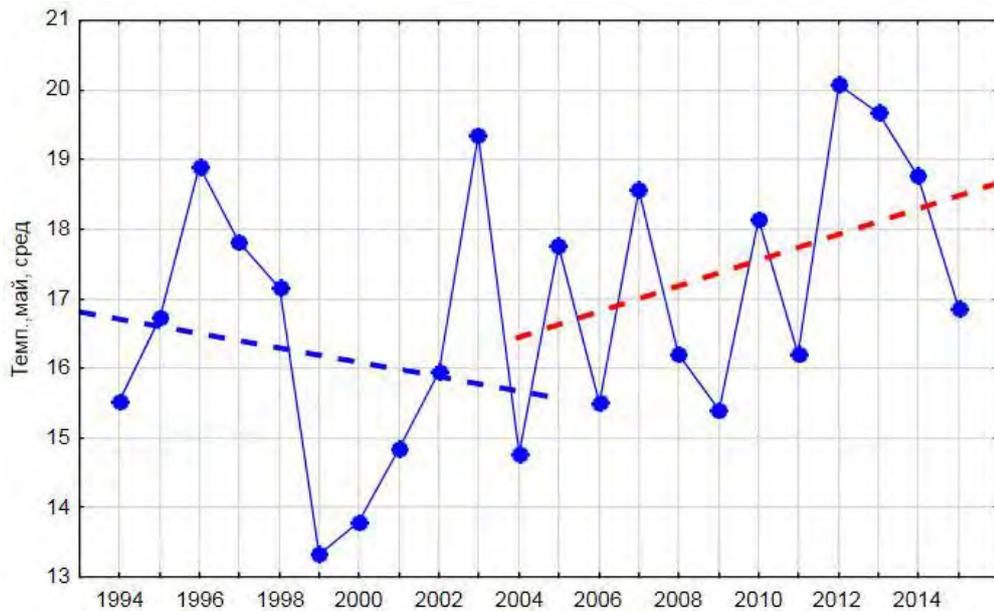


Рисунок 5.2.14. Среднемесячные температуры воздуха на модельной территории в мае и тренды их изменений в 1994-2004 (синяя пунктирная линия) и 2005-2015 (красная пунктирная линия)

В полном соответствии с выявившимися трендами погодно-климатических факторов, происходили и соответствующие изменения в многолетней динамике численности кукурузного мотылька, например, плотностей яиц и гусениц, причем, они выявлялись не только в периоды развития первых, но и вторых

генераций в сезоне (рисунки 5.2.16-5.2.17). Так, в первую половину учетного периода (1994-2005 гг.) отмечалась тенденция к росту численности (рисунки 5.2.18, 5.2.19), а во вторую — спаду (рисунки 5.2.20, 5.2.21).

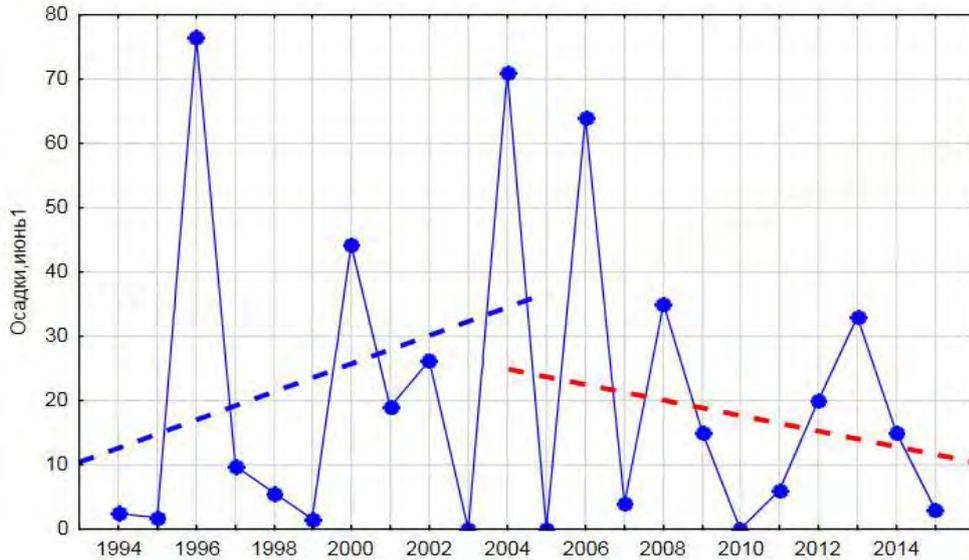


Рисунок 5.2.15. Осадки за первую декаду июня на модельной территории и тренды их изменений в 1994-2004 (синяя пунктирная линия) и 2005-2015 гг. (красная пунктирная линия)

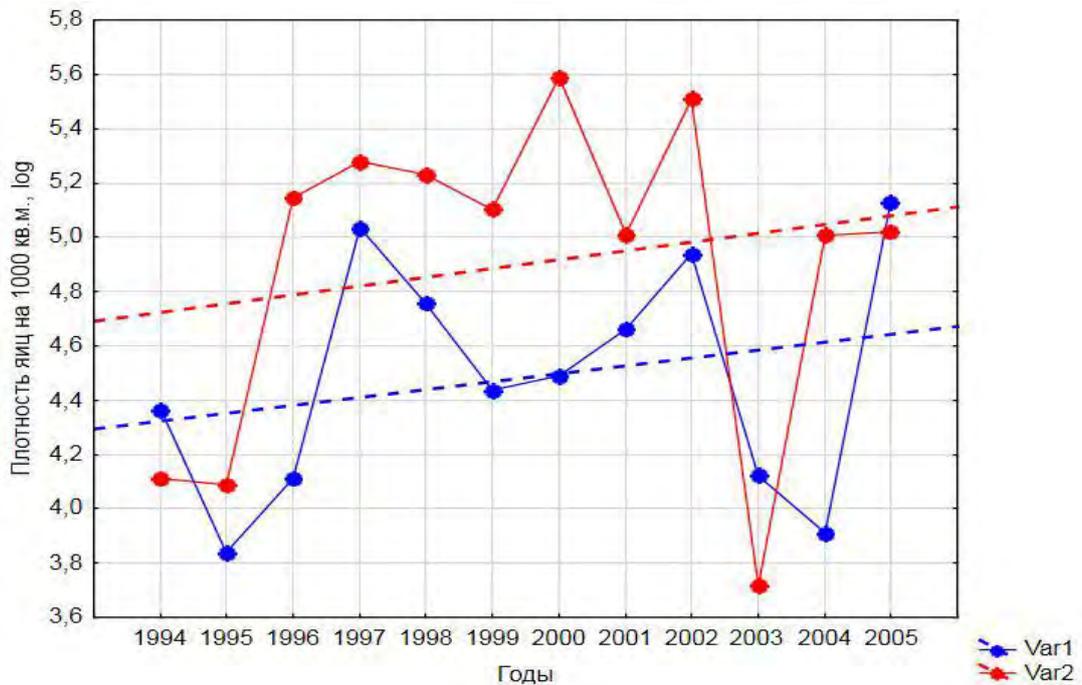


Рисунок 5.2.16. Динамика средних и тренды изменений (пунктир) плотностей отложенных на посевах кукурузы яиц кукурузного мотылька ($\log x$) в пределах модельной территории за периоды развития первых (синий цвет) и вторых генераций в сезоне (красный цвет) в 1994-2005 гг.

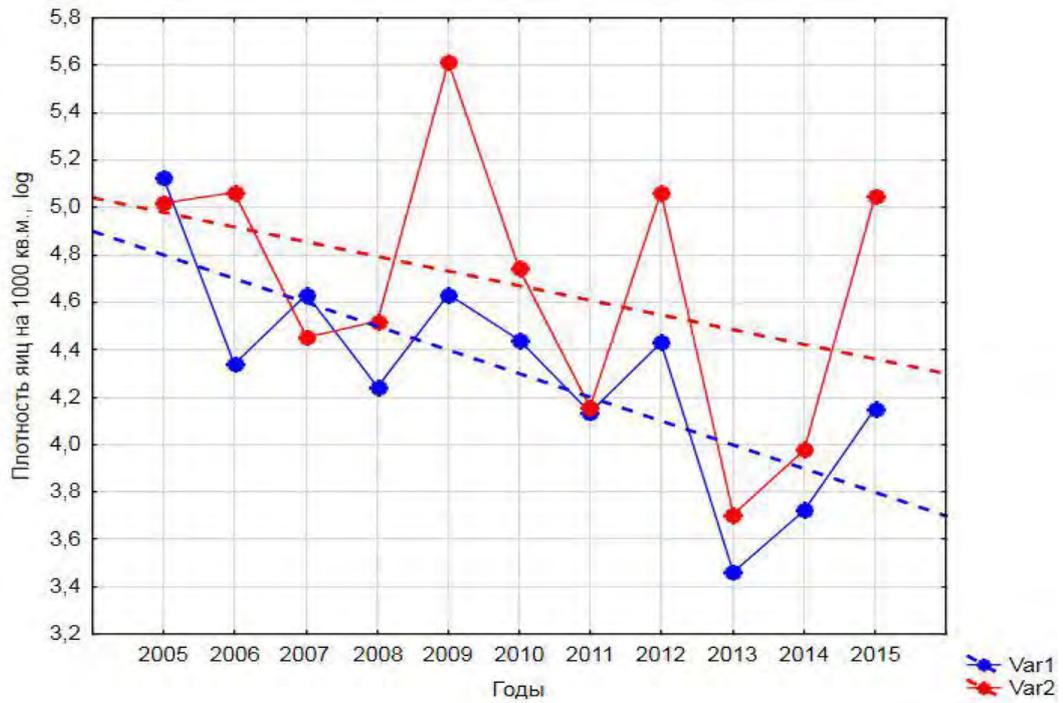


Рисунок 5.2.17. Динамика средних и тренды изменений (пунктир) плотности отложенных на кукурузу яиц кукурузного мотылька ($\log x$) в пределах модельной территории за периоды развития первых (синий цвет) и вторых генераций в сезоне (красный цвет) в 2005-2015 гг.

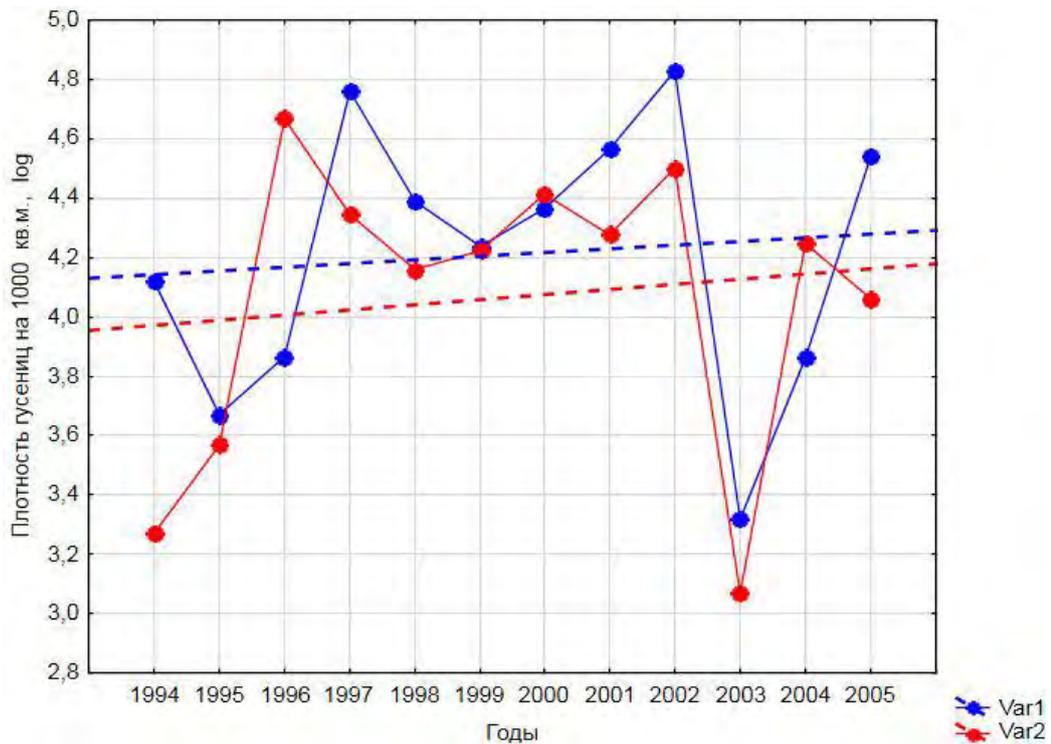


Рисунок 5.2.18. Динамика средних и тренды изменений (пунктир) плотностей питающихся на кукурузе гусениц кукурузного мотылька ($\log x$) в пределах модельной территории за периоды развития первых (синий цвет) и вторых генераций в сезоне (красный цвет) в 1994-2005 гг.

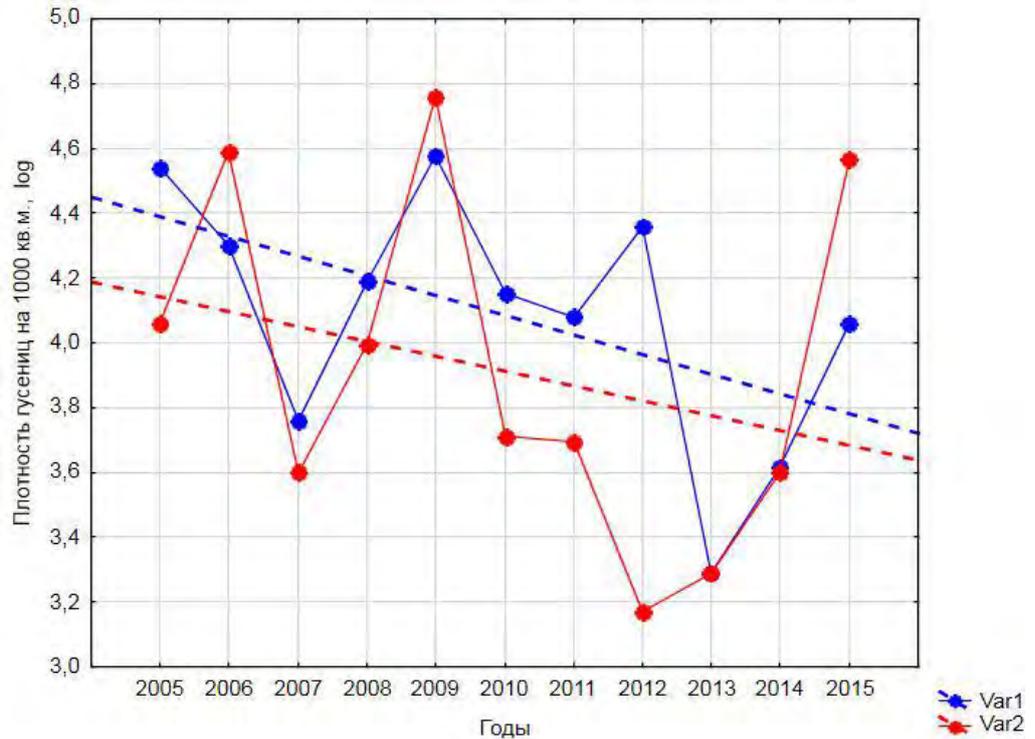


Рисунок 5.2.19. Динамика средних и тренды изменений (пунктир) значений плотностей питающихся на кукурузе гусениц кукурузного мотылька ($\log x$) в пределах модельной территории за периоды развития первых (синий цвет) и вторых генераций в сезоне (красный цвет) в 2005-2015 гг.

Таким образом, хотя в настоящее время мы располагаем для анализа всего лишь 23-х летними рядами численностей вредителя, вывод о том, что нестационарная периодичность с длиной волны порядка 17 генераций связана с циклическими изменениями погодно-климатических факторов, кажется вполне оправданным.

5.3. Динамика устойчивости кукурузы к кукурузному мотыльку в многолетнем аспекте

Динамика численности насекомых — одна из важнейших и одновременно наиболее сложных проблем в энтомологии (Barbosa, Schultz, 2012). Колебания численности растительноядных членистоногих обуславливаются сложными взаимодействиями экологических факторов, включая эффекты погоды, кормовых

растений, хищников, паразитов, возбудителей болезней и хозяйственной деятельности человека (Hunter, Price, 1992; Estes, 1996; Павлюшин и др., 2008). Логично полагать, что в агроценозах с их упрощенной структурой управление численностью вредных членистоногих в первую очередь детерминируется пищевым фактором, т.е. устойчивостью растений-хозяев (Шапиро, Вилкова, 1986). В то же время в научной литературе трудно найти факты, характеризующие роль устойчивости растений-хозяев в многолетней динамике численности популяций вредителей. Система «кукуруза — кукурузный мотылек» весьма удобна для оценки вклада устойчивости хозяина в многолетнюю динамику численности фитофага, ибо с одной стороны культура отличается высокой эффективностью как природной (Duvick, 2005), так и полученной трансгенным путем (Siegfried, Hellmich, 2012) устойчивости, а с другой — накоплен богатый фактический материал по динамике численности вредителя как в Европе (Ваца et al., 2007; Фролов и др., 2013), так и Северной Америке (Chiang, Hodson, 1972; Hudon, LeRoux, 1986).

На протяжении многих лет в НПО «КОС-МАИС» (пос. Ботаника Краснодарского края) осуществляются сортооценки поврежденности кукурузным мотыльком первого поколения гибридов кукурузы отечественной и зарубежной селекции в экологических испытаниях (от 250 до 600 образцов ежегодно) при одновременном проведении учетов плотности и смертности насекомого на товарных посевах кукурузы во время развития двух поколений насекомого в сезоне, что позволяет строить полные таблицы выживаемости, помогающие оценивать эффекты тех или иных экологических факторов на динамику численности вредителя (Фролов и др., 2012).

Анализ результатов сортооценок свидетельствуют, что уровень природной устойчивости к вредителю у коммерческих гибридов непрерывно растет. Так, с 2000 г. по настоящее время средний уровень поврежденности листьев гусеницами у гибридов в испытаниях снизился на 46%, что позволяет оценить ежегодный прирост устойчивости в 2.3% (рисунок 5.3.1).

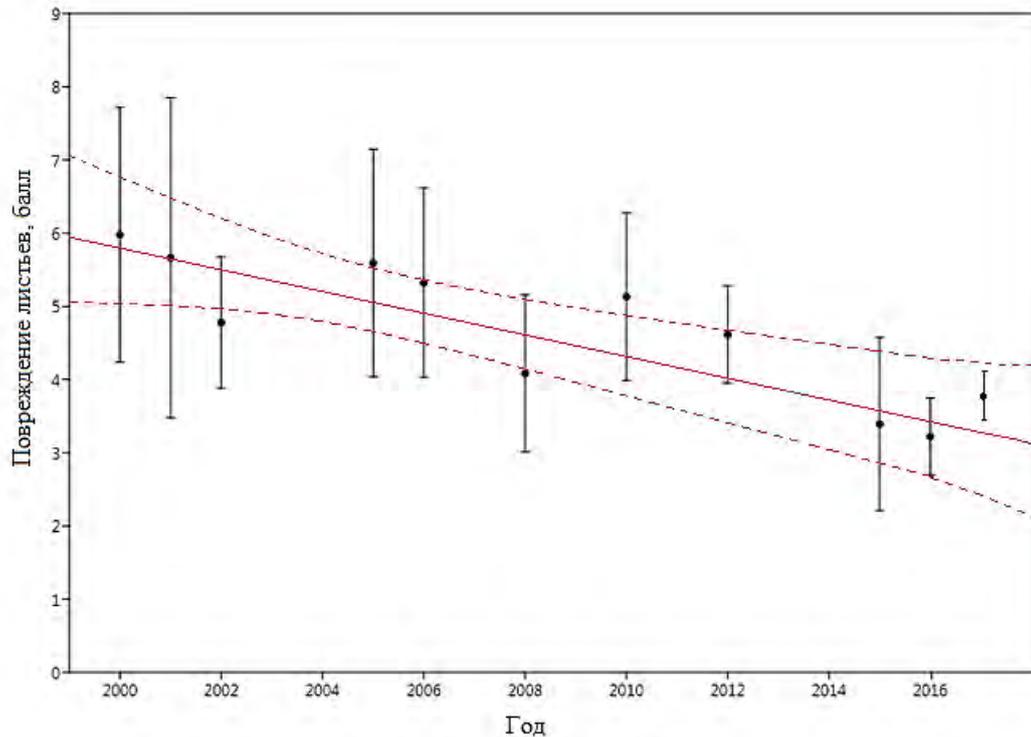


Рисунок 5.3.1. Динамика средних значений и выборочных дисперсий ($\bar{x} \pm D$) оценок поврежденности кукурузным мотыльком гибридов кукурузы в экологических испытаниях, проводившихся в НПО «КОС-МАИС» в 2000-2017 гг.

Таким образом, представленные выше материалы позволяют связать периодичность динамики численности фитофага с особенностями его бивольтинного жизненного цикла, с эффектами действующих с запаздыванием негативно зависящих от плотности факторов (паразитоиды), и с многолетними колебаниями погодно-климатических факторов, а именно температуры и осадков, действующих в период достижения численностью насекомого минимума, т.е. когда завершается развитие особей перезимовавшего поколения и начинается развитие первого. Неуклонно растущий уровень устойчивости растения-хозяина безусловно оказывает важное стабилизирующее воздействие на колебания численности вредителя, в результате чего вспышки массового размножения насекомого характеризуются меньшей амплитудой.

ГЛАВА 6. СИНТЕТИЧЕСКИЕ ПОЛОВЫЕ ФЕРОМОНЫ ДЛЯ МОНИТОРИНГА ЧИСЛЕННОСТИ КУКУРУЗНОГО МОТЫЛЬКА

Синтетические половые феромоны кукурузного мотылька издавна пытаются использовать для мониторинга численности вредителя (Klun et al., 1979; Klun, Maini, 1979; Kalinova et al., 1994; Sorenson et al., 2005; Reardon et al., 2006; Войняк, Ковалев, 2010, и др.). Начиная с 70-х годов прошлого века, проведена большая работа по совершенствованию технологий применения феромонных ловушек, модификации их конструкций и оптимальному размещению во времени и пространстве (Starratt, McLeod, 1976; Fletcher-Howell et al., 1983; Durant et al., 1986; Webster et al., 1986; Thompson et al., 1987; Derrick et al., 1992; Bartels et al., 1997; Reardon et al., 2006; Pelozuelo, Frerot, 2006, и т.д.) и в итоге в настоящее время феромонные ловушки нашли широкое применение во многих странах мира для мониторинга численности и сигнализации начала лёта насекомого (Fletcher-Howell et al., 1983; Durant et al., 1986; Kalinova et al., 1994; Keszthelyi, Lengyel, 2003; Войняк, Ковалев, 2010, Bereś, 2012, 2013, 2014). При этом накопленный многолетний архив данных (Sorenson et al., 2005) имеет не только теоретическое, но и немалое прикладное значение, ведь на базе оценок корреляций числа пойманных в ловушки самцов с плотностями отложенных яиц и питающихся на растениях гусениц, а также поврежденностью растений, разрабатываются региональные системы принятия решений о проведении защитных мероприятий против кукурузного мотылька (Maini, Burgio, 1999; Keszthelyi, Lengyel, 2003; Войняк, Ковалев, 2010).

Технология феромониторинга кукурузного мотылька в нашей стране пока еще разработана слабо, что в том числе связано с недостаточной изученностью популяционной структуры насекомого (Фролов, 2018). Так, в новых северных регионах обитания вредителя (север Воронежской области и Республика Беларусь) оказалось, что самцы местных популяций плохо или же совсем не привлекаются известными композициями (Z, E и ZE 11-14:OAc) (Грушевая и др., 2015; Фролов и др., 2015). Примечательно, что и в соседней с Беларусью юго-

восточной Польше отмечено подобное явление: самцы вредителя стандартными феромонными ловушками отлавливаются довольно плохо (Bereś, 2012).

Хотя в Краснодарском крае успешные испытания феромонных композиций кукурузного мотылька, произведенных в США и Франции, были осуществлены сотрудниками ВИЗР еще в прошлом веке (Фролов, 1984), внедрение феромонов вредителя в производство в те годы по ряду причин не состоялось, что в первую очередь, было обусловлено нестабильностью качества феромонных препаратов отечественного синтеза.



Рисунок 6.1. Самец кукурузного мотылька на кукурузе

В последние годы, учитывая растущее значение феромониторинга в интегрированных системах защиты растений от вредителей (Пятнова, 2011), в крупнейшей отечественной компании АО Щелково Агрохим активно разворачиваются работы по синтезу феромонов широкого круга опасных вредителей сельскохозяйственных культур, включая кукурузного мотылька (рисунок 6.1).

В течение 2014-2017 гг. в соответствии с Соглашением о научном сотрудничестве мы проводили испытания синтетических половых феромонов производства АО Щелково Агрохим (таблица 6.1).

Таблица 6.1. Отлов самцов кукурузного мотылька в ловушки с ПФ в 2014-2017 гг. в п. Ботаника Краснодарского края

Год	Поколение	Гибрид Кукурузы	Число отловленных самцов за период лёта	Кол-во особей на 1 ловушку за поколение
2014	Перезимовавшее	Кубанский 280	6	0.67
		Кубанский 101	4	0.44
	Первое	Кубанский 280	9	1.00
		Кубанский 101	3	0.33
2015	Перезимовавшее	Обский 140	8	0.89
		Кубанский 141	5	0.56

2016	Первое	Кубанский 330	4	0.44
		ДК 3511	7	0.78
		Аполлон 350	22	2.44
		Кубанский 330	46	5.11
		Обский 140	3	0.33
	Перезимовавшее	Кубанский 141	3	0.33
		Леденец	8	0.89
		Кубанский 101	9	1.00
		Кубанский 250	29	3.22
		КомандосKWS	43	4.78
2017	Первое	Кубанский 101	0	0
		Кубанский 250	31	3.44
		KWS 6471	23	2.56
		KWS Командос	7	0.78
		KWS Керберос	10	1.11
	Перезимовавшее	Краснодарский 377	17	1.89
		Кубанский 101	16	1.78
		KWS 6471	12	1.33
		KWS Командос	37	4.11
		KWS Керберос	26	2.89
Первое	Краснодарский 377	21	2.33	
	Кубанский 101	0	0	

В 2014 г. первые самцы перезимовавшего поколения в ловушках были отмечены 22 мая, последние — 5 июня. Первые самцы первого поколения были обнаружены в ловушках 16 июля (максимальное количество за период лета — 5 особей) и они отлавливались вплоть до 28 июля. В 2015 г. самцов перезимовавшего поколения отлавливали с 29 мая по 13 июня. Первые самцы следующего первого поколения обнаруживали в ловушках с 13 июля по 8 августа. Максимальное их число было зафиксировано 3 августа (55 особей). В 2016 г. отлов первых самцов перезимовавшего поколения в ловушки был отмечен 23 мая, последних — 20 июня. Первые самцы первого поколения были обнаружены в ловушках 12 июля. Максимальное их число было зафиксировано 26 июля (53 особи) и самцов в ловушках обнаруживали вплоть до 19 августа. В 2017 г. отлов первых самцов перезимовавшего поколения в ловушки был отмечен 26 мая, последних — 16 июня. Первые самцы следующего первого поколения были

обнаружены в ловушках 13 июля. Максимальное их число было зафиксировано 28 июля (53 особи). Самцов в ловушках обнаруживали по 9 августа.

По многолетним данным в восточной части Краснодарского края начало лёта имаго кукурузного мотылька перезимовавшего поколения обычно регистрируется во второй половине мая и нередко лёт продолжается вплоть до начала июля. Массовая откладка яиц, как правило, отмечается с 8 по 15 июня (Фролов, 2006).

В 2014 г. на учетной территории численность кукурузного мотылька была существенно ниже среднемноголетнего уровня (в среднем плотности яиц и гусениц первого поколения оценивались значениями 5.3 и 13.8 шт./м², второго — 9.4 и 4.0 на 1 м² соответственно), а самцы (среднем от 1 до 3 особей на ловушку за поколение) привлекались исключительно в ловушки с ПФ Z-расы — 97 % цис- и 3 % транс-изомеров тетрадеценилацетата (97:3 Z/E 11-14:OAc) (таблица 6.2).

Таблица 6.2. Отловы самцов кукурузного мотылька на феромонные ловушки в 2014 г.

Гибрид	Всего особей в ловушках с феромоном			Количество особей на ловушку за поколение		
	Z	ZE	E	Z	ZE	E
Перезимовавшее поколение						
Кубанский 101	4	0	0	1.33	0	0
Кубанский 280	6	0	0	2.00	0	0
Всего	10	0	0	3.33	0	0
Среднее	5	0	0	1.67	0	0
Первое поколение						
Кубанский 101	3	0	0	1.00	0	0
Кубанский 280	9	0	0	3.00	0	0
всего	12	0	0	4.00	0	0
среднее	6	0	0	2.00	0	0

В 2015 г. численность кукурузного мотылька выросла (плотности яиц и гусениц первого поколения в среднем составили 13.76 и 5.36 шт./м², второго — 111.84 и 36.8 шт./м² соответственно). В ловушки с ПФ Z-расы (97:3 Z/E 11-14:OAc) было отловлено 90% особей перезимовавшего и 74.4% первого поколений от общего числа пойманных в ловушки особей вредителя, т.е. варианты ПФ ZE и E (35:65 Z/E 11-14:OAc и 1:99 Z/E 11-14:OAc, соответственно)

привлекли по 5% особей в перезимовавшем и 9.3% и 16.3% особей кукурузного мотылька во втором поколении соответственно (таблица 6.3).

Таблица 6.3. Отловы самцов кукурузного мотылька на феромонные ловушки в 2015 г.

Гибрид	Всего особей в ловушках с феромоном			Количество особей на ловушку за поколение		
	Z	ZE	E	Z	ZE	E
Перезимовавшее поколение						
Обский 140	8	0	1	2.67	0	0.33
Кубанский 330	4	1	0	1.33	0.33	0
Кубанский 141	5	0	0	1.67	0	0
Всего	17	1	1	5.67	0.33	0.33
Среднее	5.67	0.33	0.33	1.89	0.11	0.11
Первое поколение						
Обский 140	3	0	0	1.00	0	0
Кубанский 330	46	10	11	15.33	3.33	3.67
Кубанский 141	3	0	2	1.00	0	0.67
ДК 3511	7	2	0	2.33	0.67	0
Аполлон 350	22	6	2	7.33	2.00	0.67
Всего	81	18	15	27.00	6.00	5.00
Среднее	16.20	3.60	3.00	5.40	1.20	1.00

В 2016 г. количество отловленных самцов при учете перезимовавшего поколения в среднем достигало значений 3.83 особи/ловушка и 6.17 особей/ловушка при учёте следующего поколения (таблица 6.4).

Таблица 6.4. Отловы самцов кукурузного мотылька на феромонные ловушки в 2016 г.

Гибрид	Всего особей в ловушках с феромоном			Количество особей на ловушку за поколение		
	Z	ZE	E	Z	ZE	E
Перезимовавшее поколение						
Леденец	8	1	0	2.00	0.25	0
Кубанский 101	9	3	1	2.25	0.75	0.25
Кубанский 250	29	0	1	7.25	0	0.25
Всего	46	4	2	11.5	1.00	0.50
Среднее	15.33	1.33	0.67	3.83	0.33	0.17
1 поколение						
KWS Командос	43	3	2	10.75	0.75	0.50
Кубанский 101	0	1	0	0	0.25	0
Кубанский 250	31	1	0	7.75	0.25	0
Всего	74	5	2	18.5	1.25	0.50
Среднее	24.67	1.67	0.67	6.17	0.42	0.17

В 2017 г. численность кукурузного мотылька достигла весьма высокого уровня (в среднем плотности яиц и гусениц первого поколения оценивались значениями 30.59 и 4.39 шт./м², второго — 148.64 и 55.05 шт./м² соответственно). Количество отловленных самцов в ловушки также возросло, как и плотность отложенных яиц и гусениц старших возрастов (таблица 6.5).

Таблица 6.5. Отловы самцов кукурузного мотылька на феромонные ловушки в 2017 г.

Гибрид	Всего особей в ловушках с феромоном			Количество особей на ловушку за поколение		
	Z	ZE	E	Z	ZE	E
Перезимовавшее поколение						
KWS 6471	23	6	0	7.67	2.00	0
KWS Командос	7	2	0	2.33	0.67	0
KWS Керберос	10	1	1	3.33	0.33	0.33
Краснодарский 377	17	1	0	5.67	0.33	0
Кубанский 102	16	0	0	5.33	0	0
Всего	73	10	1	24.33	3.33	0.33
Среднее	8.11	1.11	0.11	2.70	0.37	0.40
Первое поколение						
KWS 6471	24	23	3	8.00	7.67	1.00
KWS Командос	39	10	4	13.00	3.33	1.33
KWS Керберос	37	21	5	12.33	7.00	1.67
Краснодарский 377	22	28	0	7.33	9.33	0
Всего	122	82	12	40.67	27.33	4.00
Среднее	13.56	9.11	1.33	4.52	3.04	0.44

Таким образом, в период проведения испытаний ПФ количество отловленных самцов кукурузного мотылька (рисунок 6.1) росло год от года. Параллельно с возросшим числом отловленных самцов плотности яиц и гусениц фитофага на растениях также увеличивались (таблица 6.6).

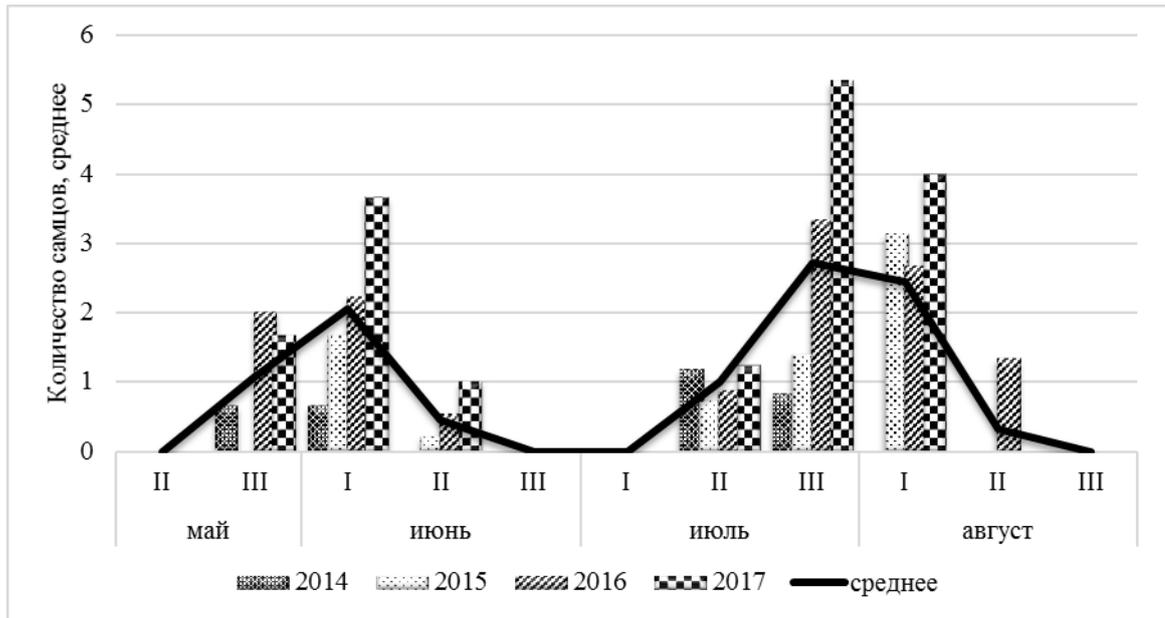


Рисунок 6.2. Динамика отлова самцов перезимовавшего и первого поколений кукурузного мотылька в ловушки с феромоном Z-расы в 2014-2017 г.

Таблица 6.6. Количество имаго (отловленных в ловушки с ПФ Z-расы), плотность яиц и гусениц кукурузного мотылька на учетных посевах кукурузы (2014-2017 гг.)

Год	1 поколение			2 поколение		
	самец/ ловушка	яйца/м ²	гусеницы/м ²	самец/ ловушка	яйца/м ²	гусеницы/м ²
2014	1.67	5.27	3.70	2.00	9.40	3.97
2015	1.89	13.76	5.36	9.00	111.84	36.80
2016	5.11	19.10	12.10	8.22	130.11	40.90
2017	8.11	30.59	4.39	13.56	148.64	55.05

Таким образом, полученные материалы подтверждают известное положение о том, что феромонные ловушки могут быть использованы для мониторинга динамики лёта кукурузного мотылька. Однако помимо этого представляет большой практический интерес вопрос о том, могут ли ПФ быть использованы для прогнозирования достижения популяцией вредителя пороговых значений плотности на посевах кукурузы. Иными словами, можно ли по результатам отловов ПФ самцов вредителя судить о том, достигнет ли численность гусениц дочернего поколения на посевах кукурузы, плотности, превышающей порог вредоносности, или нет. В качестве значений ЭПВ для дальнейших расчетов мы использовали известную молдавскую модель: одного самца, пойманного на ловушку за ночь, как эквивалента ЭПВ (Боубэтрын, Войняк, 1981).

Сначала проведем регрессионный анализ средних значений отловов самцов ПФ и фактических значений плотностей преимагинальных стадий насекомого на растениях за поколение. Оказалось, что достоверность регрессии средних значений плотностей яиц на посевах кукурузы в дочернем поколении на число пойманных самцов родительского поколения в сезоне в ловушки с феромоном Z-расы (рисунок 6.3) доказывается на уровне значимости $p = 0.0098$: линейная модель описывает 98.05 % вариации зависимой переменной (рисунок 6.4). Весьма строгая корреляция между числом отловленных в ловушки самцов и плотностью яйцекладок вредителя на растениях была также установлена и для других зон распространения кукурузного мотылька (Войняк, Ковалев, 2010), но далеко не везде (Рябчинская, 2016).



Рисунок 6.3. Отловленные в ловушку самцы кукурузного мотылька перезимовавшего поколения

Выявление сильной связи между средними значениями численности самцов в ловушках и плотности яиц позволяет перейти к расчетам ожидаемого порога вредоносности кукурузного мотылька по материалам отловов самцов на ПФ. Сначала отметим, что для первого поколения между плотностями яиц (Y) и гусениц старших возрастов (X) в расчете на 1 м^2 посева наблюдается достаточно тесная связь (рисунок 6.5), описываемая уравнением регрессии $Y = 18.23 + 3.76 \times X$, т.е. средняя плотность 5.1 гусениц/ м^2 посева в среднем ожидается при плотности 21.4 яиц/растение. Ожидается, что для первого поколения кукурузного мотылька при густоте посева 60 тыс./га пороговые значения плотности составят в среднем

3.7 самца/ловушка или наличие 36 яиц/м². Поскольку средний размер яйцекладки у кукурузного мотылька первого поколения на кукурузе составляет 13.2 яиц (Фролов, Малыш, 2004), это означает, что достижение порога вредности, равного 1 взрослой гусенице на растение, следует ожидать, если за весь период откладки яиц на каждое растение в среднем будет отложено в среднем 2.9 кладки яиц.

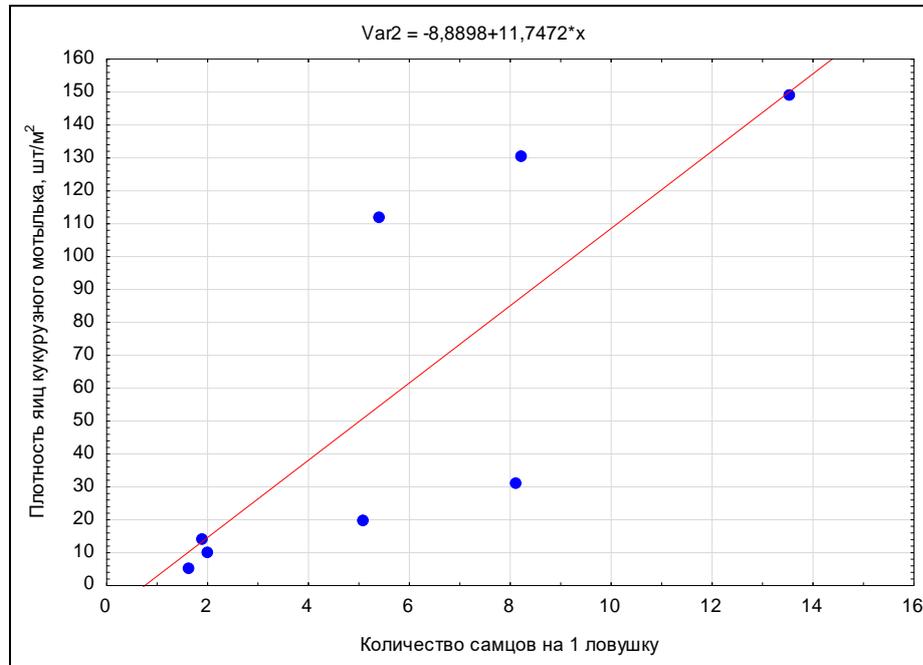


Рисунок 6.4. Связь между средней оценкой плотности отложенных яиц в дочернем поколении и средним числом отловленных самцов в родительском поколении кукурузного мотылька в ловушки с ПФ Z расы в 2014-2017 гг.

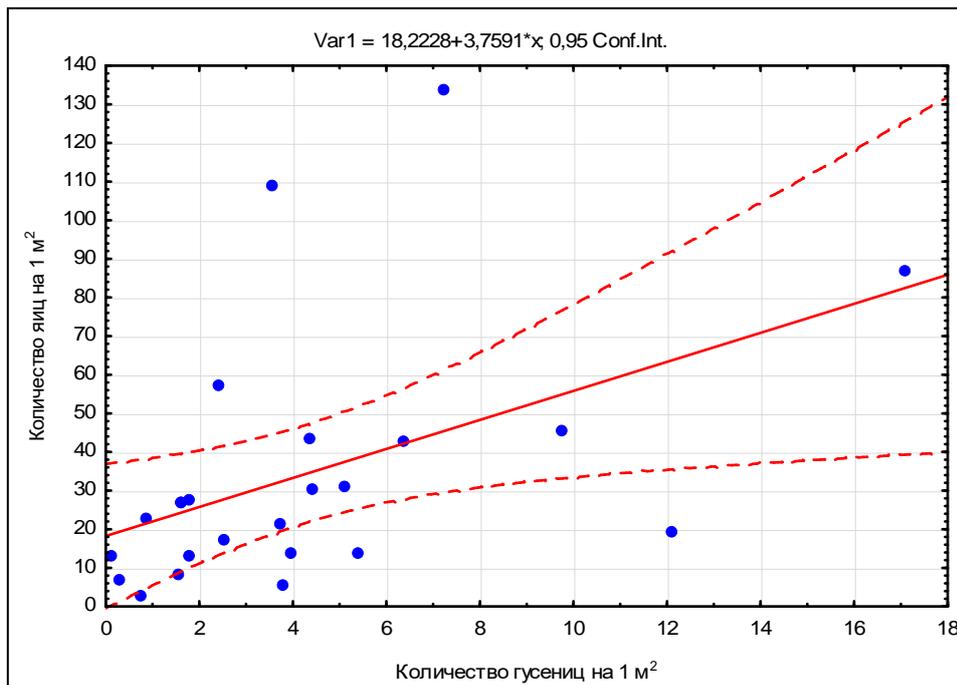


Рисунок 6.5. Связь между плотностью отложенных яиц и числом гусениц старших возрастов первого поколения кукурузного мотылька на посевах кукурузы в 2014-2017 гг.

Для второго поколения связь между плотностью яиц (Y) и гусениц старших возрастов (X) в расчете на 1 м² посева (рисунок 6.6) описывается уравнением регрессии $Y = 34.63 + 4.41 \times X$, т.е. плотность 12.6 гусениц/м² посева в среднем ожидается при исходной плотности 43.8 яиц/растение. Ожидается, что для второго поколения кукурузного мотылька при густоте посева 60 тыс./га пороговые значения плотности составят отловленных 4.9 самца/ловушка или наличие 50 яиц/м². Средний размер яйцекладки у кукурузного мотылька второго поколения на кукурузе составляет 19.5 яиц (Фролов, Малыш, 2004), и это означает, что достижение порога вредности, равного 2 взрослым гусеницам на растение, следует ожидать, если за весь период откладки яиц на каждое растение в среднем будет отложено 2.6 яйцекладки.

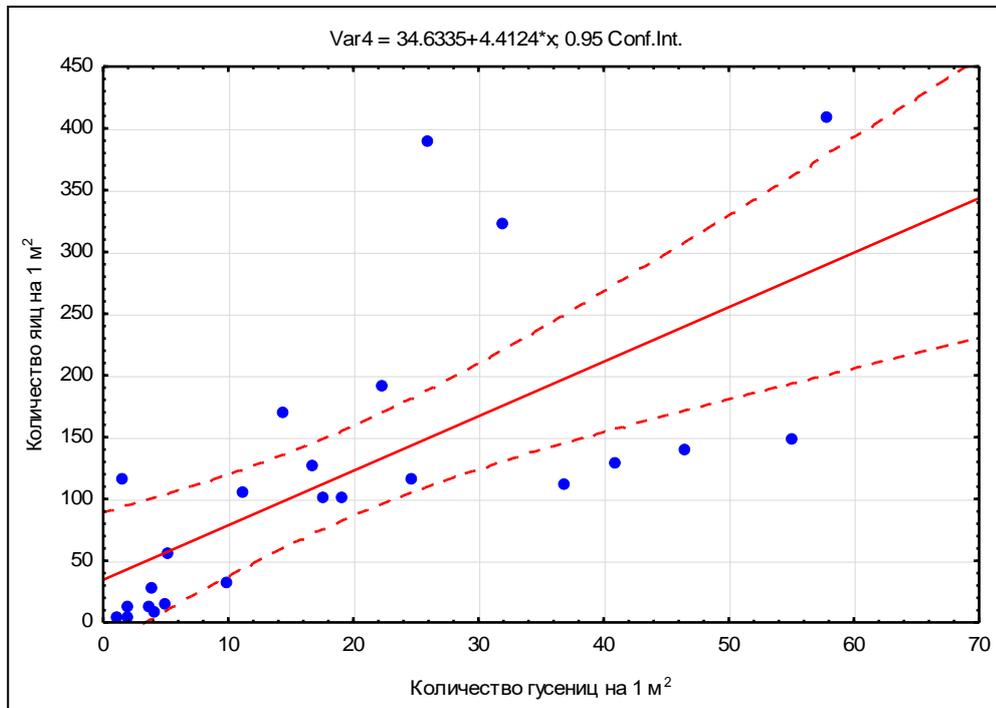


Рисунок 6.6. Связь между плотностью отложенных яиц и числом гусениц старших возрастов второго поколения кукурузного мотылька на посевах кукурузы

Известно, что из 1 кладки среднего размера обычно доживает чуть более одной гусеницы 5 возраста, которая и наносит экономически ощутимый вред растению (Фролов, 2006). Достоверность полученных средних оценок за поколение оценок базируется на наблюдениях, проведенных на растительном материале разного генетического происхождения и в широком диапазоне

погодных условий, сложившихся в 2014-2017 гг. Результаты испытаний феромонов и учётов плотностей яиц 2014-2017 гг. свидетельствуют о принципиально важном моменте: наличии тесной связи между средними оценками числа отловленных самцов на 1 ловушку за родительское поколение и средней плотностью отложенных в дочернем поколении яиц в расчете на 1 м² посева кукурузы (рисунок 6.7).

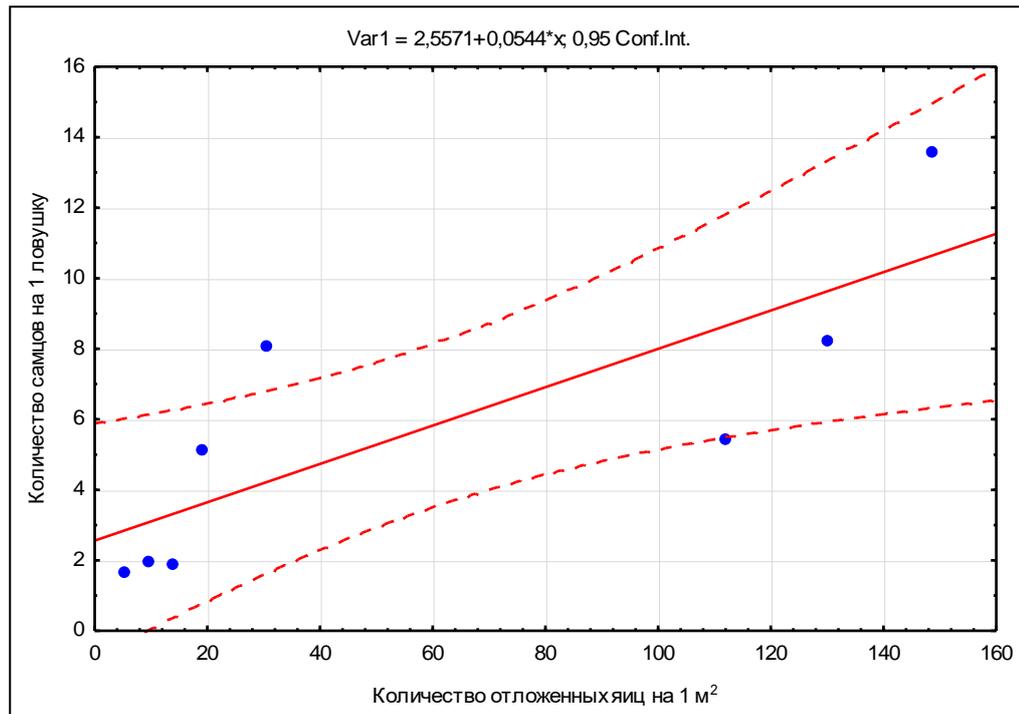


Рисунок 6.7. Связь между численностью отловленных в феромонные ловушки самцов кукурузного мотылька перезимовавшего поколения и плотностью гусениц первого поколения в ловушки с ПФ Z-расы

Естественно, что информация о достижении порогового значения плотностью гусениц кукурузного мотылька старшего возраста неактуальна с точки зрения своевременного применения мер борьбы с вредителем, например, обработки инсектицидами, которую надо проводить гораздо раньше, т.е. до того момента, как ущерб растениям уже будет нанесен. Соответствующие пороговые значения плотностей кукурузного мотылька, основанные на модели, в соответствии с которой отлов одного самца на ловушку за ночь соотносится с ЭПВ кукурузного мотылька на зерновой кукурузе (Bode, Calvin, 1990; Войняк, Ковалев, 2010), представлены в таблице 6.7.

Таблица 6.7. Пороговые значения плотности кукурузного мотылька на различных стадиях развития вредителя на зерновой кукурузе, в расчете на 1 растение

Стадия развития вредителя	Первое поколение	Второе поколение
Самцы	3.7	4.9
Яйца	21.4	43.8
Гусеницы старшего возраста	0.8	2.1

С практической точки зрения удобнее использовать пороговые значения плотностей популяции кукурузного мотылька, скорректированные в соответствии с фактической густотой посева (таблица 6.8).

Таблица 6.8. Пороговое значение плотности кукурузного мотылька в феромонных ловушках, при достижении которой достигается ЭПВ на зерновой кукурузе (Краснодарский край, пос. Ботаника, 2014-2017 гг.)

Густота посева, тыс/га	Самцы перезимовавшего поколения, особь/ловушка	Дочернее первое поколение		Самцы первого поколения, особь/ловушка	Дочернее второе поколение	
		яйца, шт./раст.	гусеницы, шт./раст.		яйца, шт./раст.	гусеницы, шт./раст.
40	2.48	14.25	0.56	3.29	29.18	1.38
60	3.72	21.38	0.84	4.94	43.77	2.07
80	4.96	28.50	1.12	6.58	58.36	2.76

Динамика отлова самцов в 2014-2017 гг. свидетельствует, что в 2017 г. (рисунок 6.8) как для перезимовавшего, так и для первого поколений порог вредоносности кукурузного мотылька был достигнут.

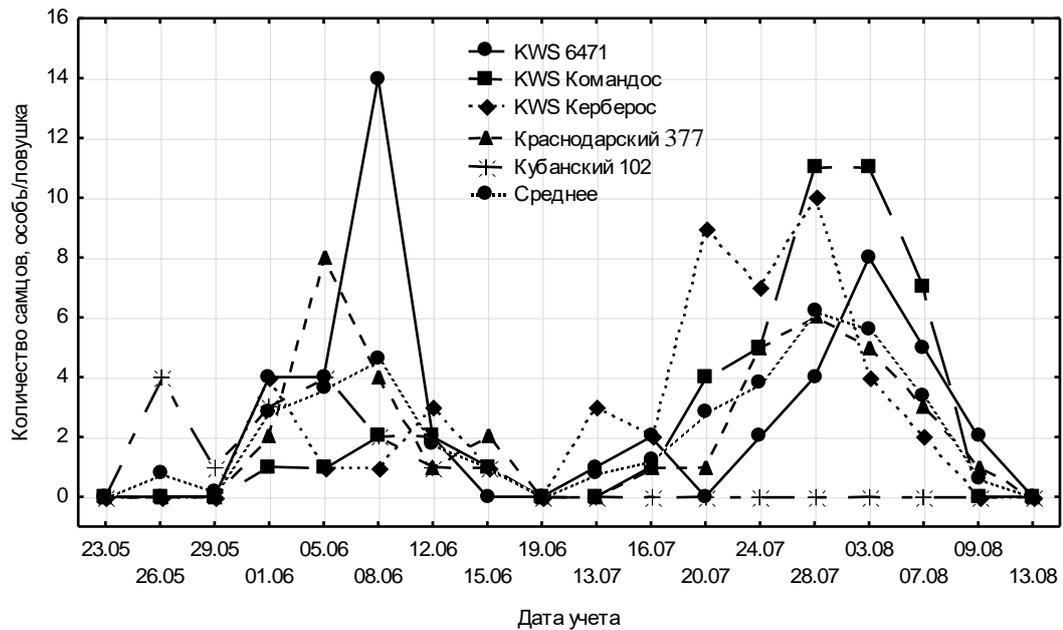


Рисунок 6.8. Динамика отлова самцов кукурузного мотылька перезимовавшего и первого поколений в ловушки с ПФ Z-расы в 2017 г.

Феромониторинг кукурузного мотылька проводился на гибридах кукурузы, различающихся по длине вегетационного периода (ультраскороспелые, раннеспелые, среднеспелые) и по хозяйственному назначению (зерновая, пищевая, кормовая, силосная). Динамика отлова самцов кукурузного мотылька в ловушки варьировала в зависимости от общей численности вредителя и скороспелости гибридов кукурузы, на котором они были выставлены. Так, больше всего самцов перезимовавшего поколения привлекалось в ловушки, установленные на посевах более раннеспелых гибридов. Самцы же первого поколения активнее привлекались в ловушки, выставленные на средне- и позднеспелых гибридах. Между числом самцов, пойманных в ловушки, выставленные на посевах кукурузы, и плотностью гусениц старших возрастов соответственно первого ($r = 0.35$) и для второго ($r = 0.65$) поколений кукурузного мотылька на этих же посевах кукурузы обнаружена хотя и умеренная, но статистически достоверная связь (рисунки 6.9-6.10). Таким образом, феромонные ловушки могут служить средством заблаговременного прогноза ожидаемой плотности вредителя на отдельных полях, засеянных кукурузой. При этом следует

иметь в виду, что раннеспелые генотипы сильнее заселяются гусеницами первого поколения, тогда как средне- и позднеспелые — гусеницами второго.

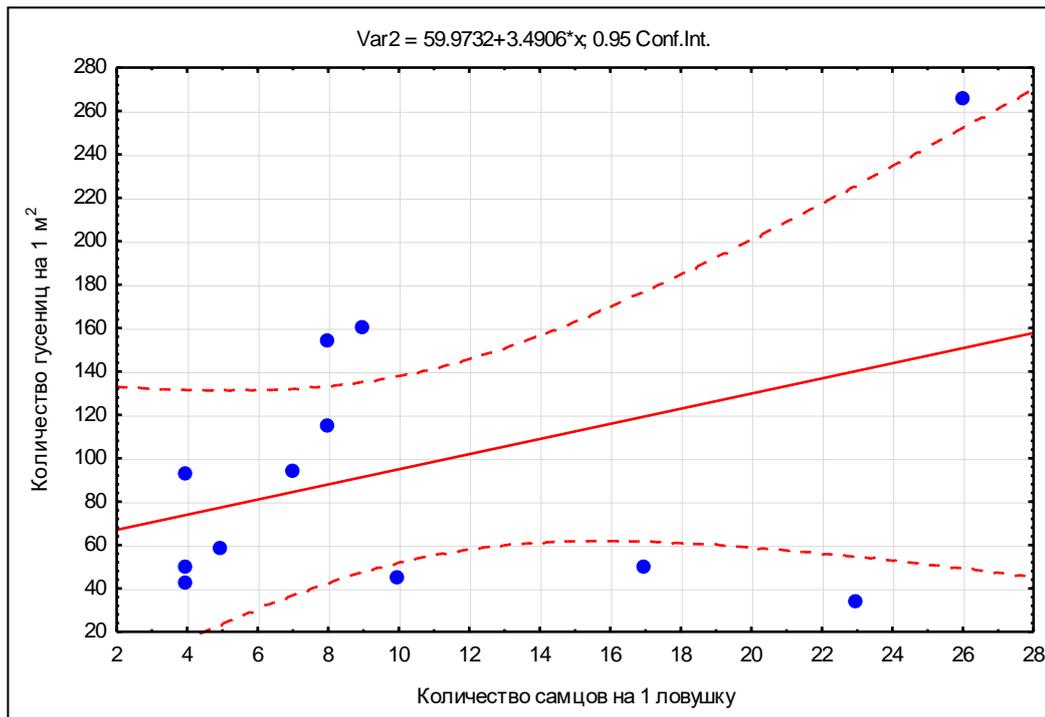


Рисунок 6.9. Связь между численностью отловленных в феромонные ловушки самцов кукурузного мотылька перезимовавшего поколения и плотностью гусениц первого поколения в ловушки с ПФ Z-расы

Известно, что заселенность посевов кукурузы яйцами и гусеницами кукурузного мотылька в Краснодарском крае тесно коррелирует с плотностью отловленных вблизи этих посевов самок вредителя, которую рекомендовалось использовать в качестве предиктора для прогноза достижения вредителем пороговой численности вредящей стадии на посевах (Фролов и др., 1996). Выявленная зависимость плотности отложенных яиц дочернего поколения от численности отловленных ПФ самцов родительского поколения позволяет организовать менее затратный мониторинг и разработать более технологичную схему прогноза достижения ЭПВ популяцией вредителя, позволяющую заблаговременно планировать проведение защитных мероприятий против кукурузного мотылька, например, с помощью выпусков трихограммы.

В зоне проведения экспериментов наибольшую аттрактивность проявили феромоны Z-расы вредителя, которые и рекомендуется к использованию для целей мониторинга и сигнализации достижения вредителем ЭПВ. Судя по опубликованным материалам (Фролов, 1984; Войняк, Ковалев, 2010), Z-раса насекомого наиболее широко распространена в Европейской части РФ. В то же время вполне вероятно, что для отдельных регионов страны или даже районов Краснодарского края большую аттрактивность для самцов локальных популяций вредителя могут обнаруживать феромоны E-расы. В этой связи рекомендуется провести более широкие экологические испытания феромонов, чем проводили ранее (Фролов, 1984) в целях картирования распространения рас вредителя на территории нашей страны.

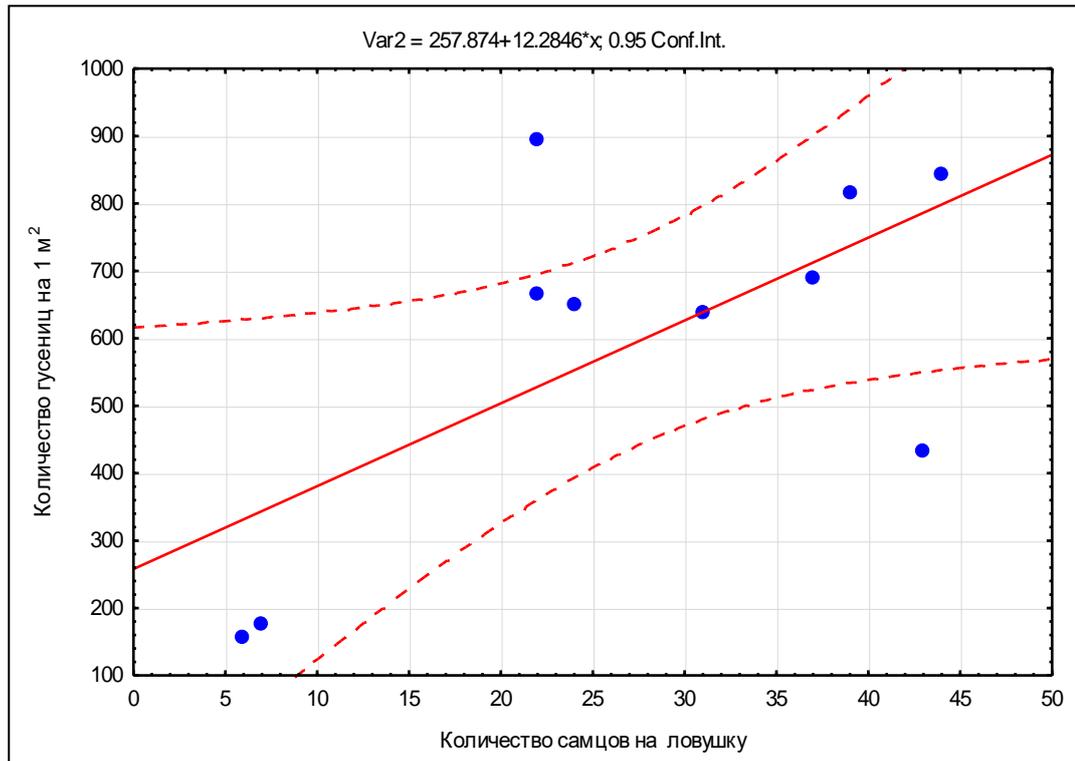


Рисунок 6.10. Связь между численностью отловленных в феромонные ловушки самцов кукурузного мотылька первого поколения в ловушки с ПФ Z-расы и плотностью гусениц второго поколения

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. По результатам собственных работ (2013-2017 гг.) и материалам, собранным сотрудниками ВИЗР в 1994-2012 гг., выполнен анализ влияния на численность кукурузного мотылька комплекса абиотических, биотических и антропогенных факторов, позволивший количественно охарактеризовать их эффекты в сезонном и многолетнем аспектах.

2. Установлено, что в условиях Краснодарского края паразиты, хищники и возбудители заболеваний играют существенную роль в динамике численности кукурузного мотылька; благодаря их действию гибель яиц вредителя в отдельные годы может превышать 90% уровень, а смертность гусениц достигать 70-90%.

3. В многолетней динамике численности вредителя выявлены три статистически достоверных периодичности со средними частотами колебаний около 4.8, 9.2 и 17 поколений, первая из которых имеет стационарный характер, а две другие нестационарны, т.е. имеют варьирующую во времени длину периода колебаний.

4. Благодаря анализу таблиц выживаемости интерпретированы экологические факторы, индуцирующие периодичности колебаний численности модельной популяции кукурузного мотылька, а именно (а) высокая смертность насекомых при уборке урожая (до 79%) и перезимовке (до 72%), определяющие ступенчатый характер динамики численности насекомого; (б) зависящая от плотности, действующая с запаздыванием смертность от паразитов, в первую очередь трихограммы, способной уничтожить до 54% и более яиц в расчете за весь период откладки яиц, а в пике яйцекладки — до 90%; и (в) многолетние колебания погодно-климатических факторов — температуры и осадков в период достижения численностью насекомого минимальных значений в сезоне, т.е. при завершении жизненного цикла у особей перезимовавшего поколения.

5. Многолетние данные, характеризующие вариацию распределений оценок поврежденности кукурузным мотыльком образцов кукурузы в экологических испытаниях, свидетельствуют о достоверном тренде роста устойчивости к

вредителю, который оценен 2.3% в год, что имеет важное значение с точки зрения стабилизации динамики численности вредителя.

6. Модельными экспериментами установлено, что уровень смертности кукурузного мотылька от эндофитных форм гриба *Beauveria bassiana* существенно варьирует в зависимости от сортовых особенностей кукурузы, как центрального элемента системы триотрофа.

7. Впервые на территории России в популяциях кукурузного мотылька и близких ему видов рода *Ostrinia* обнаружено присутствие бактерий рода *Wolbachia*, зараженность которой колебалась от 2.9 до 65.8 %.

8. В популяциях кукурузного мотылька на территории России широко распространены микроспоридии, зараженность которыми в целом характеризуется низкими значениями (как правило в пределах от 0 до 5.6%). Низкая зараженность микроспоридиями российских популяций вредителя в отличие от североамериканских может быть обусловлена как различной таксономической принадлежностью паразитов, так и спецификой экологических условий среды обитания.

9. С использованием ДНК-баркодинга доказан высокий уровень генетической близости кукурузного мотылька *O. nubilalis* и симпатричного ему вида-двойника *O. scapularis*, имеющих в локусе COI два мажорных гаплотипа, представленных с одинаковой частотой у обоих видов. Межвидовые различия по данному локусу представлены минорными гаплотипами, суммарная частота встречаемости которых составляет 15-20%.

10. Наличие достоверной связи между числом пойманных в феромонные ловушки самцов кукурузного мотылька и плотностью гусениц дочернего поколения на посевах кукурузы свидетельствует о возможности использования синтетических половых феромонов вредителя не только для целей мониторинга многолетней динамики его численности в Краснодарском крае, но и как средства сигнализации проведения защитных мероприятий на посевах кукурузы.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. При составлении кратко- и среднесрочных, а также многолетних прогнозов размножения кукурузного мотылька для Краснодарского края рекомендуется учитывать выявленные закономерности, связанные с периодичностью динамики численности вредителя и экологическими факторами, ее индуцирующими.

2. При организации и планировании защитных мероприятий на кукурузе против кукурузного мотылька следует учитывать значительное разнообразие биотических факторов динамики численности вредителя (паразитов, хищников и энтомопатогенов) и существенный эффект, который они способны оказывать на численность насекомого.

3. При проведении защитных мероприятий на посевах зерновой кукурузы против кукурузного мотылька рекомендуется использовать в качестве ориентира ЭПВ установленные оценки числа отловленных клеевыми феромонными ловушками самцов вредителя.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверин В.Г. Обзор вредителей, наблюдавшихся в Харьковской губернии за 1913 г. // В.Г. Аверин // В кн.: Отчет энтомол. бюро за 1913 г. Харьков, 1915. – С. 10-65.

Алехин В.Т. Экономические пороги вредоносности вредителей, болезней и сорных растений в посевах сельскохозяйственных культур: справочник / В.Т. Алехин, В.В. Михайликова, Н.Г. Михина. – М.: ФГБНУ «Росинформагротех», 2016. – 76 с.

Алтухов Ю.П. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Ю.П. Алтухов, И.А. Захаров, Ю.А. Столповский, Е.В.Салменкова, А.Н. Евсюков, И.Г. Моисеева; под ред. Ю.П. Алтухова. М.: Наука, 2004. – 619 с.

Афонин А.Н. Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения. / А.Н. Афонин, С.Л. Грин, Н.И. Дзюбенко, А.Н. Фролов. (отв. ред.). – СПб, 2008. – Режим доступа: <http://www.agroatlas.ru> (дата обращения: 02.04.2018).

Бабилова А. Растение как объект биотехнологии / А. Бабилова, Т.Ю. Горпенченко, Ю.Н. Журавлев // Комаровские чтения. – 2007. – № 55. – С. 184-211.

Баздырев Г.И. Интегрированная защита растений от вредных организмов/Г.И. Баздырев, Н.Н. Третьяков, О.О. Белошапкина. М.: «ИНФРА-М», 2014. 302 с.

Бахвалов С.А. Факторы и экологические механизмы популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов. / С.А. Бахвалов, Е.В. Колтунов, В.В. Мартемьянов. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. – 299 с.

Бахмут О.О. Стійкість гібридів і сортозразків кукурудзи до кукурудзяного метелика та багаторічний прогноз його чисельності в Лісостепу України: автореф. дис. ... канд. с.-г. наук / О.О. Бахмут. – Киев, 2002. – 18 с.

Бей-Биенко Г.Я. О некоторых закономерностях изменения фауны беспозвоночных при освоении целинной степи / Г.Я. Бей-Биенко // Энтомол. обзор. – 1961. – Т 40, № 4. – С.763-775.

Бей-Биенко Г.Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип / Г.Я. Бей-Биенко // Журн. общ. биол. – 1966. – Т. 27, № 1. – С. 5-21.

Богданов Г.Б. Применение *Trichogramma evanescens* Westw. в борьбе с кукурузным мотыльком / Г.Б.Богданов // Защ. раст. – 1938. – № 6. – С. 22.

Бондаренко Н.В. Общая и сельскохозяйственная энтомология / Н.В.Бондаренко, М.П. Персов, С.М. Пospelов. М.: «Колос», 1983. 416 с.

Боубэтрын И. Надзор за численностью и сигнализация сроков борьбы со стеблевым мотыльком с помощью феромонных ловушек / И. Боубэтрын, В. Войняк, А.Ф. Воротынцева // Методические указания, Кишинев, 1981. – 7 с.

Брамсон К.Л. Вредные насекомые и меры борьбы с ними / К.Л. Брамсон // Екатеринослав, Изд. 2, 1894. – 263 с.

Букзеева О.Н. Фазы динамики популяций стеблевого мотылька и модели их прогноза / О.Н. Букзеева, И.Я. Поляков // Теория, методы и технология автоматизации фитосанитарной диагностики: Сб. научн. тр. – 1993. – С. 115-124.

Быковская А.В. Вредоносность стеблевого кукурузного мотылька (*Ostrinia nubilalis* Hbn.) в Беларуси / А.В. Быковская, Л.И. Трепашко // Земледелие и защ. раст. – 2015. – № 1. – С.39-43.

Вайсман Н.Я. Популяционно-генетический анализ продолжительности жизни *Drosophila melanogaster*: сходные эффекты эндосимбионта *Wolbachia* и опухолевого супрессора *lg1* в условиях температурного стресса / Н.Я. Вайсман, Ю.Ю. Илинский, М.Д. Голубовский // Журн. общ. биол. – 2009. – Т. 70, № 5. – С. 425-434.

Варли ДЖ.К. Экология популяций насекомых / ДЖ.К. Варли, Дж.Р. Градуэлл, М.П. Хасселл; пер. с англ. Г.Н. Мирошниченко; под ред. и с предисл. Ю.Н. Фадеева. – М.: Колос, 1978. – 222 с.

Викторов Г.А. Динамика численности животных и управление ею / Г.А. Викторов // Зоол. журн. – 1975. – Т. 54, № 6. – С. 804-821.

Викторов Г.А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки / Г.А. Викторов. – М.: Наука, 1968. – 272 с.

Викторов Г.А. Теория динамики численности насекомых и практика защиты растений / Г.А. Викторов // Защ. раст. – 1968. – № 7. – С. 9.

Викторов Г.А. Экология паразитов-энтомофагов / Г.А. Викторов. – М.: Наука, 1976. – 152 с.

Вилкова Н.А. Изучение устойчивости самоопылённых линий кукурузы к кукурузному мотыльку по программе IWGO / Н.А. Вилкова, И.Д. Шапиро, А.Н. Фролов, М.А. Чумаков // Инф. бюлл. ВПС МОББ. 1988. – № 24. – С. 57-64.

Вилкова Н. А. Особенности биол. развития стеблевого мотылька при разведении его на искусственной среде в связи с устойчивостью кукурузы / Н. А. Вилкова, Л. С. Иващенко, Л.Г. Титова // Бюлл. ВИЗР. – 1985. – № 60. – С. 61-65.

Вилкова Н.А. Методические рекомендации по оценке кукурузы на комплексную устойчивость к вредителям и болезням / Н.А. Вилкова, В.Г. Иващенко, А.Н. Фролов, М.А. Чумаков, И.Д. Шапиро, Н.Б. Навроцкая, П.В. Инглик, А.В. Рабичук, А.С. Хроменко, И.П. Чучмий. – М., 1989. – 43 с.

Вилкова Н.А. Устойчивые сорта и средства защиты растений как индукторы микроэволюционных процессов у насекомых-фитофагов / Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, С.Р. Фасулати // Инф. бюлл. ВПРС МОББ. – 2002. – № 32. – С.194-204.

Вилкова Н.А. Взаимоотношения кукурузной и конопляной популяций стеблевого мотылька с их кормовыми растениями на Северном Кавказе / Н.А. Вилкова, А.Н. Фролов // Бюлл. ВИЗР. – 1978. – № 43. – С. 37-41.

Вилкова Н.А. Иммуитет растений к вредным организмам и его биоценотическое значение в стабилизации агроэкосистем и повышении устойчивости растениеводства / Н.А. Вилкова //Защ. раст. – 2000. – № 2. – С. 3-15.

Вилкова Н.А. Иммуитет растений к фитофагам и его значение в фитосанитарной оптимизации агроэкосистем / Н.А. Вилкова, Л.И. Нефедова, Б.П. Асякин // Тез. докл. XIII съезда Русского энтомол. о-ва. Краснодар. – 2007. – С. 47-48.

Вилкова Н.А. Физиологические основы теории устойчивости растений к насекомым: автореф. дисс. ... д-ра. с.-х. наук: / Н.А. Вилкова – Л.: ВИЗР, 1979. – 41 с.

Вилкова Н.А. Особенности эколого-физиологических взаимоотношений в системе: «Кукуруза (*Zea mays* L.) – кукурузный мотылек (*Ostrinia nubilalis* Hbn.)» – основные паразиты кукурузного мотылька (муха-тахина, габробракон) / Н.А. Вилкова, В.В. Гостюхина // Мат. VI совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». – СПб, 1993. – С. 234-235.

Войняк В.И. Эффективность половых феромонов вредителей кукурузы / В.И. Войняк, Б.Г. Ковалев // Защ. и кар. раст. – 2010. – № 7. – С. 25-26.

Воронков Н.А. Основы общей экологии / Н.А. Воронков. – М.: Агар, 1999. – 96 с.

Галеев Г.С. Значение сортовых особенностей в устойчивости кукурузы к стеблевому мотыльку / Г.С. Галеев, Д.С. Переверзев, И.Д. Шапиро // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. – 1974. – Т. 53, № 3. – С. 69-76.

Гаркушка В.Г. Селекция кукурузы на современном этапе: повышение генетического разнообразия и улучшение фитосанитарной ситуации / В.Г. Гаркушка, А.Н. Фролов // III Всерос. и межд. конф. "Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам". – 2012. – С. 202-207.

Гаркушка В.Г. Генетическое разнообразие кукурузы и устойчивость к кукурузному мотыльку / В.Г. Гаркушка, А.Н. Фролов, И.В. Грушевая // В кн: Генетические ресурсы растений-основа продовольственной безопасности и повышения качества жизни. Тез. докл. межд. науч. конф., посвященной 120-летию основания ин-та. – 2014. – С. 52.

Гаркушка В.Г. Генетическое разнообразие кукурузы и устойчивость к кукурузному мотыльку / В.Г. Гаркушка, А.Н. Фролов, И.В. Грушевая // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. – 2014. – Т. 175, № 4. – С. 83-89.

Глик Б. Молекулярная биотехнология. Принципы и применение / Б. Глик, Дж. Пастернак. Пер. с англ. – М.: Мир, 2002. - 589 с.

Гостюхина В.В. Особенности эколого-физиологических взаимоотношений в системе: «кукуруза (*Zea mays* L.) кукурузный мотылёк (*Ostrinia nubilalis* Hbn.) – основные паразиты кукурузного мотылька»: автореф. дис...канд. биол. наук. / Гостюхина В.В. – СПб: ВИЗР, 1995. – 20 с.

Говоров Д.Н. Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2016 году и прогноз развития вредных объектов в 2017 году [Электронный ресурс] / Д.Н. Говоров, А.В. Живых (ред.) // М.: ФГБУ «Россельхозцентр». – 2017. – 881 с. – Режим доступа: https://rosselhocenter.com/images/rsc16/Регионам/Obzor_2016_rosselhocenter.com3.pdf (дата обращения: 02.04.2018).

Говоров Д.Н. Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2017 году и прогноз развития вредных объектов в 2018 году [Электронный ресурс] / Д.Н. Говоров, А.В. Живых (ред.) // М.: ФГБУ «Россельхозцентр». – 2018. – 978 с. – Режим доступа: https://rosselhocenter.com/files/users/42/Moskva/Обзор_2017_г_объединенный-ilovepdf-compressed_63ca9.pdf (дата обращения: 02.04.2018).

Григорьева Т.Г. О некоторых общих закономерностях формирования агробиоценозов и о принципах защиты растений на целинных землях / Григорьева Т.Г. // Журн. общ. биол. – 1960. – Т. 21, № 6. – С. 411-418.

Грушевая И.В. Новые очаги массовых размножений кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* в Беларуси и России: тревожный вызов устоявшимся знаниям о вредителе / И.В. Грушевая, А.Н. Фролов, Т.А. Рябчинская, Л.И. Трепашко, А.В. Быковская // В кн.: Современные проблемы энтомологии Восточной Европы. Мат. I Межд. научно-практич. конф. Минск, 8–10 сентября 2015 г. Минск: Экоперспектива, 2015. – С. 93-97.

Грушевая И.В. Полиморфизм нуклеотидной последовательности митохондриального гена COI популяций видов-двойников рода *Ostrinia* (Lepidoptera: Pyraloidea) / И.В. Грушевая, Ю.М. Малыш, А.Г. Конончук, А.Н. Фролов // Вест. защ. раст. – 2016. – Т. 89, № 3. – С. 53-54.

Грушевая И.В. Феромониторинг *Ostrinia nubilalis* Нвн.: проблема с аттрактивностью известных композиций / И.В. Грушевая, А.Н. Фролов, Т.А. Рябчинская, Л.И. Трепашко, А.В. Быковская // Образование, наука и производство. – 2015b. – Т. 3, № 12. – С. 107-110.

Гусев В.М. Об уничтожении дятлами гусениц кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* / В.М. Гусев // Русский орнитол. журн. – 2016. – Т. 25, № 1326. – С. 3080-3081.

Декапрелевич Л.Л. Из истории кукурузы в СССР / Л.Л. Декапрелевич // В кн.: Материалы по истории сельского хозяйства и крестьянства СССР. М., Изд-во АН СССР, 1960. – Т. 4. – С. 366-413.

Дик Ф.Ф. Наиболее важные вредители кукурузы / Ф.Ф. Дик // Кукуруза и ее улучшение, М.-Л. – 1957. – С. 55-66.

Добровольский Б.В. Фенология насекомых / Ю.В. Добровольский // М.: Высшая школа, 1969. – 232 с.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б.А. Доспехов // 5-е изд., доп. и перераб. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.

Дремин И.М. Вейвлеты и их использование / И.М. Дремин, О.В. Иванов, В.А. Нечитайло // Успехи физ. наук. – 2001. – Т. 171, № 5. – С. 465-501.

Дружелюбова Т.С. Методика прогноза развития, численности и вредоносности озимой совки и стеблевого (кукурузного) мотылька. / Т.С. Дружелюбова, Л.А. Макарова, В.О. Хомякова. – М.: Колос, 1969. - 39 с.),

Дятлова К.Д. Поверхностный биоэлектрический потенциал кукурузы при повреждении кукурузным мотыльком / К.Д. Дятлова, А.Н. Фролов // Докл. ВАСХНИЛ. – 1990. – № 4. – С. 27-30.

Ермакова И.В. Об опасности использования генетически модифицированных организмов в продуктах питания: ситуация в России и мире./ И.В. Ермакова // ЭКОС-информ. – 2007. – № 8. – С. 8-15.

Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика) / А.А. Жученко. М.: Изд. Агрорус., 2004. – Т. 1, 690 с. – Т. 2., 466с.

Заболотских В.В. Экобиотехнологические основы изучения взаимосвязей в системе: кукуруза (*Zea mays* L.) – кукурузный мотылёк (*Ostrinia nubilalis* Hbn.) – основные паразиты кукурузного мотылька / В.В. Заболотских // Изв. Самарск. науч. центра РАН. – 2010. – Т. 12, № 1-9. – С. 2289-2293.

Захваткин Ю.А. Курс общ. энтомологии / Ю.А. Захваткин. М.: Колос, 2001. – 376 с.

Зубков А.Ф. Агробиоценологическая модернизация защиты растений / А.Ф. Зубков. – СПб: ВИЗР, 2014. – 116 с.

Иващенко Л.С. Влияние антибиотических факторов кукурузы на метаболизм кукурузного мотылька / Л.С. Иващенко // Инф. бюлл. ВПС МОББ. – 1968. – № 24. – С. 35-40.

Иващенко В.Г. Вредоносность основных болезней, кукурузного мотылька / В.Г. Иващенко // Кукуруза и сорго. – 1996. – № 3. – С. 12-15.

Иващенко В.Г. Некоторые особенности анатомического строения стебля кукурузы в связи с устойчивостью к полеганию и повреждаемостью кукурузным мотыльком / В.Г. Иващенко // Научно-технич. Бюлл. ВСГИ, 1976. – Вып. 26. – 1976. – С. 56-60.

Иващенко В.Г. Селекция кукурузы на устойчивость к вредным организмам на современном этапе сельскохозяйственного производства России / В.Г. Иващенко, А.Н. Фролов, В.С. Сотченко, В.Г. Гаркушка // Вест. защ. раст. – 2000. – № 2. – С. 20-25.

Иващенко В.Г. Типы устойчивости кукурузы к болезням и пути их использования в селекционной практике / В.Г. Иващенко // Матер. науч. семинара «Типы устойчивости растений к болезням». СПб, ВИЗР. – 2003. – С. 61-82.

Иващенко В.Г. Устойчивость кукурузы к вредным организмам как важнейший резерв реализации высокого потенциала продуктивности в селекции на гетерозис / В.Г. Иващенко, А.Н. Фролов, А.Г. Дубровина, В.Г. Гаркушка

// Докл. IV Межд. Конгресса “Зерно и Хлеб России”, 11-13 ноября 2008 г., Санкт-Петербург. – 2008. – С. 46-48.

Исаичев В.В. Защита растений от вредителей / В.В. Исаичев. – М.: Колос, 2002. – 472 с.

Исси И.В. Микроспоридии как тип паразитических простейших/ И.В. Исси // Микроспоридии. Серия «Протозоология». – Л.: Наука, 1986. – Т. 10. – С. 6-136.

Казымова Е.М. Устойчивость кукурузы к стеблевому мотыльку и ее повышение в Прикарпатье: автореф. дисс. ... канд. биол. наук / Казымова Е.М. – Л.: ВИЗР, 1981. – 19 с.

Каменкова К.В. Паразиты вредной черепашки и их дополнительные хозяева в предгорных районах Краснодарского края: автореф. дисс. ... канд. биол. наук / К.В. Каменкова – Л.: ВИЗР, 1955. – 19 с.

Карпова А.И. Развитие и кормовые связи стеблевого мотылька *Pyrausta nubilalis* (Lepidoptera, Pyralidae) в новых районах возделывания кукурузы / А.И. Карпова // Энтномол. обозр. – 1959. – Т. 38, № 4. – С. 724-733.

Кеппен Ф. Вредные насекомые / Ф. Кеппен. – СПб., 1883. – Т. 3. – С. 220-222.

Клок В.Е. Трихограмма в борьбе с кукурузным мотыльком / В.Е. Клок // Защ. раст. – 1975. – № 12. – С. 20.

Кожанчиков И.В. Географическое распространение и физиологические признаки *Pyrausta nubilalis* Hbn / И.В. Кожанчиков // Зоол. журн. – 1938. – Т.17, № 2. – С. 246-259.

Кожанчиков И.В. К познанию биологических форм и биологических видов у насекомых / И.В. Кожанчиков // Зоол. журн. 1956. – Т. 35, № 5. – С. 633-651.

Конончук А.Г. Эколого-географическая структура популяций стеблевых мотыльков и факторы, ее определяющие: дисс. ... канд. биол. наук / А.Г. Конончук. – СПб: ВИЗР, 2013. – 131 с.

Креславский А.Г. Генетический обмен и изолирующие механизмы у симпатрических рас *Lochmaea capreae* / А.Г. Креславский, А.В. Михеев, В.М. Соломатин, В.В. Гриценко // Зоол. журн. – 1981. – Т. 60, № 1. – С. 62-68.

Крюков В.Ю. Перспективы применения энтомопатогенных гифомицетов (*Deuteromycota, Hyphomycetes*) для регуляции численности насекомых / В.Ю. Крюков, Г.Р. Леднев, А.О. Сагитов, И.М. Дубовский, В.В. Серебров, М.В. Левченко, В. П. Ходырев, В.В. Глупов // Евроазиат. энтом. журн. – 2007. – Т. 6, № 2. – С. 195-204.

Кузнецов В.И. Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур / В. И. Кузнецов (ред.). – СПб: Наука, 1999. – Т 3, Ч 2: Чешуекрылые. – 410 с.

Кузнецова Е.И. Особенности биол. кукурузного (стеблевого) мотылька (*Pyrausta nubilalis* Hbn.) в зоне орошения Ростовской области и меры борьбы с ним: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е.И. Кузнецова. – Харьков, 1963. – 18 с.

Кузнецова Е.И. Паразиты кукурузного мотылька / Е.И. Кузнецова // Защ. раст. – 1968. – № 1. – С. 59.

Ладыженская Л.А. Влияние температуры и влажности на динамику окукливания и вылет бабочек кукурузного мотылька / Л.А. Ладыженская // Защ. раст. – 1935. – № 4. – С. 79-87.

Леднев Г.Р. Возбудители микозов насекомых: пособие по диагностике / Г.Р. Леднев, Б.А. Борисов, Г.В. Митина. – СПб: ВИЗР, 2003. – 79 с.

Леднев Г.Р. Фенотипическая изменчивость природных изолятов энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* / Г.Р. Леднев, В.Ю. Крюков, О.Н. Ярославцев, М.В. Левченко // Микология и фитопатол. – 2009. – Т.43, № 6. – С. 514-521.

Леднев Г.Р. Стратегии паразитизма энтомопатогенных микроорганизмов и их роль в снижении численности фитофагов / Г.Р. Леднев, В.В. Долгих, В.А. Павлюшин // Вест. защ. раст. – 2013. – № 3. – С. 3-17.

Лукаш И.П. О плодовитости стеблевого мотылька /И.П. Лукаш.// Защ. раст. от вред. и бол. – 1959. – № 1. – С. 41-42.

Лутова Л.А. Генетическая инженерия растений: свершения и надежды / Л.А. Лутова // Сорос. образ. журн. – 2000. – Т. 6, №. 10. – С. 10-17.

Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. / А.А. Максимов. – Новосибирск: Наука, 1984. – 249 с.

Малыш Ю.М. Зараженность микроспоридиями стеблевых мотыльков рода *Ostrinia* (Lepidoptera: Crambidae) в Краснодарском крае / Ю.М. Малыш, Ю.С. Токарев, Н.В. Ситникова, А.Г. Конончук, Т.А. Грушецкая, А.Н. Фролов // Паразитология. – 2011. – Т. 45, № 3. – С. 234-244.

Мейер Н.Ф. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и теоретическое его обоснование / Н.Ф. Мейер // Усп. совр. биол. – 1939 – Т. 11, № 1. – С. 93-123.

Остроухов М.А. Вредоносность стеблевого мотылька на кукурузе / М.А. Остроухов // Сб. научн. тр. КНИИСХ. – 1984. – Т. 27. – С. 176-182.

Остроухов М.А. Вопросы устойчивости кукурузы к стеблевому мотыльку (*Ostrinia nubilalis* Hübн.) и некоторым другим вредителям в условиях Краснодарского края: автореф. дис...канд. биол. наук / М.А. Остроухов– Л: ВИЗР, 1977. – 22 с.

Павлюшин В.А. Фитосанитарные последствия антропогенной трансформации агроэкосистем / В.А. Павлюшин, Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, С.Р. Фасулати, Л.И. Нефедова // Вест. защ. раст. – 2008. – № 3. – С. 3-26.

Павлюшин В.А. Фитосанитарная дестабилизация агроэкосистем / В.А. Павлюшин, Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, Л.И. Нефедова, С.Р. Фасулати. – СПб: ВИЗР, 2013. – 181 с.

Переверзев Д.С. Выделение генетических источников устойчивости кукурузы к стеблевому мотыльку *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lepidoptera, Pyralidae) из стран Средиземноморья / Д.С. Переверзев // Тр.РЭО. – СПб, 2001. – № 72. – С. 89-92.

Переверзев Д.С. Кукуруза, ее дикие и культурные сородичи как объекты пищевой адаптации стеблевого мотылька в семействе Gramineae / Д.С. Переверзев // Вест. защ. раст. – 2000. – № 1. – С. 65-72.

Переверзев Д.С. Особенности накопления жира гусеницами стеблевого мотылька *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lepidoptera, Pyralidae) в зависимости от сортовой устойчивости кукурузы в зоне с двумя поколениями вредителя / Д.С. Переверзев // Энтотомол. обозр. – 1986. – Т. 65, № 3. – С. 465-469.

Переверзев Д.С. Особенности развития кукурузного мотылька на культуре сорго / Д.С. Переверзев // Вест. защ. раст. – 2006. – № 2. – С. 41-46.

Переверзев Д.С. Оценка сортов кукурузы Испании и Португалии по скороспелости, продуктивности и устойчивости к кукурузному мотыльку / Д.С. Переверзев // Вест. защ. раст. – 2005. – № 3. – С. 39-45.

Переверзев Д.С. Питание стеблевого мотылька различными по устойчивости сортами кукурузы и потенциал размножения его / Д.С. Переверзев // В кн.: VI съезд ВЭО. Аннотации докл. Воронеж, 1970. – С. 138.

Переверзев Д.С. Сортовая устойчивость кукурузы и снижение вредоносности стеблевого мотылька (*Ostrinia nubilalis* Hbn.) / Д.С. Переверзев // Тр. ВИЗР. – 1976. – № 48. – С. 102-106.

Переверзев Д.С. Устойчивость кукурузы к стеблевому мотыльку первого поколения в условиях Кубани / Д.С. Переверзев // Тр. ВИЗР. – 1973. – № 37. – С. 129-143.

Плугов А.Г. Производство кукурузы в России по регионам. Итоги 2014 года [Электронный ресурс] / А.Г. Плугон // Экспертно-аналитический центр агробизнеса. – 2015. – Режим доступа: <http://ab-centre.ru/news/proizvodstvo-kukuruzy-v-rossii-v-2014-godu> (дата обращения: 02.04.2018).

Поляков И.Я. Методические рекомендации по разработке прогнозов динамики популяций вредителей и планированию объемов защитных мероприятий на основе агроклиматических предикторов / И.Я. Поляков, Л.А. Макарова, Г.М. Доронина. – Л.: ВИЗР, 1985. – 51 с.

Поляков И.Я. Научные и организационные проблемы прогнозов в защите растений. / И.Я. Поляков, А.Я. Семенов // Экологические основы стратегии и тактики защиты растений. Тр. ВИЗР. – 1979. – С. 17-29.

Потемкина В.И. Кукурузный мотылек *Ostrinia furnacalis* Gn. (Lepidoptera, Pyralidae) и роль биотических факторов в снижении численности вредителя в Приморском крае / В.И. Потемкина, Е.Н. Ластушкина // Чтения памяти А.И. Куренцова. – 2006. – № 17. – С. 107-113.

Притула Г.И. Об устойчивости растений кукурузы к стеблевому мотыльку и другим вредным агентам / Г.И. Притула, И.Д. Шапиро // С.-х. биол. – 1973. – № 2. – С. 279-283.

Пятнова Ю.Б. Феромоны насекомых – настоящее и будущее [Электронный ресурс] /Ю.Б. Пятнова // Щелково Агрехим. – 2011. – Режим доступа: <http://www.betaren.ru/prensa/43/> (дата обращения: 02.04.2018).

Раутиан А.С. О природе генотипа и наследственности / А.С. Раутиан // Журн. общ. биол. – 1993. – Т. 54. – № 2. – С. 131-148.

Рахманова Т.Б. Природа устойчивости культурных растений к насекомым-вредителям / Т.Б. Рахманова // Сел. хоз-во за рубежом. – 1966. – № 10. – С. 43-49.

Рябчинская Т.А. Стеблевой кукурузный мотылек и методы его мониторинга /Т.А. Рябчинская// Защ. и кар. раст. – 2016. – № 1. – С. 25-28.

Сабановский А.А. Производство кукурузы в России по регионам, рейтинг 2016 [Электронный ресурс] / А.А. Сабановский // Экспертно-аналитический центр агробизнеса. – 2016. – Режим доступа: <http://ab-centre.ru/news/proizvodstvo-kukuruzy-v-rossii-po-regionam-reyting-2016> (дата обращения: 02.04.2018).

Серрапионов Д. А. Динамика численности кукурузного мотылька и ее моделирование в связи с оптимизацией прогноза размножения: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 06.01.11 / Д.А. Серрапионов. – СПб.: ВИЗР, 2008. – 19 с.

Серрапионов Д.А. Заселенность кукурузы кукурузным мотыльком первого поколения и майские осадки в Краснодарском крае: картирование и анализ с помощью ГИС / Д.А. Серрапионов, А.Н. Фролов // Вест. защ. раст. – 2008. – № 2. – С. 34-37.

Серрапионов Д.А. Эффективность природной популяции трихограммы против кукурузного мотылька / Д.А. Серрапионов, А.Н. Фролов //Защ. и кар. раст. – 2008. – № 2. – С. 63-64.

Слепян Э.И. Химические средства в сельском, лесном и рыбном хозяйстве и в зеленом строительстве и проблема нарушения и восстановления экологических систем / Э.И. Слепян // Охрана природы и применение химических средств в сельском и лесном хозяйстве. – АН СССР, ЗИН. – 1981. – С. 5-34.

Соколова Ю.Я. Энтомопатогенные простейшие и особенности патогенеза протозойных заболеваний насекомых. Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты / Ю.Я. Соколова, И.В. Исси; под общ. ред. В. В. Глупова. – М.: Круглый год, 2001. – С. 76-182.

Сотченко В.С. Устойчивость линий к кукурузному мотыльку и хлопковой совке / В.С. Сотченко, М.А. Чумаков, А.Н. Фролов, Е.Н. Кольчевская // Кукуруза и сорго. – 1991. – № 3. – С.45-46.

Сотченко В.С. Устойчивые к кукурузному мотыльку линии раннеспелой кукурузы как ценный исходный материал для создания устойчивых к вредителю гибридов / В.С. Сотченко, А.Н. Фролов, М.А. Чумаков // Бюлл. ВИЗР. – 1991. – № 75. – С.83-85.

Сотченко В.С. Использование рекуррентного реципрокного отбора в селекции сахарной кукурузы / В.С. Сотченко, С.Н. Новоселов // Кукуруза и сорго. – 1997. – № 5. – С. 13-16.

Стариков И.В. (отв. ред.) ГМО — скрытая угроза России. Материалы к Докладу Президенту Российской Федерации «По анализу эффективности государственного контроля за оборотом генетически модифицированных продуктов питания» Российской Федерации. М: Общественная Ассоциация генетической безопасности, Центр экологической политики России, 2004. 142 с.

Стрельцов И.И. Кукурузный мотылек (*Botys silacealis* Нв.) / И.И. Стрельцов // Хозяйство, Киев, 1912. – № 37. – С. 1196-1202.

Стрельцов И.И. Кукурузный мотылек (*Botys silacealis* Нв.) / И.И. Стрельцов // Хозяйство, Киев, 1912. – № 38. – С. 1224-1228.

Сумароков А.М. Восстановление биотического потенциала биогеоценозов при уменьшении пестицидных нагрузок / А.М. Сумароков. – Донецк: УААН, 2009. – 193 с.

Танский В.И. Влияние саморегуляции агроэкосистем полевых культур на эффективность агротехнических мер защиты растений / В.И. Танский // Вест. защ. раст. – 2006. – № 1. – С. 21-32.

Теленга Н.Г. Биологические способы борьбы с кукурузными мотыльками / Н.Г. Теленга // Кукуруза. – 1965. – № 11. – С. 37-38.

Тищенко Е.Н. Экспрессия трансгенов, проблемы и стратегии для практического применения / Е.Н. Тищенко, Б.В. Моргунов // Физиол. и биох. культ. раст. – 2004. – Т. 36, № 4. – С. 279-291.

Токарев Ю.С. Особенности окрашивания спор энтомопатогенных микроспоридий диамидинфенилиндолом / Ю.С. Токарев, Ю.М. Малыш, Ю.А. Захарова, Н.В. Мунтяну, И.К. Тодераш, А.Н. Фролов // Паразитология. – 2012. – Т. 46, № 2. – С. 139-153.

Трепашко Л.И. Целесообразность защиты кукурузы от стеблевого кукурузного мотылька в Беларуси / Л.И. Трепашко, А.В. Быковская // Защ. и кар. раст. – 2015. – № 7. – С. 38-41.

Трепашко Л.И. Опасные вредители кукурузы / Л.И. Трепашко, С.В. Надточаева, В.В. Головач // Защ. и кар. раст. – 2012. – № 9. – С. 44-49.

Трепашко Л.И. Стеблевой мотылек (*Ostrinia nubilalis* Hbn.) — новый вредитель кукурузы в Беларуси / Л.И. Трепашко, С.В. Надточаева, А.В. Майсеенко // Белорус. сел. хоз-во. – 2010. – № 11. – С.24-28.

Третьяков Н.Н. Защита растений от вредителей: Учебник. 2-е изд., перераб./ Н.Н. Третьяков, Исаичев В.В., ред. СПб.: Изд-во «Лань», 2012. 528 с.

Трибель С.О. Шкідники кукурудзи / С.О. Трибель, О.О. Стригун, О.О. Бахмут, М.Г. Бойко. – К.: Колобіг, 2009. – 51 с.

Тютюнов Ю.В. Математическая модель активных миграций как стратегии питания в трофических сообществах / Ю.В. Тютюнов, Н.Ю. Сапухина, А.Б. Моргулис, В.Н. Говорухин // Журн. общ. биол., 2001. – Т. 62, № 3. – С. 253-262.

Тютюнов Ю.В. Пространственная модель развития устойчивости насекомых-вредителей к трансгенной инсектицидной сельскохозяйственной культуре на примере кукурузного стеблевого мотылька / Ю.В. Тютюнов, Е.А.

Жадановская, Р. Ардити, А.Б. Медвинский // Биофизика. – 2007. – Т. 52, № 1. – С. 95-113.

Ученый комитет министерства государственных имуществ. О вредных насекомых. – СПб., 1845. – 278 с.

Фадеев Ю.Н. Принципы интегрированной защиты растений / Ю.Н. Фадеев, К.В. Новожилов, Т. Байку // Интегрированная защита растений. – 1981. – М., Колос. – С. 19-49.

Федоров Д.В. Опасный враг кукурузы. – Юго-восточный хозяин / Д.В. Федоров. – Ростов-на-Дону. – 1916. – № 24. – С. 5-6.

Фролов А.Н. Биотаксономический анализ вредных видов рода *Ostrinia* Hbn. / А.Н. Фролов // Этология насекомых. Тр. ВЭО. Л.: Наука, 1984. – Т. 66. – С. 4-100.

Фролов А.Н. Биотические факторы депрессии кукурузного мотылька / А.Н. Фролов // Вест. защ. раст. – 2004. – № 2. – С. 37-47.

Фролов А.Н. Виды стеблевых мотыльков рода *Ostrinia* в Омской области / А.Н. Фролов // Зоол. журн. – 1990. – Т. 69, № 2. – С. 61-66.

Фролов А.Н. Генетические свойства кукурузы, влияющие на эффективность химических обработок против кукурузного мотылька / А.Н. Фролов // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел., Т. 147. Генетика устойчивости растений к болезням и вредителям. СПб. – 1993. – С.39-44.

Фролов А.Н. Динамика численности и прогноз массовых размножений вредных насекомых: исторический экскурс и пути развития. Аналитический обзор. // Вест. защ. раст. – 2017. – № 4 (94). – С. 5-21.

Фролов А.Н. Прогноз развития кукурузного мотылька в Краснодарском крае. / А.Н. Фролов // Защ. и кар. раст. – 2006. – № 3. – С. 54-57.

Фролов А.Н. Динамика численности кукурузного мотылька и ее прогноз // Бюлл. МОИП, отд. биол. 2006. – Т. 111, № 1. – С. 10-14.

Фролов А.Н. Динамика численности растительноядных насекомых: исторический экскурс, современное состояние, проблемы / А.Н. Фролов // II Всероссийский съезд по защите растений. СПб, 5-10 декабря 2005.

«Фитосанитарное оздоровление экосистем» (Мат. съезда в 2-х томах). Т. 1. – СПб, 2005. С. – С. 302-304.

Фролов А.Н. Дифференциация видов и форм рода *Ostrinia* по способности развиваться на кукурузе / А.Н. Фролов // Зоол. журн. – 1989. – Т. 68, № 2. – С. 206-217.

Фролов А.Н. Дифференциация видов и форм рода *Ostrinia* по способности развиваться на растениях-хозяевах: различия в физиологии и при питании / А.Н. Фролов // Зоол. журн. – 1991. – Т. 70, № 3. – С. 38-45.

Фролов А.Н. Закономерности расообразования растительноядных насекомых: *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera, Pyralidae) как модель / А.Н. Фролов // Журн. общ. биол. – 1994. – Т. 55, № 4-5. – С. 464-476.

Фролов А.Н. Изменчивость кукурузного мотылька и устойчивость к нему кукурузы: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук / А.Н. Фролов – СПб.: ВИЗР, 1993b. – 41с.

Фролов А.Н. Испытания полового феромона *Ostrinia nubilalis* Hbn. в новых очагах массового размножения вредителя: первые результаты / В кн.: Российско-белорусский семинар по вопросам защиты кукурузы от вредителей // А.Н. Фролов, И.В. Грушевая, Т.А. Рябчинская, Л.И. Трепашко, А.В. Быковская. Сб. тр. А. Н.Фролов, Л. И. Трепашко (ред). – СПб: ВИЗР, 2015. – С. 16-22.

Фролов А.Н. Кукурузный мотылек: факторы, влияющие на динамику численности / А.Н. Фролов // Защ. и кар. раст. – 1997a. – № 1. – С. 35-36.

Фролов А.Н. Кукурузный мотылек: система мероприятий и их эффективность / А.Н. Фролов // Защ. и кар. раст. – 1997b. – № 6. – С. 32–33.

Фролов А.Н. Кукурузный мотылек: прогноз развития, методы учета / А.Н. Фролов, О.Н. Букзеева // Защ. и кар. раст. – 1997. – № 4. – С. 38–39.

Фролов А.Н. К вопросу о причинах низкой аттрактивности синтетических феромонов кукурузного мотылька в новых северных очагах вредоносности насекомого на кукурузе / А.Н. Фролов, Т.А. Рябчинская // Вест. защ. раст. – 2018. – № 1(95). – С. 1-7.

Фролов А.Н. Кукурузный мотылек в исследованиях лаборатории сельскохозяйственной энтомологии ВИЗР: обобщенное резюме / А.Н. Фролов // Российско-белорусский семинар по вопросам защиты кукурузы от вредителей, 2015. – С. 38-53.

Фролов А.Н. Кукурузный мотылек. / А.Н. Фролов // В кн.: Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. Методическое пособие. под ред. Е.Е. Радченко. – М., 2008. – С. 282-305.

Фролов А.Н. Кукурузный мотылек: заселенность растений и урожай зерна кукурузы / А.Н. Фролов, Т.А. Фролова, В.Г. Гаркушка, О.Е. Царегородцева // Агро XXI. – 1999. – № 1. – С. 14-15.

Фролов А.Н. Луговой мотылек: цикличность многолетней динамики численности / А.Н. Фролов, М.И. Саулич, Ю.М. Малыш, Ю.С. Токарев // Защ. и кар. раст. 2010. – № 2. – С. 49-54.

Фролов А.Н. Микроэволюция некоторых видов рода *Ostrinia* Hübner и ее связь с кормовыми растениями: автореф. дисс. ... канд. биол. наук / Фролов А.Н. – Л.: ВИЗР, 1980. – 24 с.

Фролов А.Н. «Новая дрозофила» или виды рода *Ostrinia* (Hübner, 1825) с трехлопастным ункусом (Lepidoptera: Crambidae) как модель антропогенной эволюции / А.Н. Фролов, Ю.С. Токарев, М.И. Жуковская, И.В. Грушевая, А.Г. Конончук, П.Ю. Конончук, Ю.М. Малыш, О.Г. Селицкая, А.В. Щеникова, М.Н. Берим, Т.А. Рябчинская, В.Н. Орлов, О.М. Зеленская, Л.И. Трепашко, А.В. Быковская // В сб.: XV Съезд Русского энтомологического общества, Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017. Мат. съезда. Новосибирск: Изд-во Грамонд, 2017. – С. 505-506.

Фролов А.Н. Особенности биологии и прогнозирования динамики численности лугового мотылька *Pyrausta sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyraustidae) в период низкой его численности в Краснодарском крае / А.Н. Фролов, Ю.М. Малыш, Ю.С. Токарев // Энтномол. обозр. – 2008. – Т. 87, № 2. – С. 291-302.

Фролов А.Н. Формирование барьеров половой изоляции у кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis*: различия в стратегиях использования растений-хозяев / А.Н. Фролов // Журн. общ. биол. – 1994. – Т. 55, № 2. – С. 189-197.

Фролов А.Н. Роль кормовых растений в формировании трофических связей стеблевых мотыльков и их энтомофагов в условиях Центральной лесостепи Украины / А.Н. Фролов, Н.А. Вилкова, И.Д. Шапиро, А.С. Хроменко // Формирование животного и микробного населения агроценозов. Тез. докл. Всесоюз. совещ. Пущино. – М.: Наука, 1982. – С. 98-99.

Фролов А.Н. Плотность размещения и смертность яиц и гусениц младших возрастов кукурузного мотылька на растениях кукурузы / А.Н. Фролов, Ю.М. Малыш // Вест. защ. раст. – 2004, № 1. – С. 42-55.

Фролов А.Н. Пространственное распределение имаго кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* в зоне развития двух поколений. / А.Н. Фролов, Д.С. Тришкин, К.Д. Дятлова, М.А. Чумаков // Зоол. журн. – 1996. – Т. 75, № 11. – С. 1644-1652.

Фролов А.Н. Кукурузный мотылек на сорго в Краснодарском крае / А.Н. Фролов, К.Д. Дятлова, Н.В. Андрияш // Кукуруза и сорго. – 1995. – № 2. – С. 5.

Фролов А.Н. Цикличность многолетней динамики численности вредных насекомых: кукурузный мотылек как пример / А.Н. Фролов, Г.Е. Сергеев, Ю.М. Малыш, А.Г. Конончук, И.В. Грушевая // В кн: Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем. III Всерос. съезд по защ. раст. (С.–Петербург, 16–20 декабря 2013 г.). СПб.: ВИЗР, 2013а. – Т. 1. – С. 89-93.

Фролов А.Н. Экологическая стабильность антибиотической устойчивости линий раннеспелой кукурузы на стадии листовой воронки кукурузному мотыльку *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) / А.Н. Фролов, А.С. Хроменко // Энтومол. обзор. – 1991. – Т.70, № 3. – С. 513-523.

Фролов А.Н., Чумаков М.А. Раннеспелые линии кукурузы, устойчивые к стеблевому мотыльку / А.Н. Фролов, М.А. Чумаков // Селекция и семеноводство. – 1990. – № 5. – С. 29-30.

Фролов А.Н. Факторы динамики численности и их значение в эволюции растительноядных насекомых на примере кукурузного мотылька / А.Н. Фролов, И.Я. Гричанов, Т.А. Фролова, М.А. Чумаков // Инф. бюлл. РФФИ. – 1994. – Т. 2, № 4. – С. 58.

Фролов А.Н. Динамика численности растительноядного насекомого: анализ эффектов модифицирующих и регулирующих факторов с помощью таблиц выживаемости / А.Н. Фролов, М.А. Чумаков, Т.А. Фролова, Т.В. Ливошко, М.Н. Берим // Инф. бюлл. РФФИ. – 1999. – Т. 7, № 4. – С. 3.

Хаджинов М.И. Итоги первого цикла рекуррентной селекции на повышение СКС из синтетиков кукурузы / М.И. Хаджинов // Итоги работ селекции и генетике кукурузы. Краснодар: Краснодарский НИИСХ. – 1979. – С. 92-105.

Хомякова В.О. Кукурузный мотылек / В.О. Хомякова. – М.: Сельхозиздат, 1962. – 36 с.

Хомякова В.О. Кукурузный мотылек / В.О. Хомякова // Распространение вредителей и болезней с.-х. культур в РСФСР в 1969г. и прогноз их появления в 1970г. – М., 1970. – С. 65-69.

Хомякова В.О. Особенности развития стеблевого мотылька *Ostrinia nubilalis*. Hbn. (Lepidoptera, Pyralidae) в зависимости от погодных условий в степной зоне на Северном Кавказе. / В.О. Хомякова, Д.С. Переверзев // Энт. обзор. – 1980. – Т. 59, № 1. – С. 11-17.

Хомякова В.О. Факторы, влияющие на развитие, численность и вредоносность стеблевого (кукурузного) мотылька в степных районах Ставрополья: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03 098 / В.О. Хомякова. Л.: ВИЗР, 1971. – 20 с.

Хроменко А.С. Устойчивость кукурузы к кукурузному мотыльку в условиях Центральной лесостепи Украины: автореф. дис...канд. с.-х. наук / А.С. Хроменко. Л.: ВИЗР, 1982. – 24 с.

Чернышев В.Б. Сельскохозяйственная энтомология (экологические основы): курс лекций. / В.Б. Чернышев. – М.: Изд-во Триумф, 2012. – 232 с.

Чумаков М.А. Вредоносность кукурузного мотылька на кукурузе в Краснодарском крае / М.А. Чумаков, А.Н. Фролов. // Мат. четвертой Всес. научно-техн. конф. мол. ученых по пробл. кукурузы. – Днепропетровск.: 1985. – Ч. 2. – С. 105-108.

Чумаков М.А. Факторы динамики численности кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) (Lepidoptera, Pyralidae) в Центральнoчерноземной зоне России / М.А. Чумаков, А.Н. Фролов // Энтoмол. обозр. – 2000. – Т 79, № 3. – С. 543-549.

Чумаков М.А. К изучению биотических факторов, влияющих на динамику численности и вредоносность кукурузного мотылька. / М.А. Чумаков, А.Г. Семенова // Сб. научных трудов СПГАУ "Защита растений от вредителей, болезней и сорняков". – СПб, 2000. – С. 137-141.

Шапиро И.Д. Биологические основы построения систем мероприятий по защите кукурузы от шведской мухи: автореф. дисс. ... канд. биол. наук / И.Д.Шапиро. – Л., ВИЗР, 1964. – 46 с.

Шапиро И.Д. Вопросы управления численностью вредных членистоногих в современных условиях научно-технического прогресса в сельском хозяйстве / И.Д. Шапиро // Тр. ВИЗР, 1976. – № 48. – С. 5-13.

Шапиро И.Д. Иммунитет полевых культур к насекомым и клещам / И.Д. Шапиро. – Л.: ЗИН АН СССР, 1985. – 321 с.

Шапиро И.Д. Проблема численности насекомых и селекция сельскохозяйственных культур / И.Д. Шапиро // Журн. общ. биол. – 1966б. – Т. 27. – № 4. – С. 423-435.

Шапиро И.Д. Устойчивые сорта – основа интегрированных методов / И.Д. Шапиро // Защ. раст. – 1975а. – № 1. – С. 4-6.

Шапиро И.Д. Практикум по иммунитету растений к вредителям: учебное пособие / И.Д. Шапиро, Н.А. Вилкова, Л.И. Нефедова. – Л., 1989. – 180 с.

Шапиро И.Д. Иммунитет растений к вредителям и болезням / И.Д. Шапиро, Н.А. Вилкова, Э.И. Слепян. – Л.: Агропромиздат. Ленингр. Отд., 1986. – 192 с.

Шапиро И.Д. Методологические принципы оценки взаимодействия в системе растение-фитофаг в целях оптимизации селекции сортов на устойчивость к вредным организмам (на примере изучения устойчивости кукурузы к стеблевому мотыльку *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) / И.Д. Шапиро, С.В. Васильев, Д.С. Переверзев, Н.А. Вилкова, А.И. Кудрин // Журн. общ. биол. – 1979. – Т. 40, № 3. – С. 385-397.

Шапиро И.Д. Эколого-физиологические основы триотрофа и стратегия защиты растений / И.Д. Шапиро, Н.А. Вилкова, К.В. Новожилов, К.Е. Воронин, В.А. Шапиро // Тр. ВИЗР «Экологическая физиология насекомых и проблемы защиты растений. – 1979. – С. 5-17.

Шапиро И.Д. Иммунитет растений к вредителям / И.Д. Шапиро, Н.А. Вилкова // Сельхоз.биол. – 1969. – Т. 4, № 6. – С. 860-864.

Шапиро И.Д. Новые тенденции в селекции кукурузы и вопросы борьбы с вредителями / И.Д. Шапиро, Н.А. Вилкова // Кукуруза. – 1971. – Т. 3. – С. 30.

Шапиро И.Д. Методические указания по использованию синтетических половых феромонов стеблевого мотылька / И.Д. Шапиро, Н.А. Вилкова, А.Н. Фролов. – Л.: ВИЗР, 1979. – 14 с.

Шапошников Г.Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида / Г.Х. Шапошников // Энтномол. обзор. – 1966. – Т. 45, № 1. – С. 3-35.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции / С.С. Шварц. – М. – Наука, 1980. – 244 с.

Шпанёв А.М. Стеблевой мотылек на посевах проса / А.М. Шпанёв, А.Б. Лаптиёв // Защ. и кар. раст. – 2006. – № 2. – С. 48-49.

Шпанев А.М. Популяционная динамика стеблевого мотылька на юго-востоке ЦЧЗ / А.М. Шпанев, А.Б. Лаптиев // В кн.: «Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики». – Мат. XI Межд. научно-практич. экол. конф. – 2010. – С. 197.

Шура-Бура Г.Б. Особенности развития стеблевого мотылька на различных по устойчивости гибридах и линиях кукурузы: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Г.В. Шура-Бура – Л., 1968. – 19 с.

Шура-Бура Г.Б. Обоснование и уточнение метода оценки устойчивости кукурузы к стеблевому мотыльку по содержанию флавоноидов / Г.В. Шура-Бура // Тр. V Всес.совещ. по иммунитету растений. Киев, 1969. – С. 93-95.

Щёголев В.Н. Кукурузный мотылек (*Pyrausta nubilalis* Hbn). Хозяйственное значение. Экология. Системы мероприятий / В.Н. Щёголев. – Л.: ВИЗР, 1934. – 64 с.

Эстерберг Л.К. К познанию паразитов стеблевого мотылька (*Pyrausta nubilalis* Hb.) в Горьковской области / Л.К. Эстерберг // Уч. зап. Горьков. гос. ун-та. – 1938. – №. 8. – С. 16-18.

Югенхеймер Р.У. Кукуруза: улучшение сортов, производство семян, использование / Р.У. Югенхеймер. – М.: Колос. – 1979. – 103 с.

Abel C.A. Evaluation of conventional resistance to European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) and western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) in experimental maize lines developed from a backcross breeding program / C.A. Abel, M.A. Berhow, R.L. Wilson, B.F. Binder, B.E. Hibbard // J. Econ. Entomol. 2000. – V. 93, N 6. – P. 1814-1821.

Akasaka-Kennedy Y. Efficient plant regeneration and Agrobacterium-mediated transformation via somatic embryogenesis in melon (*Cucumis melo* L.) / Y. Akasaka-Kennedy, K. Tomita, H. Ezura // Plant science. – 2004. – V. 166, N 3. – P. 763-769.

Al-Wathiqui N. Using RNA sequencing to characterize female reproductive genes between Z and E strains of European corn borer moth (*Ostrinia nubilalis*) / N. Al-Wathiqui, S.M. Lewis, E.B. Dopman // BMC genomics. – 2014. – V. 15, N 1. – P. 189.

Andow D.A. Characterization of predation on egg masses of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae) / D.A. Andow // Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1990. – V. 83, N 3. – P. 482-486.

Andreadis T.G. Dissemination of *Nosema pyrausta* in feral populations of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* / T.G. Andreadis // J. Invertebr. Pathol. – 1986. – V. 48, N 3. – P. 335-343.

Andreadis T.G. Horizontal transmission of *Nosema pyrausta* (Microsporida: Nosematidae) in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae) / T.G. Andreadis // Environ. Entomol. – 1987. – V. 16, N 5. – P. 1124-1129.

Andreadis T.G. Current status of imported and native parasites of the European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) in Connecticut. / T.G. Andreadis // J. Econ. Entomol. – 1982. – V. 75, N 4. – P. 626-629.

Andreadis T.G. Epizootiology of *Nosema pyrausta* in field populations of the European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) / T.G. Andreadis // Environ. Entomol. – 1984. – V.13, N 3. – P. 882-887.

Andrew R.H. Evaluation of sweetcorn inbreds for resistance to European corn borer / R.H. Andrew, Jr J.R. Carlson // J. Am. Soc. Hort. Sci. – 1976. – V. 101. – P. 97-99.

Andrewartha H.G. The distribution and abundance of animals / H.G. Andrewartha, L.C. Birch // Chicago, Univ. Chicago Pr. – 1954. – 793 p.

Anglade P. Intraspecific sex-pheromone variability in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lepidoptera, Pyralidae) / P. Anglade, P. Stockel and IWGO Cooperators // Agronomie. – 1984. – V. 4, N 2. – P. 183-187.

Antwi J.B. Host-associated differentiation in a highly polyphagous, sexually reproducing insect herbivore / J.B. Antwi, G.A. Sword, R.F. Medina // Ecology and evolution. – 2015. – V. 5, N 13. – P. 2533-2543.

Ayvaz A. Dispersal ability and parasitization performance of egg parasitoid *Trichogramma evanescens* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in field and storage conditions / A. Ayvaz // Turkish J. Biol. – 2008. – V. 32. – P. 127-133.

Babcock K.W. The European corn borer in Central Europe / K.W. Babcock, A.M. Vance // US Dept. Agric. Tech. Bull. – 1929. – N 135. – 55 p.

Bača F. European corn borer (*Ostrinia nubilalis* Hbn) population fluctuation at Zemun Polje between 1986 and 2005 / F. Bača, S. Gosic-Dondo, Z. Kaitovic, D. Hadgistević // *Maydica*. – 2007. – V. 52, N 3. – P. 325-328.

Bacela-Spychalska K. A co-invasive microsporidian parasite that reduces the predatory behaviour of its host *Dikerogammarus villosus* (Crustacea, Amphipoda) / K. Bacela-Spychalska, T. Rigaud, R.A. Wattier // *Parasitology*. – 2014. – V. 141, N 2. – P. 254-258.

Baldo L. Multilocus sequence typing system for the endosymbiont *Wolbachia pipientis* / L. Baldo, J.C.D. Hotopp, K.A. Jolley, S.R. Bordenstein, S.A. Biber, R.R. Choudhury, J.H. Werren // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2006. – V. 72, N 11. – P. 7098-7110.

Bandi C. Effects of tetracycline on the filarial worms *Brugia pahangi* and *Dirofilaria immitis* and their bacterial endosymbionts *Wolbachia* / C. Bandi, J.W. McCall, C. Genchi, S. Corona, L. Venco, L. Sacchi // *Int. J. Parasitol.* – 1999. – V. 29, N 2. – P. 357-364.

Barbosa P. Insect outbreaks / P. Barbosa, J.C. Schultz (eds.). – San Diego: Acad. Press Inc., 1987. – 578 p.

Bartels D.W. Pheromone trap monitoring of Z-strain European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae): optimum pheromone blend, comparison with blacklight traps, and trap number requirements / D.W. Bartels, W.D. Hutchison, S. Udayagiri // *J. Econ. Entomol.* – 1997. – V. 90, N 2. – P. 449-457.

Barry B.D. Performance of transgenic corn hybrids in Missouri for insect control and yield / B.D. Barry, L.L. Darrah, D.L. Huckla, A.Q. Antonio, G.S. Smith, M.H. O'Day // *J. Econ. Entomol.* – 2000. – V. 93, N 3. – P. 993-999.

Bates S.L. Insect resistance management in GM crops: past, present and future / S.L. Bates, J.Z. Zhao, R.T. Roush, A.M. Shelton // *Nature biotechnol.* – 2005. – V. 23, N 1. – P. 57-62.

Baute T.S. Use of transgenic *Bacillus thuringiensis* Berliner corn hybrids to determine the direct economic impact of the European corn borer (Lepidoptera:

Crambidae) on field corn in eastern Canada / T.S. Baute, M.K. Sears, A.W. Schaafsma // J. Econ. Entomol. – 2002. – V. 95, N 1. – P. 57-64.

Beadle G.W. Teosinte and the origin of maize / G.W. Beadle // J. Heredity. – 1939. – V. 30, N 6. – P. 245-247.

Beadle G.W. Mystery of maize / G.W. Beadle // Field Mus. Nat. Hist. Bull. – 1972. – V. 43. – P. 2-11.

Beck S.D. Nutrition of the European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (Hübner). IV. Feeding reactions of first instar larvae // Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1956. – V. 49, N 4. – P. 399-405, 510.

Beck S.D. The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (Hübner.), and its principal host plant. I. Orientation and feeding behaviour of the larva on the corn plant / S.D. Beck // Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1956. – V. 49, N 6. – P. 552-558.

Beck S.D. The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (Hübner.), and its principal host plant. II. The influence of nutritional factors on larval establishment and development on the corn plant / S.D. Beck // Ann. Ent. Soc. Amer., 1956a. – V. 49, N 6. – P. 582-588.

Beck S.D. The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (Hübner.), and its principal host plant. VI: Host plant resistance of larval establishment / S.D. Beck // J. Insect. Physiol. – 1957. – V. 1, N 2. – P. 158-177.

Beck S.D. Resistance of plants to insects / S.D. Beck // Annu. Rev. Entomol. – 1965. – V. 10, N 1. – P. 207-232.

Beck S.D. Water intake and the termination of diapause in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* / S.D. Beck // J. Insect. Physiol. – 1967. – V. 13, N. 5. – P. 739-750.

Beck S.D. Resistance factor determination, quantitative estimation of the resistance factor 6-methoxybenzoxasolinone, in corn plant tissue / S.D. Beck, E.T. Kaske, E.E. Smismann // J. Agr. Food. Chem. – 1957a. – V. 5, N. 12. – P. 933-935.

Becnel J.J. Microsporidia in insects / J.J. Becnel, T.G. Andreadis // The Microsporidia and Microsporidiosis. – Washington DC: ASM Press, 1999. – P. 447-501.

Bennetzen J. Genetic evidence and the origin of maize / J. Bennetzen, E. Buckler, V. Chandler, J. Doebley, J. Dorweiler, B. Gaut, V. Walbot, M. Freeling, S. Hake, E. Kellogg, R. S. Poethig, V. Walbot, S. Wessler // *Latin American Antiquity*. – 2001. – V. 12, N 1. – P. 84-86.

Bereń P. Flight dynamics of *Ostrinia nubilalis* HBN. (Lep.: Crambidae) based on the light and pheromone trap catches in Nienadywka (South-Eastern Poland) in 2006-2008 / P. Bereń // *J. Plant Prot. Res.* – 2012. – V. 52, N 1. – P. 130-138.

Bereń P.K. Dates and dynamics of *Ostrinia nubilalis* Hbn. moth flights from postharvest maize residues in entomological cages in 2006–2011 in south-east Poland / P.K. Bereń // *Progress in Plant Protection*. – 2013. – V. 53, N 1. – P. 23-31.

Bereń P.K. Monitoring of occurrence and notifying dates for European corn borer (*Ostrinia nubilalis* Hbn.) control measures in Poland—current situation and perspective / P.K. Bereń // *Progress in Plant Protection*. – 2014. – V. 54, N 3. – P. 276-282.

Bernays E.A. Host specificity in phytophagous insects: selection pressure from generalist predators // *Ent. exp. et appl.* – 1988. – V. 49, N 1-2. – P. 131-140.

Berry J. Brown lace lerp hyperparasitoid found in New Zealand / J. Berry // *Biosecurity*. – 2006. – V. 68. – P. 18-19.

Berryman A.A. Dynamics of forest insect populations: patterns, causes, implications. / A.A. Berryman (ed.). – N.Y.: Springer Sci. & Business Media, 1988. – 604 p.

Bethenod M.T. Genetic isolation between two sympatric host plant races of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hübner. II: Assortative mating and host-plant preferences for oviposition / M.T. Bethenod, Y. Thomas, F. Rousset, B. Frérot, L. Pélozuelo, G. Genestier, D. Bourguet // *Heredity*. – 2005. – V. 94, N 2. – P. 264-270.

Bing L.A. Occurrence of the entomopathogen *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin in different tillage regimes and in *Zea mays* L. and virulence towards *Ostrinia nubilalis* (Hubner) / L.A. Bing, L.C. Lewis // *Agriculture, Ecosyst. & Environ.* – 1993. – V. 45. – P. 147-156.

Bing L.A. Suppression of *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae) by endophytic *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin / L.A. Bing, L.C. Lewis // Environ. Entomol. – 1991. – V. 20, N 4. – P. 1207-1211.

Bode W.M. Yield-loss relationships and economic injury levels for European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) populations infesting Pennsylvania field corn / W.M. Bode, D.D. Calvin // J. Econ. Entomol. – 1990. – V. 83, N 4. – P. 1595-1603.

Bohn M. Breeding early maturing European dent maize (*Zea mays* L.) for improved agronomic performance and resistance against the European corn borer (*Ostrinia nubilalis* Hb.) / M. Bohn, T. Magg, D. Klein, A.E. Melchinger // Maydica. – 2003. – V. 48, N3 – P. 239-247.

Bohn M. Damage and grain yield losses caused by European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) in early maturing European maize hybrids. / M. Bohn, R.C. Kreps, D. Klein, A.E. Melchinger // J. Econ. Entomol. – 1999. – V. 92, N 3. – P. 723-731.

Bohn M. QTL mapping for resistance against the European corn borer (*Ostrinia nubilalis* Hbn.) in early maturing European dent germplasm / M. Bohn, B. Schulz, R. Kreps, D. Klein, A.E. Melchinger // TAG Theoretical and Applied Genetics. – 2000. – V. 101, N 5. – P. 907-917.

Boserup E. The conditions of agricultural growth: The economics of agrarian change under population pressure / E. Boserup. – New York: Routledge, 2005. – 137 p.

Bourguet D. Becoming a species by becoming a pests or how two maize pests of the genus *Ostrinia* possibly evolved through parallel ecological speciation events / D. Bourguet, S. Ponsard, R. Streiff, S. Meusnier, P. Audiot, J. Li, Z.Y. Wang // Molecular ecol. – 2014. – V. 23, N 2. – P. 325-342.

Bourguet D. Gene flow in the European corn borer *Ostrinia nubilalis*: implications for the sustainability of transgenic insecticidal maize / D. Bourguet M.-T. Bethenod, N. Pasteur, F. Viard // Proc. Royal Soc. London. Series B, Biol. Sci., 2000. – V. 267, N 1439. – P. 117-122.

Brindley T.A. Significant developments in European corn borer research / T.A. Brindley, F.F. Dicke // Annu. Rev. Entomol. – 1963. – V. 8. – P. 155-176.

Brindley T.A. Recent research advances on the European corn borer in North America / T.A. Brindley, A.N. Sparks., W.B. Showers, W.D. Guthrie // *Annu. Rev. Entomol.* – 1975. – V. 20, N 1. – P. 221-239.

Brookes G. GM crops: global socio-economic and environmental impacts 1996–2010 / G. Brookes, P. Barfoot // PG Economics Ltd. – 2012. <http://www.pgeconomics.co.uk/page/33/global-impact-2012> [accessed 31 Jan 2013].

Cagáň L. Dissemination of the parasite *Nosema pyrausta* in populations of European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) in Slovakia, the Czech Republic and Poland / L. Cagáň, P. Bokor, A. Plačková // *Sci. J. Phytotechnics Zootechnics*. Nitra: Slovenska poľnohospodarska univerzita. – 1998. – V. 9, N 3. – P. 81-85.

Cagáň L. *Lydella thompsonii* Herting (Dirt., Tachinidae), a parasitoid of European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hbn., (Lep., Pyralidae) in Slovakia, Czech Republic and south-western Poland / L. Cagáň, T. Turlings, P. Bokor, S. Dorn // *J. Appl. Entomol.* – 1999. – V. 123, N 10. – P. 577-583.

Caffrey D.J. A progress report on the investigations of the European corn borer / D.J. Caffrey, L.H. Worthley. – USDA Agr. Bull. – 1927. – N 1476. – 155 p.

Calcagno V. Sympatric host races of the European corn borer: adaptation to host plants and hybrid performance / V. Calcagno, Y. Thomas, D. Bourguet // *J. Evol. Biol.* – 2007. – V. 20, N 5. – P. 1720-1729.

Calvin D.D. Economic benefits of transgenic corn hybrids for European corn borer management in the United States / D.D. Calvin // Public interest document supporting the registration and exemption from the requirement of a tolerance for the plant pesticide *Bacillus thuringiensis* subsp *kurstaki* insect control protein as expressed in corn (*Zea mays* L.). A report to the Monsanto Company, St. Louis, Mo. USA. – 1996.

Campos F. Toxicokinetics of 2, 4-dihydroxy-7-methoxy-1, 4-benzoxazin-3-one (DIMBOA) in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hübner) / F. Campos, J. Atkinson, J.T. Arnason, B.J.R. Philogene, P. Morand, N.H. Werstiuk, G. Timmins // *J. Chem. Ecol.* – 1989. – V. 15, N 5. – P. 1989-2001.

Cardř R.T. European corn borer: pheromone polymorphism or sibling species? / R.T. Cardř, W.L. Roelofs, R.G. Harrison, A.T. Vawter, P.F. Brussard, A. Mutuura, E. Munroe // *Science*. – 1978. – V. 199, N 4328. – P. 555-556.

Cardinal A.J. Mapping of factors for resistance to leaf-blade feeding by European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) in maize / A.J. Cardinal, M. Lee, W.D. Guthrie, J. Bing, D.F. Austin, L.R. Veldboom, M.L. Senior // *Maydica*. – 2006. – V. 51, N 1. – P. 93-102.

Carrigre Y. Long-term regional suppression of pink bollworm by *Bacillus thuringiensis* cotton. / Y. Carrigre, C. Eilers-Kirk, M. Sisterson, L. Antilla, M. Whitlow, T.J. Dennehy, B.E. Tabashnik // *Proc. Natl Acad. Sci.* – 2003. – V. 100, N 4. – P. 1519-1523.

Chez D. The resistance of maize to the European corn borer (*Ostrinia nubilalis* Hubner) and stalk rot caused by *Gibberella zeae* (Schw.) Petch / D. Chez, M. Hudon, M.S. Chiang // *Phytoprotection*. – 1977. – V. 58. – P. 5-17.

Chiang C.L. The life table and its applications / C.L. Chiang – Malabar, Fla.: Robert E. Krieger Publishing, 1984. – 316 p.

Chiang H.C. Factors to be considered in refining a general model of economic threshold / H.C. Chiang // *Entomophaga*, 1982. – V. 27 spec. issue. – P. 99–103.

Chiang H.C. Pest management in corn / H.C. Chiang // *Annu. Rev. of Entomol.* – 1978. – V. 23, N 1. – P. 101-123.

Chiang H.C. Population fluctuations of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, at Waseca, Minnesota, 1948–70. / H.C. Chiang, A.C. Hodson // *Environ. Ent.* – 1972. – V. 1, N 1. – P. 7-16.

Chiang H.C. Interactions of the European corn borer and stalk rot in corn / H.C. Chiang, R.D. Wilcoxson // *J. Econ. Entomol.* – 1961. – V. 54, N 5. – P. 850-852.

Christensen J.J. European corn borer (*Pyrausta nubilalis* Hbn.) in relation to shank, stalk, and ear rots of corn / J.J. Christensen, C.L. Schneider // *Phytopathology*. – 1950. – V. 40, N 3. – 284-291.

Cianchi R. Genetic distance between pheromone biotypes of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*: Different contribution of variable substrate, regulatory, and

nonregulatory enzymes / R. Cianchi, S. Maini, L. Bullini // *Heredity*. – 1980. – V 45, N 3. – P. 383-388.

Clark M.E. Widespread prevalence of *Wolbachia* in laboratory stocks and the implications for *Drosophila* research / M.E. Clark, C.L. Anderson, J. Cande, T.L. Karr // *Genetics*. – 2005. – V. 170, N 4. – P. 1667-1675.

Clark L.R. The ecology of insect populations in theory and practice / L.R. Clark, P.W. Geier, R.D. Hughes, R.F. Morris. – Methuen, London: The Trinity Press, 1967. – 232 p.

Coates B.S. Genomic mechanisms of sympatric ecological and sexual divergence in a model agricultural pest, the European corn borer / B.S. Coates, E.B. Dopman, K.W. Wanner, T.W. Sappington // *Current Opinion in Insect Science*. – 2018. – V. 26. – P. 50-56

Conrad M.S. The spotted lady beetle, *Coleomegilla maculata* (De Geer), as a predator of European corn borer eggs / M.S. Conrad // *J. Econ. Entomol.* – 1959. – V. 52, N 5. – P. 843-847.

Coors J.G. Resistance to the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hubner), in maize, *Zea mays* L., as affected by soil silica, plant silica, structural carbohydrates, and lignin / J.G. Coors // *Genetic aspects of plant mineral nutrition*. Springer Netherlands. – 1987. – P. 445-456.

Cordero A. Population dynamics and life-cycle of corn borers in South Atlantic European coast / A. Cordero, R.A. Malvar, A. Butrón, P. Revilla, P. Velasco, A. Ordás // *Maydica*. – 1998. – V. 43. – P. 5-12.

Costa S.D. Influence of *Solanum* host plants on Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) susceptibility to the entomopathogen *Beauveria bassiana* / S.D. Costa, R. Gaugler // *Environ. Entomol.* – 1989. – V. 18, N. 3. – C. 531-536.

Crawley M.J. Insect herbivores and plant population dynamics / M.J. Crawley // *Annu. Rev. Entomol.* – 1989. – V. 34, N 1. – P. 531-562.

Darby A.C. Analysis of gene expression from the *Wolbachia* genome of a filarial nematode supports both metabolic and defensive roles within the symbiosis / A.C. Darby, S.D. Armstrong, G.S. Bah, G. Kaur, M.A. Hughes, S.M. Kay, P. Koldkjær, L.

Rainbow, A.D. Radford, M.L. Blaxter, V.N. Tanya, A.J. Trees, R. Cordaux, J.M. Wastling, B.L. Makepeace // *Genome research*. – 2012. – V. 22, N 12. – P. 2467-2477.

De Rozari M.B. Environment and the sexual activity of the European corn borer / M. B. De Rozari, W. B. Showers, R. H. Show // *Environ. Entomol.* – 1977. – V.6, N 5. – P. 657-665.

De Vetten N.A transformation method for obtaining marker-free plants of a cross-pollinating and vegetatively propagated crop / N. de Vetten, A.M. Wolters, K. Raemakers, I. van der Meer, R. ter Stege, E. Heeres, R. Visser // *Nature biotechnol.* – 2003. – V. 21, N 4. – P. 439-442.

Derrick M.E. Effect of pheromone trap placement on capture of male European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) in three North Carolina crops / M.E. Derrick // *Environ. Entomol.* – 1992. – V. 21, N 2. – P. 240-246.

Derrick M.E. Relationship of adult European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) in action sites with egg masses in the cornfield / M.E. Derrick, W.B. Showers // *Environ. Entomol.* – 1990. – V. 19, N. 4. – C. 1081-1085.

Diehl S.R. An evolutionary and applied perspective of insect biotypes / S.R. Diehl, G.L. Bush // *Annu. Rev. Entomol.* – 1984. – V. 29, N 1. – P. 471-504.

Dharmalingam S. European corn borer: rate of first-generation larval mortality in Sorghum hybrids compared with inbred lines of maize during the whorl stage of plant development / S. Dharmalingam, W.D. Guthrie, J.L. Jarwis, D. Kinder, R.E. Atkins, C.T. Tseng // *J. Econ. Entomol.* – 1984. – V. 77, N 4. – P. 929-931.

Derridj S. Plant growth stages in the interspecific oviposition preference of the European corn borer and relations with chemicals present on the leaf surfaces / S. Derridj, V. Gregoire, J.P. Boutin, V. Fiala // *Entomol. exp. et appl.* – 1989. – V. 53, N 3. – P. 267-276.

Doebley J. Molecular evidence and the evolution of maize / J. Doebley // *Econ. Botany*. – 1990. – V. 44. – P. 6-27.

Dopman E.B. Genetic mapping of sexual isolation between E and Z pheromone strains of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) / E.B. Dopman, S.M. Bogdanowicz, R.G. Harrison // *Genetics*. – 2004. – V. 167, N 1. – P. 301-309.

Dopman E.B. Components of reproductive isolation between North American pheromone strains of the European corn borer / E.B. Dopman, P.S. Robbins, A. Seaman // *Evolution*. – 2010. – V. 64, N 4. – P. 881-902.

Dowd P.F. Involvement of arthropods in the establishment of mycotoxigenic fungi under field conditions / P.F. Dowd // Marcel Dekker: New York. – 1998. – P. 307-350.

Drès M. Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation / M. Drès, J. Mallet // *Philosophical Trans. Royal Soc London B: Biol. Sci.* – 2002. – V. 357. – N 1420. – P. 471-492.

Dumas P. *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) host-plant variants: two host strains or two distinct species? / P. Dumas, F. Legeai, C. Lemaitre, E. Scaon, M. Orsucci, K. Labadie, J.M.Aury // *Genetica*. – 2015. – V. 143, N 3. – P. 305-316.

Durant J.A. Monitoring of the European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) in South Carolina using pheromone traps / J.A. Durant, D.G. Manley, R. Cardé // *J. Econ. Entomol.* – 1986. – V. 79, N. 6 – P. 1539-1543.

Duvick D.N. Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.) / D.N. Duvick // *Maydica*. – 2005. – V. 50, N 3. – P. 193-202.

Estrada M. The molecular diversity of different isolates of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. as assessed using inter microsatellites (ISSRs) / M. Estrada, M. Camacho, C. Benito // *Cell. Mol. Biol. Lett.* – 2007. – V. 12, N 2. – P. 240-252.

Everly R.T. Influence of height and stage of development of dent corn on oviposition by European corn borer moths / R.T. Everly // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* – 1959. – V. 52, N 3. – P. 272-279.

Feng Z. Age-specific dose-mortality effects of *Beauveria bassiana* (Deuteromycotina: Hyphomycetes) on the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae) / Z. Feng, R. I. Carruthers, D. W. Roberts, D. S. Robson // *J. Inv. Pathol.* – 1985. – V. 46, N 3. – P. 259-264.

Feigenbaum M.J. Universal behavior in nonlinear systems / M.J. Feigenbaum // *Physica D*. – 1983. – V. 7, N 1. – P. 16-39.

Fletcher-Howell G. Pheromone and blacklight trap monitoring of adult European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) in western Massachusetts / G. Fletcher-Howell, D.N. Ferro, S. Butkewich // *Environ. Entomol.* – 1983. – V. 12, N 2. – C. 531-534.

Foiada F. Improving resistance to the European corn borer: a comprehensive study in elite maize using QTL mapping and genome-wide prediction / F. Foiada, P. Westermeier, B. Kessel, M. Ouzunova, V. Wimmer, W. Mayerhofer, T. Presterl, M. Dilger, R. Kreps, J. Eder, C.C. Schön // *Theor. Appl. Gen.* – 2015. – V. 128, N 5. – P. 875-891.

Forister M.L. Revisiting the evolution of ecological specialization, with emphasis on insect–plant interactions / M.L. Forister, L.A. Dyer, M.S. Singer, J.O. Stireman, J.T. Lill // *Ecology.* – 2012. – V. 93, N 5. – P. 981-991.

Fries I. *Nosema ceranae* in European honeybees (*Apis mellifera*) / I. Fries // *J. Invert. Pathol.* – 2010. – V. 103. – P. S73-S79.

Frolov A.N. “From Russia with lobe” genetic differentiation in trilobed uncus *Ostrinia* spp. follows food plant, not hairy legs./ A.N. Frolov, P. Audiot, D. Bourguet, A.G. Kononchuk, J.M. Malysch, S. Ponsard, R. Streiff, Y.S. Tokarev // *Heredity.* – 2012. – V. 108, N 2. – P. 147-156.

Frolov A.N. Reconsidering the taxonomy of several *Ostrinia* species in the light of reproductive isolation: a tale for Ernst Mayr / A.N. Frolov, D. Bourguet, S. Ponsard // *Biol. J. Linnean Soc.* – 2007. – V. 91, N 1. – P. 49-72.

Fry A.J. Variable fitness effects of *Wolbachia* infection in *Drosophila melanogaster* / A.J. Fry, M.R. Palmer, D.M. Rand // *Heredity.* – 2004. – V. 93, N 4. – P. 379-389.

Fujii Y. Transfection of *Wolbachia* in Lepidoptera: the feminizer of the adzuki bean borer *Ostrinia scapulalis* causes male killing in the Mediterranean flour moth *Ephestia kuehniella* / Y. Fujii, D. Kageyama, S. Hoshizaki, H. Ishikawa, T. Sasaki // *Proc. Royal Soc. London B: Biol. Sci.* – 2001. – V. 268, N 1469. – P. 855-859.

Gallun R.L. Plant resistance to insects attacking cereals / R.L. Gallun, K.J. Starks, W.D. Guthrie // *Annu. Rev. Entomol.* – 1975. – V. 20, N 1. – P. 337-357.

Gahukar R.T. Feeding-behavior and food-intake of larva of *Ostrinia nubilalis* (LEP-PYRAUSTIDAE) in presence of Dimboa / R.T. Gahukar // Ann. soc. entomol. France. – France: Soc entomologique France, 1979. – V. 15, N 4. – P. 649-657.

Gahukar R.T. Nouvelles techniques adoptées pour l'élevage d'*Ostrinia nubilalis* Hübner sur milieu artificiel / R.T. Gahukar // Ann. Zool. Ecol. Anim. – 1975. – V. 7. – P. 491–498.

Gaspers C. The European corn borer (*Ostrinia nubilalis*, Hbn.), its susceptibility to the Bt-toxin Cry1F, its pheromone races and its gene flow in Europe in view of an insect resistance management / C. Gaspers // PhD Thesis, RWTH Aachen. – 2010. – 108 p.

Gegner T. Do microsporidia function as “biological weapon” for *Harmonia axyridis* under natural conditions? / T. Gegner, O. Otti, S. Tragust, H. Feldhaar // Insect Sci. – 2015. – V. 22, N 3. – P. 353-359.

Glover T.J. Gene flow among three races of European corn borers (Lepidoptera: Pyralidae) in New York State / T.J. Glover, J.J. Knodel, P.S. Robbins, C.J. Eckenrode, W.L. Roelofs // Environ. Entomol. – 1991. – V. 20, N 5. – P. 1356-1362.

Green R.E. Farming and the fate of wild nature / R.E. Green, S.J. Cornell, J.P. Scharlemann, A Balmford // Science. – 2005. – V 307, N 5709. – P. 550-555.

Guckenheimer J. Sensitive dependence to initial conditions for one-dimensional maps / J. Guckenheimer // Communications in Math. Physics. – 1979. – V. 70, N 2. – P. 133-160.

Guthrie W.D. Breeding for insect resistance in maize / W.D. Guthrie // Plant Breed. Revs. – 1989. – V. 6. – P. 209-243.

Guthrie W.D. Effect of plant height and the yellow-green gene in maize on leaf feeding by first-generation European corn borers (Lepidoptera: Pyralidae) / W.D. Guthrie, B.D. Barry, G.L. Reed // J. Econ. Entomol. – 1983. – V. 76, N 4. – P. 818-820.

Guthrie W.D. Resistance of inbred lines of dent corn to leaf feeding by 1st-brood European corn borers / W.D. Guthrie, F.F. Dicke // Iowa State J. Sci. – 1972. – V. 46. – P. 339- 357.

Guthrie W.D. Leaf and sheath feeding resistance to the European corn borer in eight inbred lines of dent corn / W.D. Guthrie, F.F. Dicke, C.R. Neiswander // Ohio Agric. Exp. Sta. Res. Bull. – 1960. – N 860. – 38 p.

Guthrie W.D. European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) leaf-feeding resistance and DIMBOA content in inbred lines of dent maize grown under field versus greenhouse conditions / W.D. Guthrie, R.L. Wilson, J.R. Coats, J.C. Robbins, C.T. Tseng, J.L. Jarvis, W.A. Russell // J. Econ. Entomol. – 1986. – V. 79, N 6. – P. 1492-1496.

Guthrie W.D. Sheath and collar feeding resistance to the second-brood European corn borer in six inbred lines of dent corn / W.D. Guthrie, J.L. Huggans, S.M. Chatterji // Iowa State J. Sci. – 1970. – V. 44. – P. 297-311.

Gyllenberg M. Continuous versus discrete single species population models with adjustable reproductive strategies / M. Gyllenberg // Bull. Math. Biol. – 1997. – V. 59, N 4. – P. 679-705.

Hallauer A.R. History, contribution, and future of quantitative genetics in plant breeding: lessons from maize / A.R. Hallauer // Crop Sci. – 2007. – V. 47, N 3. – P. 4-19.

Hallauer A.R. Maize breeding / A.R. Hallauer, M.J. Carena // In: Handbook of plant breeding. – V. 3. – M.J. Carena (ed.). Springer. – 2009. – P. 3-98.

Hallauer A.R. Quantitative genetics in maize breeding / A.R. Hallauer, M.J. Carena, J.B.M. Filho // Springer Science & Business Media. – 2010. – 664 p.

Harmon J.P. Oviposition behavior of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) in response to potential intra- and interspecific interactions / J.P. Harmon, J.A. White, D.A. Andow // Environ. Entomol. – 2003. – V. 32, N 2. – P. 334-339.

Harrison R.G. Allozyme differentiation between pheromone strains of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* / R.G. Harrison, A.T. Vawter // Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1977. – V. 70, N 5. – P. 717-720.

Hill R.E. Effects of the microsporidium, *Nosema pyrausta*, on field populations of European corn borers in Nebraska / R.E. Hill, W.J. Gary // Environ. Entomol. – 1979. – V. 8, N 1. – P. 91-95.

Hodgson B.E. The host plants of the European corn borer in New England / B.E. Hodgson // USDA Bull. – 1928. – N 77. – 64 p.

Hoffmann M.P. Performance of *Trichogramma ostriniae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) reared on factitious hosts, including the target host, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) / M.P. Hoffmann, P.R. Ode, D.L. Walker, J.S. van nouhuys Gardner, A.M. Shelton // Biol. Control. – 2001. – V. 21, N 1. – P. 1-10.

Hora K.H. Inheritance and plasticity of adult host acceptance in *Yponomeuta* species: implications for host shifts in specialist herbivores / K.H. Hora, P. Roessingh, S.B. Menken // Entomol. exp. et appl. – 2005. – V. 115, N 1. – P. 271-281.

Houseman J.G. Effect of the maize-derived compounds DIMBOA and MBOA on growth and digestive processes of European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) / J.G. Houseman, F. Campos, N.M.R. Thie, B.J.R. Philogene, J. Atkinson, P. Morand, J.T. Arnason // J. Econ. Entomol. – 1992. – V. 85, N 3. – P. 669-674.

Howard L.O. The importation into the United States of the parasites of the gipsy-moth and the brown-tail moth / L.O. Howard, W.F. Fiske // Bull. Bur. Ent. U. S. Dep. Agric. – 1911. – N 91. – P. 1-132.

Huang Y., Takanashi T., Hoshizaki S., Tatsuki S., Ishikawa Y. Female sex pheromone polymorphism in adzuki bean borer, *Ostrinia scapulalis*, is similar to that in European corn borer, *O. nubilalis*. // J. Chem. Ecol. – V. 28, N 3. – P. 533-539.

Huang, W.F. 2004). The novel organization and complete sequence of the ribosomal RNA gene of *Nosema bombycis* / W.F. Huang, S.J. Tsai, C.F. Lo, Y. Soichi, C.H. Wang, // Fung. Genet. Biol. – 2004. – V. 41, N 5. P – 473-481.

Huber L.L. The European corn borer and its environment / L.L. Huber, C.R. Neiswander, R.M. Salter // Ohio Agr. Exp. Sta Bull. – 1928. – N 429. – P. 107-196.

Huber L.L. Mortality of first instar larvae of the European corn borer / L.L. Huber // Ohio Agr. Expt. Sta. Bull. – 1936. – N 56I. – 44 p.

Hübner C. Geographic biotype and host-associated local adaptation in a polyphagous species, *Lambdina fiscellaria* (Lepidoptera: Geometridae) feeding on balsam fir on Anticosti Island, Canada / C. Hübner, R. Berthiaume, E. Baucé, J. Brodeur // Bull. Entomol. Res. – 2006. – V. 96, N 06. – P. 619-627.

Hudon M. Biology and population dynamics of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis* Hbn.) with special reference to sweet corn in Quebec. I. Systematics, morphology, geographical distribution, host range, economic importance / M. Hudon, E.J. LeRoux // *Phytoprotection*. – 1986a. – V.67, N 1. – P. 39-54.

Hudon M. Biology and population dynamics of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) with special reference to sweet corn in Quebec. III. Population dynamics and spatial distribution / M. Hudon, E.J. LeRoux // *Phytoprotection*. – 1986c. – V. 67, N 2. – P. 93-115.

Hudon M. Resistance of maize lines to leaf feeding by the European corn borer *Ostrinia nubilalis* (Hübner) in Quebec / M. Hudon, M.S. Chiang // *Rept. Int. Project Ostrinia nubilalis*. Phase 3 Results. Budapest. – 1976. – P. 73-80.

Hudon M. Resistance and tolerance of maize germplasm to the European corn borer *Ostrinia nubilalis* (Hübner) and its maturity in Quebec / M. Hudon, M.S. Chiang // *Maydica*. – 1985. – V. 30, N 3. – P. 329-337.

Hudon M. Seventy years of European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) research in North America / M. Hudon, E.J. LeRoux, D.G. Harcourt // *Agric Zool Rev*. – 1989. – V. 3. – P. 53-96.

Huffaker C. Dynamics and regulation of insect populations / C. Huffaker // *Ecol. Entomol*. – 1999. – P. 269-312.

Hutchison W. D. Areawide suppression of European corn borer with Bt maize reaps savings to non-Bt maize growers / W.D. Hutchison, E.C. Burkness, P.D. Mitchell, R.D. Moon, T.W. Leslie, S.J. Fleischer, M. Abrahamson, K.L. Hamilton, K.L. Steffey, M.E. Gray, R.L. Hellmich, L.V. Kaster, T.E. Hunt, R.J. Wright, K. Pecinovsky, T.L. Rabaey, B.R. Flood, E.S. Raun // *Science*. – 2010. – V. 330, N 6001. – P. 222-225.

Ikeya T. The endosymbiont *Wolbachia* increases insulin/IGF-like signalling in *Drosophila* / T. Ikeya, S. Broughton, N. Alic, R. Grandison, L. Partridge // *Proc. R. Soc. B*. – 2009. – V. 206. – P. 3799-3807.

Ilinsky Y. Coevolution of *Drosophila melanogaster* mtDNA and *Wolbachia* genotypes // *PLoS One*. – 2013. – V. 8, N 1 – e54373.

Ishikawa Y. *Ostrinia* spp. in Japan: their host plants and sex pheromones / Y. Ishikawa, T. Takanashi, C.G. Kim, S. Hoshizaki, S. Tatsuki, Y. Huang // In: Proc. 10th Int. Symp. "Insect-Plant Relationships". – 1999. – P. 237-244.

James C. Global review of commercialized transgenic crops: 2002 feature: Bt maize / The International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications. – Ithaca, NY: ISAAA, 2003. – V. 29. – 182 p. <http://www.argenbio.org/adc/uploads/pdf/maize%202002.pdf> [accessed 09.04.2018].

Jansens S. Transgenic corn expressing a Cry9C insecticidal protein from *Bacillus thuringiensis* protected from European corn borer damage / S. Jansens, A. Van Vliet, C. Dickburt, L. Buysse, C. Piens, B. Saey, A. De Wulf, V. Gosselĳ, A. Paez, E. Gцbel, M. Peferoen, // Crop Sci. – 1997. – V. 37, N 5. – P.1616-1624.

Jennings C.W. Genetics of resistance in maize to first-and second-brood European corn borer / C.W. Jennings, W.A. Russell, W.D. Guthrie // Crop Sci. – 1974. – V. 14, N 3. – P. 394-398.

Jermy T. Evolution of insect/host plant relationships / T. Jermy // Amer. Nat. – 1984. – V. 124, N 5. – P. 609-630.

Jouanin L. Transgenic plants for insect resistance / L. Jouanin, M. Bonadĳ-Bottino, C. Girard, G. Morrot, M. Giband // Plant Sci. – 1998. – V. 131, N 1. – P. 1-11.

Juбrez M.L. Population structure of *Spodoptera frugiperda* maize and rice host forms in South America: are they host strains? / M.L. Juбrez, G. Schцfl, M.T. Vera, J.C. Vilardi, M.G. Мурѡа, E. Willink, S. Hдnniger, D.G. Heckel, A.T. Groot // Entomologia exp. et appl. – 2014. – V. 152, N 3. – P. 182-199.

Kageyama D. Feminizing *Wolbachia* in an insect, *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae) / D. Kageyama, G. Nishimura, S. Hoshizaki, Y. Ishikawa // Heredity. – 2002. – V. 88, N 6. – P. 444-449.

Kageyama D. *Wolbachia* infection and an all-female trait in *Ostrinia orientalis* and *Ostrinia zaguliaevi* / D. Kageyama, G. Nishimura, S. Ohno, T. Takanashi, S. Hoshizaki, Y. Ishikawa // Entomologia exp. et appl. – 2004. – V. 111, N 1. – P. 79-83.

Kageyama D. Opposite sex-specific effects of *Wolbachia* and interference with the sex determination of its host *Ostrinia scapulalis* / D. Kageyama, W. Traut // Proc. Royal Soc. London B: Biol. Sci. – 2004. – V. 271, N 1536. – P. 251-258.

Kalinova B. Sex pheromone characterisation and field trapping of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae), in South Moravia and Slovakia / B. Kalinova, L. Kotera, A. Minaif // Eur. J. Entomol. (Czech Republic). – 1994. – V. 91. – P. 197-203.

Karpov S.A. Molecular phylogeny and ultrastructure of *Aphelidium aff. melosirae* (Aphelida, Opisthosporidia) / S.A. Karpov, M.A. Mamkaeva, K. Benzerara, D. Moreira, P. Lypez-Garcha // Protist. – 2014. – V. 165, N 4. – P. 512-526.

Kennedy G.G. European Corn Borer Trapping in North Carolina with Various Sex Pheromone Component Blends / G.G. Kennedy, T.E. Anderson // J. Econ. Entomol. – 1980. – V. 73, N 5. – P. 642-646.

Keszthelyi S. Flight of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis* Hbn.) as followed by light-and pheromone traps in Várda and Balatonmagyaryd 2002 / S. Keszthelyi, Z. Lengyel // J. Central Eur. Agric. – 2003. – V. 4, N 1. – P. 55-64.

Kira M.T. Effect of drinking water on production of eggs by the European corn borer / M.T. Kira, W. D. Guthrie, J.L. Huggans // J. Econ. Entomol. – 1969. – V. 62, N 6. – P.1366-1368.

Klun J.A., Cooperators. Insect Sex Pheromones: Intraspecific Pheromonal Variability of *Ostrinia nubilalis* in North America and Europe // Environ. Entomol. – 1975. – V. 4, N. 6. – P. 891-894.

Klun J.A. Concentration of two 1,4-benzoxazinones in dent corn at various stages of development of the plant and its relation to resistance of the host plant to the European corn borer / J.A. Klun, J.F. Robinson // J. Econ. Entomol. – 1969. – V. 62, N 1. – P. 214-220.

Klun J.A. European corn borer moth: sex attractant and sex attraction inhibitors / J.A. Klun, J.F. Robinson // Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1971. – V. 64, N 5. – P. 1083-1086.

Klun J.A. Genetic nature of the concentration of 2,4-dihydroxy-7-methoxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one and resistance to the European corn borer in the diallel set of eleven maize inbreds / J.A. Klun, W.D. Guthrie, A.R. Hallauer, W.A. Russell // *Crop Sci.* – 1970. – V. 10, N 1. – P. 87-90.

Klun J.A. Suppression of male European corn borer sex attraction and precopulatory reactions with (E)-9-tetradecenyl acetate / J.A. Klun, S. Maini, O.L. Chapman, G. Lepone, G.H. Lee // *J. Chem. Ecol.* – 1979. – V. 5, N 3. – P. 345-352.

Klun J.A. Genetic basis of an insect chemical communication system: the European corn borer / J.A. Klun, S. Maini // *Environ. Entomol.* – 1979. – V. 8, N 3. – P. 423-426.

Klun J.A. 2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one (DIMBOA), an active agent in resistance of maize to the European corn borer / J.A. Klun, C.L. Tipton, T.A. Brindley // *J. Econ. Entom.* – 1967. – V. 60, N 6. – P. 1529-1533.

Kochansky J. Sex pheromone of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae), in New York. / J. Kochansky, R.T. Cardé, J. Liebherr, W.L. Roelofs // *J. Chem. Ecol.* – 1975. – V. 1, N 2. – P. 225-231.

Kouassi M. Effect of plant type on the persistence of *Beauveria bassiana* / M. Kouassi, D. Coderre, S.I. Todorova // *Biocontrol Sci. Technol.* – 2003. – V. 13, N 4. – P. 415-427.

Koziel M.G. Field performance of elite transgenic maize plants expressing an insecticidal protein derived from *Bacillus thuringiensis* / M.G. Koziel G.L. Beland, C. Bowman, N.B. Carozzi, R. Crenshaw, L. Crossland, J. Dawson, N. Desai, M. Hill, S. Kadwell, K. Launis, K. Lewis, D. Maddox, K. McPherson, M.R. Meghji, E. Merlin, R. Rhodes, G.W. Warren, M. Wright, S.V. Evola // *Nature Biotechnol.* – 1993. – V. 11, N 2. – P. 194-200.

Krakowsky M.D. QTL mapping of resistance to stalk tunneling by the European corn borer in RILs of maize population B73× De8 1./ M.D. Krakowsky, M. Lee, W.L. Woodman-Clikeman, M.J. Long, N. Sharopova // *Crop Sci.* – 2004. – V. 44, N 1. – P. 274-282.

Krechemer F.S. Temperature effects on the development and reproduction of three *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) species reared on *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) eggs / F.S. Krechemer, L.A. Foerster // J. Insect Sci. – 2015. – V. 15, N 1. – P. 90.

Kuhar T.P. Life table studies of European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) with and without inoculative releases of *Trichogramma ostriniae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) / T.P. Kuhar, M.G. Wright, M.P. Hoffmann, S.A. Chenus // Environ. Entomol. – 2002. – V. 31, N 3. – P. 482-489.

Kyei-Poku G. The microsporidium *Nosema disstriae* (Thomson 1959): Fine structure and phylogenetic position within the *N. bombycis* clade / G. Kyei-Poku, Y.Y. Sokolova // J. Invertebr. Pathol. – 2017. – V 143. – P. 90-103.

Labatte J.M. Natural mortality of European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) larvae: field study and modeling / J.M. Labatte, S. Meusnier, A. Migeon, S. Piry, B. Got // J. Econ. Entomol. – 1997. – V. 90, N 3. – P. 773-783.

Lange E.S. Insect and pathogen attack and resistance in maize and its wild ancestors, the teosintes / E.S. Lange, D. Balmer, B. Mauch-Mani, T.C. Turlings // New Phytologist. – 2014. – V. 204, N 2. – P. 329-341.

Langenbruch G.A. Untersuchungen über den Maiszünsler im Ruhrgebiet / G.A. Langenbruch, M. Welling, B. Hosang // Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutz. – 1985. – V. 37. – P. 150-156.

Lassance J.-M. Allelic variation in a fatty-acyl reductase gene causes divergence in moth sex pheromones / J.M. Lassance, A.T. Groot, M.A. Liénard, B. Antony, C. Borgwardt, F. Andersson, C. Löfstedt // Nature. – 2010. – V. 466, N 7305. – P. 486-489.

Lassance J.-M. Functional consequences of sequence variation in the pheromone biosynthetic gene pgFAR for *Ostrinia* moths / J.M. Lassance, M.A. Liénard, B. Antony, S. Qian, T. Fujii, J. Tabata, C. Löfstedt // Proc. Natl Acad. Sci. – 2013. – V. 110, N 10. – P. 3967-3972.

Lassance J.-M. Journey in the *Ostrinia* world: From pest to model in chemical ecology. / J.-M.Lassance // J. Chem. Ecol. – 2010. – V. 36, N 10. – P. 1155-1169.

Lassance J.-M. The European corn borer *Ostrinia nubilalis*: exotic pest and model system to study pheromone evolution and speciation / J.-M. Lassance // In: Pheromone Communication in Moths: Evolution, Behavior, and Application. J.D. Allison, R.T. Cardé (eds.) Univ. Calif. Press, Oakland, CA. – 2016. – P. 233-244.

Lehmhus J. First records of the Z-Race of European Corn Borer *Ostrinia nubilalis* (Hübner, 1796) from Scandinavia / J. Lehmhus, G. Cordsen-Nielsen, C. Söderlind, G. Szocs, J.M. Lassance, J. Fodor, A. Künstler // J. Kulturpflanzen. – 2012. – V. 64, N 5. – P. 163-167.

Levy H.C. Strain identification of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) insects and cell line: PCR-RFLP of cytochrome oxidase C subunit I gene / H.C. Levy, A. Garcia-Maruniak, J.E. Maruniak // Fla Entomol. – 2002. – V. 85, N 1. – P. 186-190.

Lewis L.C. On-farm evaluation of *Beauveria bassiana* for control of *Ostrinia nubilalis* in Iowa, USA / L.C. Lewis, D.J. Bruck, R.D. Gunnarson // BioControl. – 2002. – V. 47. – P. 167-176.

Lewis L.C. Dynamics of *Nosema pyrausta* in natural populations of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*: a six-year study / L.C. Lewis, D.V. Sumerford, L.A. Bing, R.D. Gunnarson // BioControl. – 2006. – V. 51, N 5. – P. 627-642.

Liebherr J. Laboratory Hybridization and Mating Period Studies Using Two Pheromone Strains of *Ostrinia nubilalis* / J. Liebherr, W. Roelofs // Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1975. – V. 68, N 2. – P. 305-309.

Liebhold A. Introduction. Are population cycles and spatial synchrony a universal characteristic of forest insect populations? / A. Liebhold, N. Kamata // Pop. Ecol. – 2000. – V. 42. – P. 205-209.

Liebhold A.M. Spatial synchrony in population dynamics. / A.M. Liebhold, W.D. Koenig, O.N. Bjørnstad // Annu. Rev. Ecol., Evol. Syst. – 2004. – V. 35. – P. 467-490.

Lima E.R. Female sex pheromones in the host races and hybrids of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) / E.R. Lima, J.N. McNeil // Chemoecology. – 2009. – V. 19, N 1. – P. 29-36.

Lindroth R.L. Hydrolysis of phenolic glycosides by midgut β -glucosidases in *Papilio glaucus* subspecies / R.L. Lindroth // Insect biochem. – 1988. – V. 18, N 8. – P. 789-792.

Lipa J.J. *Thelohania ostriniae* n. sp., a new microsporidian parasite of the European corn borer *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lepidoptera, Pyralidae) / J.J. Lipa // Acta Protozoologica. – 1977. – V. 16, N 2. – P. 151-156.

Lorenz N. Untersuchungen zur Verbreitung des Maiszünslers (*Ostrinia nubilalis* Hbn.) in Beifuß (*Artemisia vulgaris* L.) und Mais (*Zea mays* L.) zu Überwinterung und Falterschlupf sowie zur Überwachung seiner Z-Rasse mittels Pheromonfallen./ N. Lorenz. Diss., Institut für Pflanzenpathologie und Pflanzenschutz der Georg-August-Universität zu Göttingen, Landw. Fak., 1993. 210 S.

Lorenz N. Untersuchungen zur Verbreitung des Maiszünslers (*Ostrinia nubilalis* Hbn.; Lepidoptera: Pyralidae) in der Bundesrepublik Deutschland / N. Lorenz, G.A. Langenbruch // Mitt. Dtsch. Ges. Allg. angew. Entomol. – 1989. – V. 7. – P. 289-294.

Lynch R.E. Relative susceptibility of corn hybrids to European corn borer damage / R.E. Lynch, W.D. Guthrie // Maydica. – 1980. – V. 25, N 3. – P. 117-126.

Maini S. *Ostrinia nubilalis* (Hb.) (Lep., Pyralidae) on sweet corn: relationship between adults caught in multibaited traps and ear damages / S. Maini, G. Burgio // J. Appl. Entomol. – 1999. – V. 123, N 3. – P. 179-185.

Malausa T. Assortative mating in sympatric host races of the European corn borer / T. Malausa, M.T. Bethenod, A. Bontemps, D. Bourguet, J.M. Cornuet, S. Ponsard // Science. – 2005. – V. 308, N 5719. – P. 258-260.

Malausa T. Differences in oviposition behaviour of two sympatric sibling species of the genus *Ostrinia* / T. Malausa, B. Péliissié, V. Piveteau, C. Pelissier, D. Bourguet, S. Ponsard // Bull. Entomol. Res. – 2008. – V. 98, N 2. – P. 193-201.

Malausa T. Genetic structure and gene flow in French populations of two *Ostrinia* taxa: host races or sibling species? / T. Malausa, A. Dalecky, S. Ponsard, P. Audiot, R. Streiff, Y. Chaval, D. Bourguet // Molecular Ecol. – 2007. – V. 16, N 20. – P. 4210-4222.

Manuwoto S. Neonate larval survival of European corn borers, *Ostrinia nubilalis*, on high and low DIMBOA genotypes of maize: effects of light intensity and degree of insect inbreeding / S. Manuwoto, J.M. Scriber // *Agric., ecosyst. environ.* – 1985. – V. 14, N 3-4. – P. 221-236.

Marston A.R. Breeding European corn borer resistant corn / A.R. Marston // *Agronomy J.* – 1931. – V. 23, N 12. – P. 960-964.

Marston A.R. Recent progress in breeding borer resistant corn / A.R. Marston // *Quart. Bull. Michigan. Agr. Exp. Sta.* – 1933. – N 5. – P. 264-268.

Martel C. Host-plant-associated genetic differentiation in Northern French populations of the European corn borer / C. Martel, A. Røjasse, F. Rousset, M.T. Bethenod, D. Bourguet // *Heredity.* – 2003. – V. 90, N 2. – P. 141-149.

Marques J.F. Genetic divergence and evidence for sympatric host-races in the highly polyphagous brown tail moth, *Euproctis chrysorrhoea* (Lepidoptera: Erebidae) / J.F. Marques, H.L. Wang, G.P. Svensson, E. Frago, O. Anderbrant // *Evol. Ecology.* – 2014. – V. 28, N 5. – P. 829-848.

Mason C.E. European corn borer ecology and management / C.E. Mason, M.E. Rice, D.D. Calvin, J.W. van Duyn, W.B. Showers, W.D. Hutchison, J.F. Witkowski, R.A. Higgins, D.W. Onstad, G.P. Dively // *North Cent. Reg. Ext. Publ. Revised. Iowa State Univ., Ames, Iowa, 1996.* – N 327. – 57 p.

May R.M. Density dependence in host-parasitoid models / R.M. May, M.P. Hassell, R.M. Anderson, D.W. Tonkyn // *J. Anim. Ecol.* – 1981. – V. 50, N 3. – P. 855-865.

Mayhew P.J. Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects / P.J. Mayhew // *Oikos.* – 1997. – V. 79, N 3. – P. 417-428.

McLaren I.A. Natural Regulation of Animal Populations / I.A. McLaren. – New York: Atherton Press, 1971. – 195 p.

Menken S.B. Pattern and process in the evolution of insect-plant associations: *Yponomeuta* as an example / S.B. Menken // In Proc. 9th Int. Symp. “Insect-Plant Relationships”. Springer Netherlands. – 1996. – P. 297-305.

Meyers M.T. Breeding varieties of corn resistant to the European corn borer / M.T. Meyers // Bull. Ohio agric. Exp. Sta. – 1930. – N 446. – P. 32-34.

Meyers M.T. Experiments on breeding corn resistant to the European corn borer / M.T. Meyers // USDA Techn. Bull. – 1937. – N 583. – 29 p.

Michaud J.P. Conditions for the evolution of polyphagy in herbivorous insects / Michaud J.P. // Oikos. – 1990. – V. 57, N 2. – P. 278-279.

Mihm J.A. Breeding for host plant resistance to maize stem-borers / J.A. Mihm // Int. J. Tropical Insect Sci., 1985. – V. 6, N 3. – P. 369-377.

Mihm J.A. Insect Resistant Maize: Recent Advances and Utilization / J.A. Mihm // Proc. Intern. Symposium CIMMYT, 27 November-3 December 1994. Mexico, D.F. – CIMMYT. – 1997. – P. 300.

Morris R.F. Single-factor analysis in population dynamics / R.F. Morris // Ecology. – 1959. – V. 40, N 4. – P. 580-588.

Morris R.F. The interpretation of mortality data in studies on population dynamics / R.F. Morris // Can. Entomol. – 1957. – V. 89, N 2. – P. 49-69.

Musser F.R. Predation of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) eggs in sweet corn by generalist predators and the impact of alternative foods / F.R. Musser, A.M. Shelton // Environ. Entomol. – 2003. – V. 32, N 5. – P. 1131-1138.

Mutuura A. Taxonomy and distribution of the European corn borer and allied species: genus *Ostrinia* (Lepidoptera: Pyralidae) / A. Mutuura, E. Munroe // Entomol. Soc. Canada Mem. – 1970. – V.71. – 112 p.

Myers J.H. Population outbreaks in forest Lepidoptera. / J.H. Myers // Am. Scientist. – 1993. – V. 81, N 3. – P. 240-251.

Myers S.W. Development of an economic injury level for European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) on corn grown for silage / S.W. Myers, J.L. Wedberg // J. Econ. Entomol. – 1999. – V. 92, N 3. – P. 624-630.

Niemeyer H.M. Hydroxamic acids derived from 2-hydroxy-2 H-1,4-benzoxazin-3 (4 H)-one: key defense chemicals of cereals / H.M. Niemeyer // J. Agric. Food Chem. – 2009. – V. 57, N 5. – P. 1677-1696.

Niemeyer H. Inhibition of energy metabolism by benzoxazolin-2-one / H. Niemeyer, N.B. Calcaterra, O. Roveri // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1987. – V. 87, Ser. B, N 1. – P. 35-39.

Niemeyer H.M. Potential of hydroxamic acids in the control of cereal pests, diseases, and weeds / H.M. Niemeyer, F.J. Perez // In: *Allelopathy. Organisms, Processes, and Applications.* (eds. Inderjit, K.M.M. Dakshini, F.A. Einhellig), American Chemical Society, Washington DC. – 1995. – P. 260-269.

Ohman M.D. Density-dependent mortality in an oceanic copepod population / M.D. Ohman, H.J. Hirche // *Nature.* – 2001. – V. 412, N 6847. – P. 638-641.

Ohnesorge B. Investigations on the population dynamics of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera, Pyralidae) in south-western Germany / B. Ohnesorge // *Acta Phytopathol. Entomol. Hung.* – 1989. – V. 24, N 1-2. – P. 165-168.

Onstad D.W. Modeling the dynamics of adaptation to transgenic maize by European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) / D.W. Onstad, F. Gould // *J. Econ. Entomol.* – 1998. – V. 91, N 3. – P. 585-593.

Ortega A. Breeding for resistance in maize / A. Ortega, S.K. Vasal, J.A. Mihm, C. Hershey // In: *Breeding Plants Resistant to Insects*, F.G. Maxwell, and P.R. Jennings, eds. New York: John Wiley and Sons. – 1980. – P. 371-419.

Ownley B.H. *Beauveria bassiana*, a dual purpose biocontrol organism, with activity against insect pests and plant pathogens / B.H. Ownley, R.M. Pereira, W.E. Klingeman, N.B. Quigley, B.M. Lecki // *Emerging concepts in plant health management.* – 2004. – P. 255-269.

Ownley B.H. *Beauveria bassiana*: endophytic colonization and plant disease control / B.H. Ownley, M.R. Griffin, W.E. Klingeman, K.D. Gwinn, J.K. Moulton, R.M. Pereira // *J. Invert. Pathol.* – 2008. – V. 98, N 3. – P. 267-270.

Paillot A. Sur deux protozoaires nouveaux parasites des chenilles de *Pyrausta nubilalis* Hubner / A. Paillot // *CR Acad Sci Paris.* – 1927. – V. 185. – P. 673-675.

Papst C. QTL mapping for European corn borer resistance (*Ostrinia nubilalis* Hb.), agronomic and forage quality traits of testcross progenies in early-maturing European maize (*Zea mays* L.) germplasm / C. Papst, M. Bohn, H.F. Utz, A.E.

Melchinger, D. Klein, J. Eder // Theor. appl. genetics. – 2004. – V. 108, N 8. – P. 1545-1554.

Pashley D.P. Host-associated genetic differentiation in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae): a sibling species complex? / D.P. Pashley // Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1986. – V. 79, N 6. – P. 898-904.

Pashley D.P. Reproductive isolating mechanisms in fall armyworm host strains (Lepidoptera: Noctuidae) / D.P. Pashley, A.M. Hammond, T.N. Hardy // Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1992. – V. 85, N 4. – P. 400-405.

Patch L.H. Factors determining the reduction in yield of field corn by the European corn borer / L.H. Patch // J. Agric. Res. – 1942a. – V. 65. – P. 473-482.

Patch L.H. Strains of field corn resistant to the European corn borer / L.H. Patch // U.S.D. Tech. Bull. – 1942b. – N. 823. – 22 p.

Patch L.H. Stalk breakage of dent corn infested with the August generation of the European corn borer / L.H. Patch, R.O. Snelling // J. Econ. Entomol. – 1951. – V 44, N 4. – P. 534-539.

Pélissié B. Did the introduction of maize into Europe provide enemy-free space to *Ostrinia nubilalis*? Parasitism differences between two sibling species of the genus *Ostrinia* / B. Pélissié, P. Audiot, R. Sabatier, S. Meusnier, D. Bourguet, S. Ponsard, Y.S. Tokarev, C. Pélissier, E. Campan, J. Chaufaux, M. Delos, J.M. Malysh, A.N. Frolov // J. Evol. Biol. – 2010. – V. 23, N 2. – P. 350-361.

Pélozuelo L. Behaviour of male European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lep.; Crambidae) towards pheromone-baited delta traps, bucket traps and wire mesh cone traps / L. Pelozuelo, B. Frerot // J. Appl. Entomol. – 2006. – V. 130, N 4. – P. 230-237.

Pélozuelo L. Assortative mating between European corn borer pheromone races: beyond assortative meeting / L. Pélozuelo, S. Meusnier, P. Audiot, D. Bourguet, S. Ponsard // PLoS One. – 2007. – V. 2, N 6. – e555.

Pélozuelo L. Host-plant specialization in pheromone strains of the European corn borer *Ostrinia nubilalis* in France / L. Pélozuelo, C. Malosse, G. Genestier, H. Guenego, B. Frerot // J. Chem. Ecol. – 2004. – V. 30, N 2. – P. 335-352.

Penny L.H. European corn borer damage in resistant and susceptible dent corn hybrids / L.H. Penny, F.F. Dicke // *Agron. J.* – 1959. – V. 51, N 6. – P. 15-18.

Pezzutti R. *Ostrinia nubilalis* (Hb.) (Lepidoptera Pyralidae) e il suo parassita *Perezia pyraustae* Paillot (Sporozoa, Microsporidia) in colture maidicole lombarde / R. Pezzutti, G. Serini Bolchi // *Boll. Zool. Agr. Bachicolt.* – 1977. – V. 14. – P. 181-188.

Phillips P.A. Host race formation among sympatric apple, walnut, and plum populations of the codling moth, *Laspeyresia pomonella* / P.A. Phillips, M.M. Barnes // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* – 1975. – V. 68, N 6. – P. 1053-1060.

Phoofolo M.W. Quantitative assessment of biotic mortality factors of the European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) in field corn / M.W. Phoofolo, J.J. Obrycki, L.C. Lewis // *J. Econ. Entomol.* – 2001. – V. 94, N 3. – P. 617-622.

Pilcher C.D. Biotechnology and the European corn borer: measuring historical farmer perceptions and adoption of transgenic Bt corn as a pest management strategy / C.D. Pilcher, M.E. Rice, R.A. Higgins, K.L. Steffey, R.L. Hellmich, J. Witkowski, D. Calvin, K.R. Ostlie, M. Gray // *J. Econ. Entomol.* – 2002. – V. 95, N 5. – P. 878-892.

Pilcher C.D. Preimaginal development, survival, and field abundance of insect predators on transgenic *Bacillus thuringiensis* corn / C.D. Pilcher, J.J. Obrycki, M.E. Rice, L.C. Lewis // *Environ. Entomol.* – 1997. – V. 26, N 2. – P. 446-454.

Piwczyński M. High regional genetic diversity and lack of host-specificity in *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) as revealed by mtDNA variation / M. Piwczyński, M. Pabijan, A. Grzywacz, W. Glinkowski, P.K. Beres, J. Buszko // *Bull. Entomol. Res.* – 2016. – V. 106, N 4. – P. 512-521.

Ponsard S. Carbon stable isotopes: a tool for studying the mating, oviposition, and spatial distribution of races of European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, among host plants in the field / S. Ponsard, M.T. Bethenod, A. Bontemps, L. Pélozuelo, M.C. Souqual, D. Bourguet // *Can. J. Zool.* – 2004. – V. 82, N 7. – P. 1177-1185.

Pornkulwat S. Random amplified polymorphic DNA used to identify genetic variation in ecotypes of the European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) / S. Pornkulwat, S.R. Skoda, G.D. Thomas, J.E. Foster // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* – 1998. – V. 91, N 5. – P. 719-725.

Price P.W. Ecological aspects of host plant resistance and biological control: interactions among three trophic levels / P.W. Price // Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects. – 1986. – P. 11-30.

Price P.W. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies / P.W. Price, C.E. Bouton, P. Gross, B.A. McPherson, J.N. Thompson, A.E. Weis // Annu. Rev. Ecol. Syst. – 1980. – V. 11, N 1. – P. 41-65.

Rahman K.M.A. Effects of combining *Beauveria bassiana* and *Nosema pyrausta* on the mortality of *Ostrinia nubilalis* / K.M.A. Rahman, M. Barta, I. Cagáñ // Central Eur. J. Biol. – 2010. – V. 5, N 4. – P. 472-480.

Reardon B.J. Impact of trap design, windbreaks, and weather on captures of European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) in pheromone-baited traps / B.J. Reardon, D.V. Sumerford, T.W. Sappington // J. Econ. Entomol. – 2006. – V. 99, N 6. – P. 2002-2009.

Rebourg C. Maize introduction into Europe: the history reviewed in the light of molecular data / C. Rebourg, M. Chastanet, B. Gouesnard, C. Welcker, P. Dubreuil, A. Charcosset // Theor. Appl. Genetics. – 2003. – V. 106, N 5. – P. 895-903.

Reid L. Resistance of maize germ plasm to European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, as related to geographical origin / L. Reid, J.T. Arnason, C. Nozzolillo, R. Hamilton // Can. J. Botany. – 1990. – V. 68, N 2. – P. 311-316.

Rehner S.A. A *Beauveria* phylogeny inferred from nuclear ITS and EF1- α sequences: evidence for cryptic diversification and links to *Cordyceps* teleomorphs / S.A. Rehner, E.P. Buckley // Mycologia. – 2005. – V. 97, N 1. – P. 84-98.

Rehner S.A. Phylogeny and systematics of the anamorphic, entomopathogenic genus *Beauveria* / S.A. Rehner, A.M. Minnis, G.H. Sung, J.J. Luangsa-ard, L. Devotto, R.A. Humber // Mycologia, 2011. – V. 103, N 5. – P. 1055-1073.

Rehner S.A. Phylogenetic origins of African and Neotropical *Beauveria bassiana* sl pathogens of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* / S.A. Rehner, F. Posada, E.P. Buckley, F. Infante, A. Castillo, F.E. Vega // J. Invertebr. Pathol. – 2006. – V. 93, N 1. – P. 11-21.

Robin C. Sur les dégâts causés au maïs et au chanvre par les chenilles du *Botys nubilalis* Hübner/ C. Robin, A.J.J.A. Laboulbène. //Ann. Soc. Entomol. France. – 1884. – V. 6, N 4. – P. 5-16.

Robinson J.F. European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) leaf feeding resistance: DIMBOA bioassays / J.F. Robinson, J.A. Klun, W.D. Guthrie, T.A. Brindley // J. Kansas Entomol. Soc. – 1982. – V. 55, N 2. – P. 357-364.

Rode N.O. Cryptic microsporidian parasites differentially affect invasive and native *Artemia* spp. / N.O. Rode, E.J. Lievens, A. Segard, E. Flaven, R. Jabbour-Zahab, T. Lenormand // Intern. J. Parasitol. – 2013. – V. 43, N 10. – P. 795-803.

Roelofs W.L. Sex attractant trapping of the European corn borer in New York / W.L.Roelofs, R.T. Cardé, R.J. Bartell, P.G. Tierney // Environ. Entomol. – 1972. – V. 1, N 5. – P. 606-608.

Rojanaridpiched C. Multiple factor resistance in maize to the European corn borer/ C. Rojanaridpiched, V.E. Gracen, H.L. Everett, J.G. Coors, B.F. Pugh, P. Bouthyette // Maydica. – 1984. – V. 29, N 3. – P. 305-315.

Roubaud E. Biological researches on *Pyrausta nubilalis* Hb./ E. Roubaud // Int. Corn borer Investigat. Sci. Repta. - Chicago, 1928. – P. 1-40.

Royama T. Analytical population dynamics / T. Royama // Population and Community Biol. Ser., London, New York: Chapman & Hall. – 1992. – V. 10. – 371 p.

Royama T. A fundamental problem in key factor analysis/ T. Royama // Ecology. – 1996. – V. 77, N 1. – P. 87-93.

Royama T. Evaluation of mortality factors in insect life table analysis // Ecol. Monogr. – 1981. – V. 51, N 4. – P. 495-505.

Russell J.A. Specialization and geographic isolation among *Wolbachia* symbionts from ants and lycaenid butterflies / J.A. Russell, B. Goldman-Huertas, C.S. Moreau, L. Baldo, J.K. Stahlhut, J.H. Werren, N.E. Pierce // Evolution. – 2009. – V. 63, N 3. – P. 624-640.

Russell W.A. Selection for resistance in maize to first-brood European corn borer by using leaf-feeding damage of the insect and chemical analysis for DIMBOA in the

plant / W.A. Russell, W.D. Guthrie, J.A. Klun, R. Grindeland // J. Econ. Entomol. – 1975. – V. 68, N 1. – P. 31-34.

Sakamoto H. Transinfection reveals the crucial importance of *Wolbachia* genotypes in determining the type of reproductive alteration in the host / H. Sakamoto, Y. Ishikawa, T. Sasaki, S. Kikuyama, S. Tatsuki, S. Hoshizaki // Gen. Res. – 2005. – V. 85, N 3. – P. 205-210.

Sakamoto H. Sex-specific death in the Asian corn borer moth (*Ostrinia furnacalis*) infected with *Wolbachia* occurs across larval development / H. Sakamoto, D. Kageyama, S. Hoshizaki, Y. Ishikawa // Genome. – 2007. – V. 50, N 7. – P. 645-652.

Salunkhe R.C. Distribution and Evolutionary Impact of *Wolbachia* on Butterfly Hosts / R.C. Salunkhe, K.P. Narkhede, Y.S. Shouche // Indian J. Microbiol. – 2014. – V. 54, N 3. – P. 249-254.

Sambrook J. Molecular cloning: a laboratory manual. Cold Spring Harbor Laboratory / J. Sambrook, E. Fritsch, T. Maniatis // Cold Spring Harbor, New York. – 1989. – 1626 p.

Sayers A.C. Development of economic injury levels for European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) on corn grown for seed / A.C. Sayers, R.H. Johnson, D.J. Arndt, M.K. Bergman // J. Econ. Entomol. – 1994. – V. 87, N 2. – P. 458-464.

Schaalje G.B. Relationships among recent models for insect population dynamics with variable rates of development / G.B. Schaalje, H.R. van der Vaart // J. Math. Biol. – 1989. – V. 27, N 4. – P. 399-428.

Schowalter T.D. Insect ecology, second edition: an ecosystem approach / T.D. Schowalter // Acad. Press, Elsevier, London. – 2006. – 775 p.

Scott G.E. Types of gene action of resistance in corn to leaf feeding of the European corn borer / G.E. Scott, F.F. Dicke // Crop Sci. – 1965. – V. 5, N 6. – P. 487-489.

Scott G.E. Types of gene action conditioning resistance to European corn borer leaf feeding / G.E. Scott, R. Hallauer, F.F. Dicke // Crop Sci. – 1964. – V. 4, N 6. – P. 603-606.

Scriber J.M. Leaf-feeding resistance to the European corn borer in genotypes of tropical (low-DIMBOA) and US inbred (high-DIMBOA) maize / J.M. Scriber, W.M. Tingey, V.E. Gracen, S.L. Sullivan // *J. Econ. Entomol.* – 1975. – V. 68, N 6. – P. 823-826.

Scriber J.M. Origins of the regional feeding abilities in the tiger swallowtail butterfly: ecological monophagy and the *Papilio glaucus australis* subspecies in Florida / J.M. Scriber // *Oecologia.* – 1986. – V. 71, N 1. – P. 94-103.

Scriber J.M. Adaptations to “thermal time” constraints in *Papilio*: latitudinal and local size clines differ in response to regional climate change / J.M. Scriber, B. Elliot, E. Maher, M. McGuire, M. Niblack // *Insects.* – 2014. – V. 5, N 1. – P. 199-226.

Showers W.B. Flight and sexual activity of the European corn borer / W.B. Showers, G.L. Reed, J.F. Robinson, M.B. De Rozari // *Environ. Entomol.* – 1976. – V. 5, N 6. – P. 99-104.

Showers W.B. Aggregation and dispersal behavior of marked and released European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) adults / W.B. Showers, R.L. Hellmich, M.E. Derrick-Robinson, W.H. Hendri // *Environ. Entomol.* – 2001. – V. 30, N 4. – P. 700-710.

Showers W.B. Management of 2nd-generation European corn borer by controlling moths outside the cornfield / W.B. Showers, E.C. Berry, L. Von Kaster // *J. Econ. Entomol.* – 1980. – V. 73, N 1. – P. 88-91.

Siegel J.P. Lethal and sublethal effects of *Nosema pyrausta* on the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) in central Illinois / J.P. Siegel, J.V. Maddox, W.G. Ruesink // *J. Invertebr. Pathol.* – 1986. – V. 48, N 2. – P. 167-173.

Siegel J.P. Seasonal progress of *Nosema pyrausta* in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* / J.P. Siegel, J.V. Maddox, W.G. Ruesink // *J. Invertebr. Pathol.* – 1988. – V. 52, N 1. – P. 130-136.

Siegfried B.D. Understanding successful resistance management: the European corn borer and Bt corn in the United States / B.D. Siegfried, R.L. Hellmich // *GM Crops & Food.* – 2012. – V. 3, N 3. – P. 184-193.

Simon J.C. Genomics of adaptation to host-plants in herbivorous insects / J.C. Simon, E. d'Alençon, E. Guy, E. Jacquin-Joly, J. Jaquiéry, P. Nouhaud, J. Peccoud, A. Sugio, R. Streiff // Briefings in functional genomics. – 2015. – V. 14, N 6. – P. 413-423.

Smisman E. Corn plant resistance factor / E. Smisman, J. LaPidus, S. Beck // J. Organic Chem. – 1957. – V. 22, N 2. – P. 220-220.

Snow A.A. Genetically engineered organisms and the environment: current status and recommendations / A.A. Snow, D.A. Andow, P. Gepts, E.M. Hallerman, A. Power, J.M. Tiedje, L.L. Wolfenbarger // Ecol. Applic. – 2005. – V. 15, N 2. – P. 377-404.

Solovyev V.I. Genetic integrity of four species of Leptidea (Pieridae, Lepidoptera) as sampled in sympatry in West Siberia / V.I. Solovyev, Y. Ilinsky, O.E. Kosterin // Comp. Cytogenetics. – 2015. – V. 9, N 3. – P. 299-324.

Solter L.F. Timing of disease-influenced processes in the life cycle of *Ostrinia nubilalis* infected with *Nosema pyrausta* / L.F. Solter, D.W. Onstad, J.V. Maddox // J. Invertebr. Pathol. – 1990. – V. 55, N 3. – P. 337-341.

Sorenson C.E. Distribution of second generation European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, egg masses in field corn and relationship to subsequent tunneling damage / C.E. Sorenson // Entomol. exp. et appl. – 1993. – V. 68, N 1. – P. 15-23.

Sorenson C.E. Geographical variation in pheromone response of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae), in North Carolina: A 20-Y perspective / C.E. Sorenson // Environ. Entomol. – 2005. – V. 34, N 5. – P. 1057-1062.

Southwood T.R.E. Interactions of plants and animals: patterns and processes / T.R.E. Southwood // Oikos. – 1985. – V. 44, N 1. – P. 5-11.

Spangler S.M. Vertical distribution of European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) egg masses on sweet corn / S.M. Spangler, D.D. Calvin // Environ. Entomol. – 2001. – V. 30, N 2. – P. 274-279.

Spangler S.M. Influence of sweet corn growth stages on European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) oviposition / S.M. Spangler, D.D. Calvin, H.M. Poehling, Ch. Borgemeister // Environ. Entomol. – 2000. – V. 29, N 6. – P. 1226-1235.

Starr D.J. A host parasite interaction rescues *Drosophila oogenesis* defects / D.J. Starr, T.W. Cline // Nature. – 2002. – V. 418, N 6893. – P. 76-79.

Starratt A.N. Influence of pheromone trap age on capture of the European corn borer / A.N. Starratt, D.G.R. McLeod // Environ. Entomol. – 1976. – V. 5, N 5. – P. 1008-1010.

Stirret G.M. A field study of flight, oviposition and establishment periods in the life cycle of the European corn borer, *Pyrausta nubilalis* Hbn., and physical factors affecting them / G.M. Stirret // Sci. Agr. – 1938. – V. 18. – P. 568-585.

Streiff R. Genetic mapping of two components of reproductive isolation between two sibling species of moths, *Ostrinia nubilalis* and *O. scapularis* / R. Streiff, B. Courtois, S. Meusnier, D. Bourguet // Heredity. – 2014. – V. 112, N 4. – P. 370-381.

Sullivan S.L. Resistance of exotic maize varieties to the European corn borer *Ostrinia nubilalis* (Hübner) / S.L. Sullivan, V.E. Gracen, A. Ortega // Environ. Entomol. – 1974. – V. 3, N 4. – P. 718-720.

Swanson B.J. Autocorrelated rates of change in animal populations and their relationship to precipitation / B.J. Swanson // Conservation Biol. – 1998. – V. 12, N 4. – P. 801-808.

Tagami Y. Distribution and prevalence of *Wolbachia* in Japanese populations of Lepidoptera / Y. Tagami, K. Miura // Insect Molecular Biol. – 2004. – V. 13, N 4. – P. 359-364.

Takanashi T., Huang Y., Takahasi K. R., Hoshizaki S., Tatsuki S., Ishikawa Y. Genetic analysis and population survey of sex pheromone variation in the adzuki bean borer moth, *Ostrinia scapularis*. / T. Takanashi, Y. Huang, K.R. Takahasi, S. Hoshizaki, S. Tatsuki, Y. Ishikawa // Biol. J. Linn. Soc. – 2004. – V. 84, N 1. – P. 143-160.

Thomas Y. Genetic isolation between two sympatric host-plant races of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hübner. I. Sex pheromone, moth emergence timing, and parasitism / Y. Thomas, M.T. Bethenod, L. Pelozuelo, B. Frérot, D. Bourguet // Evolution. – 2003. – V. 57, N 2. – P. 261-273.

Thompson D.C. Comparison of an aerial water-pan pheromone trap with traditional trapping techniques for the European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) / D.C. Thompson, J.L. Capinera, S.D. Pilcher // Environ. Entomol. – 1987. – V. 16, N 1. – P. 154-158.

Thompson W.R. The European corn borer and its controlling factors in Europe / W.R. Thompson, H.L. Parker // US Dept. of Agriculture Techn. Bull, 1928. – N. 59. – 63 p.

Tremblay A. Effects of bird predation on some pest insect populations in corn / A. Tremblay, P. Mineau, R.K. Stewart // Agriculture, ecosystems & environment. – 2001. – V. 83, N 1. – P.143-152.

Tokarev Yu.S. Redefinition of *Nosema pyrausta* (*Perezia pyraustae* Paillot 1927) basing upon ultrastructural and molecular phylogenetic studies / Yu.S. Tokarev, J.M. Malysh, A.G. Kononchuk, E.V. Seliverstova, A.N. Frolov, I.V. Issi // Parasitol. Res. – 2015. – V. 114. – P. 759-761.

Tseng C.T. Evaluation of two procedures to select for resistance to the European corn borer in a synthetic cultivar of maize / C.T. Tseng, W.D. Guthrie, W.A. Russell, J.C. Robbins, J.R. Coats, J.J. Tollefson // Crop Sci. – 1984. – V. 24, N 6. – P. 1129-1133.

Tuberosa R., Salvi S. QTL for agronomic traits in maize production. / R. Tuberosa, S. Salvi //In: Handbook of maize: its biology. – Springer, New York, NY, 2009. – P. 501-541.

Turchin P. Population regulation: old arguments and a new synthesis. / P. Turchin // Population dynamics: new approaches and synthesis. N. Cappuccino, P.W. Price (eds.). San Diego, CA, USA: Acad. Press, 1995. P. 19-40.

Tyutyunov Yu. Landscape refuges delay resistance of the European corn borer to Bt-maize: a demo-genetic dynamic model / Yu. Tyutyunov, E. Zhadanovskaya, D. Bourguet, R. Arditi // Theor. Pop. Biol. – 2008. – V. 74, N 1. – P. 138-146.

Udayagiri S. Epicuticular wax chemicals in *Zea mays* influence oviposition in *Ostrinia nubilalis* / S. Udayagiri, C.E. Mason // J. Chem. Ecol. – 1997. – V. 23, N 7. – P. 1675-1687.

Varley G.C. Recent advances in insect population dynamics / G.C. Varley, G.R. Gradwell // Annu. Rev. Entomol. – 1970. – V. 15. – P. 1-24.

Via S. Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: the experimental study of evolution in natural and agricultural systems / S. Via // *Annu. Rev. Entomol.* – 1990. – V. 35. – N 1. – P. 421-446.

Vilcinskas A. Evolutionary ecology of microsporidia associated with the invasive ladybird *Harmonia axyridis* / A. Vilcinskas, H. Schmidtberg, A. Estoup, A. Tayeh, B. Facon, H. Vogel // *Insect Sci.* – 2015. – V. 22, N 3. – P. 313-324.

Wagner B.L. Colonization of corn, *Zea mays*, by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* / B.L. Wagner, L.C. Lewis // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2000. – V. 66, N 8. – P. 3468-3473.

Wang B. Importance of plant size, distribution of egg masses, and weather conditions on egg parasitism of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* by *Trichogramma ostriniae* in sweet corn / B. Wang, D.N. Ferro, D.W. Hosmer // *Entomologia Experimentalis et Applicata.* – 1997. – V. 83, N 3. – P. 337-345.

Webster R.P. High-efficiency pheromone trap for the European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) / R.P. Webster, R.E. Charlton, C. Schal, R.T. Cardé // *J. Econ. Entomol.* – 1986. – V. 79, N 4. – P. 1139-1142.

Weiss L.M. Molecular biology, molecular phylogeny, and molecular diagnostic approaches to the Microsporidia / L.M. Weiss, C.R. Vossbrinck // *The Microsporidia and microsporidiosis.* – Washington D.C: Amer. Soc. Microbiol. Press, 1999. – P. 129-171.

Werren J.H. Biology of *Wolbachia* / J.H. Werren // *Annu Rev. Entomol.* – 1997. – V. 42, N 1. – P. 587-609.

Willett C.S. Insights into genome differentiation: pheromone-binding protein variation and population history in the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) / C.S. Willett, R.G. Harrison // *Genetics.* – 1999. – V. 153, N 4. – P. 1743-1751.

Williams W.P. Reaction of a resistant and a susceptible corn hybrid to various southwestern corn borer infestation levels / W.P. Williams, P.M. Davis // *Agrom. J.* – 1984. – V. 76, N 5. – P. 855-856.

Williams K.P. A robust species tree for the alpha proteobacteria / K.P. Williams, B.W. Sobral, A.W. Dickerman // *J. Bacteriol.* – 2007. – V. 189, N 13. – P. 4578-4586.

Windels M.B. Effects of *Nosema pyrausta* on pupa and adult stages of the European corn borer *Ostrinia nubilalis* / M.B. Windels, H.C. Chiang, B. Furgala // J. Invertebr. Pathol. – 1976. – V. 27, N 2. – P. 239-242.

Winne W.V. Seasonal history of *Macrocentrus grandii* (Hym.: Braconidae) and *Eriborus terebrans* (Hym.: Ichneumonidae), two parasitoids of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* [Lep.: Pyralidae] / W.V. Winne, H.C. Chiang // Entomophaga. – 1982. – V. 27, N 2. – P. 183-188.

Wong Z.S. Oxidative stress correlates with *Wolbachia*-mediated antiviral protection in *Wolbachia-Drosophila* associations / Z.S. Wong, J.C. Brownlie, K.N. Johnson // Appl. Environ. Microbiol. – 2015 – V. 81, N 9. – P. 3001-3005.

Yamanaka T. Mate-location failure, the Allee effect, and the establishment of invading populations / T. Yamanaka, A.M. Liebhold // Pop. Ecol. – 2009. – V. 51. – P. 337-340.

Wall M.L. The effect of bird predators on winter survival of the southwestern and European corn borers in Arkansas / M.L. Wall, W.H. Whitcomb // J. Kansas Entomol. Soc. – 1964. – V. 37, N 3. – P. 187-192.

Woodward M.D. Decomposition of 2, 4-dihydroxy-7-methoxy-2H-1, 4-benzoxazin-3 (4H)-one in aqueous solutions / M.D. Woodward, L.J. Corcuera, J.P. Helgeson, C.D. Upper // Plant Physiol. – 1978. – V. 61, N 5. – P. 796-802.

Wu K.M. Suppression of cotton bollworm in multiple crops in China in areas with Bt toxin-containing cotton / K.M. Wu, Y.H. Lu, H.Q. Feng, Y.Y. Jiang, J.Z. Zhao // Science. – 2008. – V. 321, N 5896. – P. 1676-1678.

Yudenko E. Studies on the corn borer (*Pyrausta nubilalis* Hbn.) in connection with the infestation of hops (*Humulus lupulus* Lin.) and millet (*Panicum miliaceum* Lin.) / E. Yudenko // Inst. nauk. gospodarstwa wiejskiego w Bydgoszczy. – 1938. – N 17. – P. 19-122.

Zhadanovskaya E.A. A spatial model of the development of ECB resistance to transgenic corn / E.A. Zhadanovskaya, Yu.V. Tyutyunov, R. Arditi // Sophia-Antipolis: Centre INRA de Sophia Antipolis. – 2004. – P. 48.

Zúñiga G.E. Hydroxamic acid content in wild and cultivated Gramineae / G.E. Zúñiga, V.H. Argandoca, H.M. Niemeyer, L.J. Corcuera // *Phytochemistry*. – 1983. – V. 22, N 12. – P. 2665-2668.

СПИСОК ИЛЛЮСТРАТИВНОГО МАТЕРИАЛА

Рисунок 1.1.1. Самцы кукурузного мотылька, отловленные в ловушки с ПФ Z-расы в пос. Ботаника Краснодарского края

Рисунок 2.1.2. Отродившиеся из яиц гусеницы кукурузного мотылька 1 возраста

Рисунок 1.1.3. Повреждения гусеницами кукурузного мотылька первого (слева) и второго (справа) поколений

Рисунок 1.4.3.1. Площади в США, занятые под Вt-кукурузой, устойчивой к кукурузному мотыльку *O. nubilalis*, в 2006 г. (IL- Иллинойс, MN - Миннесота, WI – Висконсин, IA – Айова, NE - Небраска)

Рисунок 2.1.1. Карта Краснодарского края (звездочкой помечено место проведения работ на посевах кукурузы в окр. пос. Ботаника Гулькевичского р-на)

Рисунок 2.2.1.1. Гусеница и куколки кукурузного мотылька в растительных остатках кукурузы осенью, т.е. до перезимовки (слева) и весной, т.е. после зимовки (справа)

Рисунок 2.2.1.2. Имаго кукурузного мотылька: самка (слева) и самец (справа)

Рисунок 2.2.1.3. Кладки яиц кукурузного мотылька, маркированные во время проведения учетов численности. На фотографии справа запечатлен момент отрождения гусениц

Рисунок 2.2.1.4. Клеевые ловушки для мониторинга лёта самцов кукурузного мотылька (слева — особей перезимовавшего (т.е. второго прошлогоднего), справа - первого поколения)

Рисунок 2.2.3.1. Отродившиеся гусеницы *O. nubilalis*

Рисунок 3.1. Расположение полей научного севооборота КОС ВИР (выделено желтым цветом) и НПО «КОС-МАИС» (выделено голубым цветом)

Рисунок 3.1.1. Морфология голеней средних ног самцов из популяций *Ostrinia scapulalis* (1-3) и *O. nubilalis* (4), обитающих в Краснодарском крае (цит. по: Фролов, 1993; Frolov et al., 2007)

Рисунок 3.1.2. SNP пространство (выравненные относительно друг друга одиночные полиморфные нуклеотиды) 18 гаплотипов локуса первой субъединицы митохондриальной цитохромоксидазы (COI) гусениц *Ostrinia* spp., собранных с кукурузы (группа «Monocot», *O. nubilalis*), полыни и конопли (группа «Dicot», *O. scapularis*). Гаплотипы А-В, встречающиеся у обоих видов, выделены прямоугольной рамкой.

Рисунок 3.1.3. Частоты встречаемости мажорных (А, В) и минорных видоспецифичных гаплотипов COI у *Ostrinia nubilalis* и *O. scapularis*

Рисунок 3.2.1. Сумма осадков за первую декаду июня, индекс изменения плотности и смертность кукурузного мотылька за поколение в 1994-2017 гг.

Рисунок 3.3.1. Смертность гусениц первого поколения в начальный период их питания на растении и степень поврежденности листьев кукурузы

Рисунок 3.3.2. Урожай зерна гибридов кукурузы в испытаниях и их связь с поврежденностью растений кукурузным мотыльком первого поколения

Рисунок 3.4.1. Яйца кукурузного мотылька, зараженные трихограммой

Рисунок 3.4.2. Паразит кукурузного мотылька *Habrobracon hebetor* Say

Рисунок 3.4.3. Паразиты *Lydella thompsoni* Hert. (слева) и взрослая особь и *Eriborus terebrans* Grav. (справа)

Рисунок 3.4.4. Жук блестянка *Glischrochilu grandis* Tournier (слева) и божья коровка *Coccinella septempunctata* Linnaeus (справа)

Рисунок 3.4.5. Особи черноголовой трясогузки *Motacilla feldegg* Michahelles, поймавшие имаго кукурузного мотылька

Рисунок 3.4.6. Плотность и смертность гусениц кукурузного мотылька первого поколения на различных гибридах кукурузы: Кубанский 101 (поле № 1 севооборота НПО «КОС-МАИС»), ЕС Сигма (поле № 8 севооборота КОС ВИР), KWS Командос (поле № 12 КОС ВИР) и Белый Тигр (поле № 1 КОС ВИР)

Рисунок 3.4.7. Динамика откладки яиц кукурузного мотылька и их зараженности природной популяцией трихограммы на товарных (А-С) и семеноводческом (D) посевах кукурузы (КОС ВИР, 2017 г.)

Рисунок 3.4.8. Вариация плотности *Glischrochilus grandis* на посевах кукурузы в 2013-2017 гг.

Рисунок 3.5.1.1. Электрофореграмма продуктов амплификации геномной ДНК штаммов с ISSR-маркером 898. М — маркер молекулярного веса Gene ruler 1000 из ThermoScientific; 1-16 — профили, полученные с геномной ДНК изолятов ВСа2(м)-09 (1), ВСа3(м)-09 (2), ВСа5(м)-09 (3), ВВК (4), ВВЛ (5), ВВКJ (6), ВOS-1-13 (7), ВOS2-13 (8), ВOS8-13 (9), ВOS12-13 (10), ВOS15-13 (11), ВOS17-13 (12), ВOS20-13 (13), ВOS22-13 (14), ВOS30-13 (15), ВOS31-13 (16)

Рисунок 3.5.1.2. Участки пространства сиквенсов фрагмента гена секретируемой липазы Slip, полученных для штаммов *B. bassiana* (В.б.) и *B. pseudobassiana* (В. psb.). Прямоугольное выделение — позиции, позволяющие дифференцировать группу штаммов VosN-13

Рисунок 3.5.1.3. Поврежденность растений по вариантам (слева) и выживаемость гусениц *O. nubilalis* (справа) в опытах с искусственным заселением гибрида кукурузы Кубанский 280 СВ кукурузным мотыльком и заражением растений *B. bassiana*

Рисунок 3.5.1.4. Поврежденность растений по вариантам (слева) и выживаемость гусениц *O. nubilalis* (справа) в опытах с искусственным заселением гибрида кукурузы Кубанский 170 СВ кукурузным мотыльком и заражением растений *B. bassiana*

Рисунок 3.5.1.5. Смертность кукурузного мотылька по вариантам в опытах с искусственным заселением трех гибридов кукурузы кукурузным мотыльком и заражением растений *B. bassiana*

Рисунок 3.5.2.1. Контраст Номарского (А, С) и флюоресценция DAPI (В, D) диплокариотические (А, В) и монокариотические (С, D) споры микроспоридий, обнаруженные у личинок *O. nubilalis*. Масштаб 4 μm

Рисунок 3.5.2.2. Сравнение нуклеотидных последовательностей молекулярных клонов (номер плазмиды указан после буквы «р») гена RPB1 трёх изолятов микроспоридий: *N. pyrausta* с диплокариотическими (Npyr1) и монокариотическими спорами (MOSX47) из *O. nubilalis* и *N. tyriae* (Ntyr1) из *T.*

jacobaeae. Точками отмечены нуклеотиды, совпадающие с позициями первого сиквенса; кружками — точечные мутации, характерные для отдельных клонов; прямоугольниками — точечные мутации, общие для группы клонов (в том числе из разных изолятов одного вида)

Рисунок 3.5.3.1. Места сборов насекомых в Краснодарском крае (1, хут. Слободка; 2, г. Славянск-на-Кубани; 3, пос. Ботаника) и Белгородской области (4, пос. Майский)

Рисунок 3.5.3.2. Электрофореграмма продуктов амплификации образцов геномной ДНК кукурузного мотылька *O. nubilalis* с праймерами, фланкирующими участки генов 28S рРНК насекомых (1-3), и генов бактерий рода *Wolbachia*: 16S рРНК (4-6), *gatB* (7-9), *fbpA* (10-12). М — маркер молекулярного веса с диапазоном от 100 до 1000 п.н.

Рисунок 4.1.1. Средние температуры воздуха в 2013-2017 гг. в п. Ботаника Гулькевичского района Краснодарского края

Рисунок 4.1.2. Суммы осадков в 2013-2017 гг. в п. Ботаника Гулькевичского района Краснодарского края

Рисунок 4.2.1. Динамика средних значений численности кукурузного мотылька за поколение в 2013-2017 гг.

Рисунок 4.2.2. Динамика средних значений численности взрослых гусениц кукурузного мотылька за поколение в 2013-2017 гг.

Рисунок 4.2.3. Рост численности яиц кукурузного мотылька в ряду поколений за 2013-2017 гг.

Рисунок 4.2.4. Рост численности взрослых гусениц кукурузного мотылька в ряду поколений за 2013-2017 гг.

Рисунок 4.2.5. Динамика численности яйцекладущих самок кукурузного мотылька в ряду поколений за 2013-2017 гг.

Рисунок 4.2.6. Изменения численности яйцекладущих самок кукурузного мотылька, наблюдаемые в ряду последовательных поколений за период 2013-2017 гг. (прирост обозначен синим, убыток — оранжевым цветом).

Рисунок 4.2.7. Циклическое изменение численности яйцекладущих самок кукурузного мотылька (в расчете на 1000 м²) от поколения N_t до N_{t+1} в период 2013-2017 гг.

Рисунок. 4.2.8. Циклические изменения численности яйцекладущих самок кукурузного мотылька (в расчете на 1000 м²) от поколения N_t до N_{t+1} за период 1994-2017 гг. Красная линия — регрессия N_{t+1} на N_t

Рисунок 4.3.1. Зависимость смертности, K , за период развития яиц кукурузного мотылька от логарифма плотности яиц, совокупность данных по первым генерациям насекомого в сезоне за периоды роста численности в 1995-1999, 2004-2008 и 2013-2017 гг.

Рисунок 4.3.2. Зависимость смертности, K , за период развития поколения кукурузного мотылька от логарифма плотности яиц, совокупность данных по первым генерациям насекомого в сезоне за периоды роста численности в 1995-1999, 2004-2008 и 2013-2017 гг.

Рисунок 5.1.1. Динамика плотности (в периоды развития от яйца до имаго) локальной популяции кукурузного мотылька в модельном севообороте КОС ВИР (Гулькевичский р-н Краснодарского края, 1994-2017 гг.

Рисунок 5.1.2. Динамика индекса изменения плотности (I) кукурузного мотылька на модельной территории (1994-2017 гг.)

Рисунок 5.1.3. Автокорреляционный анализ выравненной методом скользящей средней последовательности значений отклонений от средней нормализованных плотностей кукурузного мотылька на модельной территории

Рисунок 5.1.4. Периодограмма Ломба, полученная методом разложения Фурье, характеризующая мощности спектра колебаний численности модельной популяции кукурузного мотылька в 1994-2017 гг.

Рисунок 5.1.5. Диаграмма вейвлетов по Морле, характеризующая мощности спектра колебаний отклонений численности модельной популяции кукурузного мотылька. Полученные результаты свидетельствуют о существовании трех независимых источников периодичности колебаний численности

Рисунок 5.1.6. Частная автокорреляционная функция выравненных методом скользящей средней отклонений от средних нормализованных плотностей кукурузного мотылька на модельной территории на всем диапазоне значений (1994-2017 гг.)

Рисунок 5.1.7. Частная автокорреляционная функция выравненных методом скользящей средней отклонений от средних нормализованных плотностей кукурузного мотылька на модельной территории в диапазоне депрессий (1994-1996, 2003-2004, 2011-2013 гг.)

Рисунок 5.2.1. Динамика плотности локальной популяции кукурузного мотылька на модельной территории, представленная в логарифмическом масштабе (линейный масштаб см. на рисунке 5.1.1). Пунктиром обозначены тренды изменений плотности в 1994-2002 (синяя линия), 2003-2010 (красная линия) и 2013-2017 (зеленая линия)

Рисунок 5.2.2. Зависимость смертности, K , за период развития яиц кукурузного мотылька от логарифма плотности яиц, обобщенная совокупность данных по первым и вторым генерациям насекомого в сезоне

Рисунок 5.2.3. Зависимость смертности, K , за весь период развития гусениц кукурузного мотылька 1-5 возрастов от логарифма плотности гусениц, обобщенная совокупность данных по первым и вторым генерациям насекомого в сезоне

Рисунок 5.2.4. Зависимость смертности, K , за период развития куколок кукурузного мотылька от логарифма плотности куколок, обобщенная совокупность данных по первым и вторым генерациям насекомого в сезоне

Рисунок 5.2.5. Зависимость смертности, K за период реализации яйцепродукции имаго кукурузного мотылька от логарифма плотности имаго, обобщенная совокупность данных по первым и вторым генерациям насекомого в сезоне

Рисунок 5.2.6. Зависимость смертности кукурузного мотылька за поколение, K , от логарифма плотности яиц, обобщенная совокупность данных по первым и вторым генерациям насекомого в сезоне

Рисунок 5.2.7. Зависимость смертности кукурузного мотылька за поколение, K , от логарифма плотности яиц, совокупность данных 1994-2017 гг. по первым генерациям насекомого в сезоне

Рисунок 5.2.8. Зависимость смертности кукурузного мотылька за поколение, K , от логарифма плотности яиц, совокупность данных 1994-2017 гг. по вторым генерациям насекомого в сезоне

Рисунок 5.2.9. Зависимость логарифма индекса размножения насекомых от логарифма начальной плотности поколения (плотности яиц), совокупность данных по первым генерациям насекомого в сезоне

Рисунок 5.2.10. Зависимость логарифма индекса размножения насекомых от логарифма начальной плотности поколения (плотности яиц), совокупность данных по вторым генерациям насекомого в сезоне

Рисунок 5.2.11. Зависимость логарифма индекса размножения насекомых от логарифма начальной плотности поколения (плотности яиц), совокупность данных по первой и второй генерациям насекомого в сезоне

Рисунок 5.2.12. Связь между среднемесячной температурой воздуха в мае, и общей смертностью кукурузного мотылька, K за период развития первых генераций насекомого в сезоне

Рисунок 5.2.13. Связь между суммой осадков, мм, выпавших за первую декаду июня, и общей смертностью кукурузного мотылька, K , за период развития первых генераций насекомого в сезоне

Рисунок 5.2.14. Среднемесячные температуры воздуха на модельной территории в мае и тренды их изменений в 1994-2004 (синяя пунктирная линия) и 2005-2015 (красная пунктирная линия)

Рисунок 5.2.15. Осадки за первую декаду июня на модельной территории и тренды их изменений в 1994-2004 (синяя пунктирная линия) и 2005-2015 гг. (красная пунктирная линия)

Рисунок 5.2.16. Динамика средних и тренды изменений (пунктир) плотностей отложенных на посевах кукурузы яиц кукурузного мотылька ($\log x$) в

пределах модельной территории за периоды развития первых (синий цвет) и вторых генераций в сезоне (красный цвет) в 1994-2005 гг.

Рисунок 5.2.17. Динамика средних и тренды изменений (пунктир) плотности отложенных на кукурузу яиц кукурузного мотылька ($\log x$) в пределах модельной территории за периоды развития первых (синий цвет) и вторых генераций в сезоне (красный цвет) в 2005-2015 гг.

Рисунок 5.2.18. Динамика средних и тренды изменений (пунктир) плотностей питающихся на кукурузе гусениц кукурузного мотылька ($\log x$) в пределах модельной территории за периоды развития первых (синий цвет) и вторых генераций в сезоне (красный цвет) в 1994-2005 гг.

Рисунок 5.2.19. Динамика средних и тренды изменений (пунктир) значений плотностей питающихся на кукурузе гусениц кукурузного мотылька ($\log x$) в пределах модельной территории за периоды развития первых (синий цвет) и вторых генераций в сезоне (красный цвет) в 2005-2015 гг.

Рисунок 5.3.1. Динамика средних значений и выборочных дисперсий ($\bar{x} \pm D$) оценок поврежденности кукурузным мотыльком гибридов кукурузы в экологических испытаниях, проводившихся в НПО «КОС-МАИС» в 2000-2017 гг.

Рисунок 6.1. Самец кукурузного мотылька на кукурузе

Рисунок 6.2. Динамика отлова самцов перезимовавшего и первого поколений кукурузного мотылька в ловушки с феромоном Z-расы в 2014-2017 г.

Рисунок 6.3. Отловленные в ловушку самцы кукурузного мотылька перезимовавшего поколения

Рисунок 6.4. Связь между средней оценкой плотности отложенных яиц в дочернем поколении и средним числом отловленных самцов в родительском поколении кукурузного мотылька в ловушки с ПФ Z расы в 2014-2017 гг.

Рисунок 6.5. Связь между плотностью отложенных яиц и числом гусениц старших возрастов первого поколения кукурузного мотылька на посевах кукурузы в 2014-2017 гг.

Рисунок 6.6. Связь между плотностью отложенных яиц и числом гусениц старших возрастов второго поколения кукурузного мотылька на посевах кукурузы

Рисунок 6.7. Связь между плотностью отложенных в дочернем поколении яиц и числом отловленных самцов кукурузного мотылька родительского поколения в ловушки с ПФ Z-расы

Рисунок 6.8. Динамика отлова самцов кукурузного мотылька перезимовавшего и первого поколений в ловушки с ПФ Z-расы в 2017 г.

Рисунок 6.9. Связь между численностью отловленных в феромонные ловушки самцов кукурузного мотылька перезимовавшего поколения и плотностью гусениц первого поколения в ловушки с ПФ Z-расы

Рисунок 6.10. Связь между численностью отловленных в феромонные ловушки самцов кукурузного мотылька первого поколения в ловушки с ПФ Z-расы и плотностью гусениц второго поколения

Таблица 2.1.1. Среднемесячные метеорологические показатели за 4 вегетационных периода 2013-2017 гг. (пос. Ботаника, Гулькевичский р-н)

Таблица 2.2.1. Поля, занимаемые кукурузой в 2013-2017 гг. в окр. пос. Ботаника

Таблица 2.2.2.1. Хозяйственно значимые характеристики (согласно информации, полученной от оригинаторов) гибридов кукурузы, выращиваемых в 2013-2017 гг. в окр. пос. Ботаника

Таблица 2.2.3.1. Гибриды кукурузы, на которых проводили опыты по искусственному заселению растений кукурузным мотыльком и заражению *Beauveria bassiana*

Таблица 3.2.1. Сумма осадков за третью декаду мая и первую декаду июня, индекс изменения плотности (I) и смертность за поколение (K) у кукурузного мотылька первых генераций в сезоне за 1994-2017 гг.

Таблица 3.2.2. Коэффициенты корреляции общей смертности за поколение (K) и индекса размножения за поколение (I) первых генераций кукурузного мотылька в сезоне с вариацией погодных факторов (1994-2017 гг.)

Таблица 3.2.3. Коэффициенты корреляции смертности за поколение (K) и индекса размножения за поколение (I) у кукурузного мотылька вторых генераций в сезоне с вариацией погодных факторов

Таблица 3.3.1. Плотность особей первого поколения кукурузного мотылька по стадиям развития в 2013-2017 гг.

Таблица 3.4.1. Плотность яиц кукурузного мотылька и процент их заражения *Trichogramma evanescens* в 2013-2017 гг.

Таблица 3.5.1.1. Культуры грибов рода *Beauveria*, изолированные в чистую культуру

Таблица 3.5.1.2. Результаты дисперсионного анализа поврежденности растений гибрида Кубанский 170 СВ

Таблица 3.5.1.3. Множественные сравнения поврежденности растений гибрида Кубанский 170 СВ (Method: 95,0 % НСР)

Таблица 3.5.1.4. Результаты дисперсионного анализа учтенных факторов на гибриде Кубанский 170 СВ

Таблица 3.5.1.5. Множественные сравнения эффектов на гибриде Кубанский 170 СВ

(Method: 95,0 % НСР)

Таблица 3.5.1.6. Результаты дисперсионного анализа поврежденности растений гибрида Кубанский 280 СВ

Таблица 3.5.1.7. Множественные сравнения поврежденности растений гибрида Кубанский 280 СВ (Method: 95,0 % НСР)

Таблица 3.5.1.8. Результаты дисперсионного анализа учтенных факторов на гибриде Кубанский 280 СВ

Таблица 3.5.1.9. Множественные сравнения эффектов на гибриде Кубанский 280 СВ)

(Method: 95,0 % НСР)

Таблица 3.5.1.10. Показатели выживаемости гусениц кукурузного мотылька и повреждаемости ими кукурузы в опытах с искусственным заселением растений вредителем и заражением грибом *Beauveria bassiana*

Таблица 3.5.2.1. Процент заражения микроспоридиями гусениц *Ostrinia nubilalis*, собранных в поле и погибших в лаборатории во время диапаузы

Таблица 3.5.2.2. Распространенность микроспоридий в разных точках сбора гусениц стеблевых мотыльков

Таблица 3.5.2.3. Уровни сходства нуклеотидных последовательностей гена мсрРНК микроспоридии *N. pyrausta* и близкородственных таксонов

Таблица 3.5.3.1. Заражённость стеблевых мотыльков рода *Ostrinia* бактериями рода *Wolbachia*

Таблица 3.5.3.2. Обобщённые данные по заражённости бактериями рода *Wolbachia* стеблевых мотыльков рода *Ostrinia*, собранных на разных кормовых растениях

Таблица 4.1. Временные интервалы проведения полевых учетов численности яиц и гусениц кукурузного мотылька в 2013-2017 гг.

Таблица 4.1.1. Значения метеорологических факторов вегетационных сезонов 2013-2017 гг. на модельной территории в периоды, критические для развития кукурузного мотылька

Таблица 4.2.1. Плотности кукурузного мотылька за учётные периоды развития первого и второго поколений (КОС ВИР, 2013-2017 г.)

Таблица 4.2.2. Средневзвешенная по площадям посевов кукурузы плотность отродившихся и активно питающихся гусениц кукурузного мотылька и оценка смертности гусениц младших возрастов

Таблица 4.3.1. Средние, максимальные и минимальные значения демографических показателей кукурузного на модельной территории в периоды развития первых и вторых поколений за 2013-2017 гг.

Таблица 4.3.2. Средние, максимальные и минимальные значения основных демографических показателей кукурузного мотылька в окр. пос. Ботаника Краснодарского края в периоды развития первых и вторых поколений за 1994-2012 гг. (при расчетах использованы архивные материалы лаборатории с.-х. энтомологии ВИЗР)

Таблица 4.3.3. Средние, максимальные и минимальные значения основных демографических показателей кукурузного мотылька в окр. пос. Ботаника Краснодарского края в периоды развития первых и вторых поколений за периоды

подъемов численности 1995-1999 и 2004-2008 гг. (при расчетах использованы архивные материалы лаборатории с.-х. энтомологии ВИЗР)

Таблица 4.3.4. Значения метеорологических факторов, зарегистрированные в периоды подъемов численности кукурузного мотылька в 1995-1998 и 2004-2008 гг. в п. Ботаника Гулькевичского района Краснодарского края

Таблица 4.3.5. Структура смертности яиц и питающихся на растениях гусениц старших возрастов кукурузного мотылька в периоды развития первых и вторых поколений 2013-2017 гг.

Таблица 4.3.6. Вклад учтенной гибели от биотических факторов в общее снижение численности насекомых за периоды развития яиц и гусениц кукурузного мотылька во время развития первых и вторых поколений 2013-2017 гг.

Таблица 6.1. Отлов самцов кукурузного мотылька в ловушки с ПФ в 2014-2017 гг. в п. Ботаника Краснодарского края

Таблица 6.2. Отловы самцов кукурузного мотылька на феромонные ловушки в 2014 г.

Таблица 6.3. Отловы самцов кукурузного мотылька на феромонные ловушки в 2015 г.

Таблица 6.4. Отловы самцов кукурузного мотылька на феромонные ловушки в 2016 г.

Таблица 6.5. Отловы самцов кукурузного мотылька на феромонные ловушки в 2017 г.

Таблица 6.6. Количество имаго (отловленных в ловушки с ПФ Z-расы), плотность яиц и гусениц кукурузного мотылька на учетных посевах кукурузы (2014-2017 гг.)

Таблица 1. Праймеры, использованные в настоящей работе для генотипирования чешуекрылых и их патогенов

Праймеры	Последовательность*	Аmplифицируемый ген	Ссылка
LepF1	ATTCAACCAATCATAAAGATATTG G	Ген субъединицы митохондриальной цитохромоксидазы COI	Hebert et al., 2004
LepR1	TAAACTTCTGGATGTCCAAAAAAT CA	Ген субъединицы митохондриальной цитохромоксидазы COI	Hebert et al., 2004
18f	CACCAGGTTGATTCTGCC	Ген малой субъединицы рРНК	Huang et al., 2004
1047r	AACGGCCATGCACCAC	Ген малой субъединицы рРНК	Huang et al., 2004
28sF3633	TACCGTGAGGGAAAGTTGAAA	28S субъединицы рибосомальной РНК	Choudhury, Werren, 2006
28sR4076	AGACTCCTTGGTCCGTGTTT	28S субъединицы рибосомальной РНК	Choudhury, Werren, 2006
W-Specr F	CATACCTATTCGAAGGGATAG	гену 16S рибосомальной РНК (16SrRNA)	Werren, Windsor, 2000
W-SpecrR	AGCTTCGAGTGAAACCAATTC	гену 16S рибосомальной РНК (16SrRNA)	Werren, Windsor, 2000
gatBF1	GAKTAAAYCGYGCAGGBGTT	ген субъединицы В аспартил-глутамил-тРНК аминотрансферазы (gatB)	Baldo et al., 2006
gatBR1	TGGYAAAYTCRGGYAAAGATGA	ген субъединицы В аспартил-глутамил-тРНК аминотрансферазы (gatB)	Baldo et al., 2006
fbpAF1	GCTGCTCCRCTTGGYWTGAT	Ген фруктозобифосфат-альдозазы (fbpA)	Baldo et al., 2006
fbpAR1	CCRCCAGARAAAAYYACTATTC	Ген фруктозобифосфат-альдозазы (fbpA)	Baldo et al., 2006

*Расшифровка для полиморфных позиций: Y=T или C; R=A или G

Таблица 1 Штаммы энтомопатогенных грибов *B. bassiana* и *B. pseudobassiana* из коллекций энтомопатогенных микроорганизмов ВИЗР РАСХН и ИСиЭЖ СО РАН

Штамм	Название	№ гаплотипа, соответствующий гаплотипу в Генбанке	Происхождение
<i>B. bassiana</i>	BCu3-06	1564	Ущелье р. Чапайка (Заилийский Алатау, Алматинская область, Карасайский район) 2006-2007 Предгорная зона, высота 1000-1200 м над у.м. Широта N43°10' Долгота E076°52'.
<i>B. bassiana</i>	BHy3U1-D-09	1564	Предгорная зона (восточные отроги Большого Кавказского хребта) Широта N 41°58' Долгота E 047°55'
<i>B. bassiana</i>	BOs16-13	2040	Ботаника 2013
<i>B. bassiana</i>	BLe-K-10	2040	Камчатка, Быстринский р-н, пос. Эссо. Предгорная зона Широта N55°55' Долгота E158°41'
<i>B. bassiana</i>	BCa2(m)-09	1811	Южно-Казахстанская обл., Мактааральский р-н. Сухая степь Широта N40°54' Долгота E068°29'
<i>B. bassiana</i>	BLDR-09	1811	Ростовская обл. Ростовский р-н. Степь. Широта N 47°14' Долгота E 039°42'. 2009 г.
<i>B. bassiana</i>	ББКЖ-06	2040	Краснодарский край, Славянский р-н. Степь. Широта N 45°15' Долгота E 038°09'
<i>B. bassiana</i>	САР-31	2040	Новосибирская обл. Карасукский р-н. Степь. Широта N 53°44' Долгота E 078°2'
<i>B. pseudobassiana</i>	BYak	1849	Якутия, г. Якутск. Лесотундра. N62°01' Долгота E129°43'
<i>B. pseudobassiana</i>	BCu19-07	1852	Ущелье р. Чапайка (Заилийский Алатау, Алматинская область, Карасайский район) 2006-2007 Предгорная зона, высота 1000-1200 м над у.м. Широта N43°10' Долгота E076°52'.
<i>B. pseudobassiana</i>	BHe41-10	1852	Ошская обл., Узгенский р-н, урочище Каро-Шоро (внутренний Тянь-Шань) Предгорная зона, высота 1000-1200 м над у.м. Широта N40°46' Долгота E073°18'. 2010-2011 г.
<i>B. pseudobassiana</i>	BCu3-B-08	1852	Бурятия, Выдринский р-н, озеро Байкал. Смешанный лес Широта N51°45' Долгота E104°36'

<i>B. pseudobassiana</i>	BTaFo-D-09	1852	Предгорная зона (восточные отроги Большого Кавказского хребта). Широта N 41°58' Долгота E 047°55'
<i>B. pseudobassiana</i>	BLeUl-D-09	1852	Предгорная зона (восточные отроги Большого Кавказского хребта). Широта N 41°58' Долгота E 047°55'
<i>B. pseudobassiana</i>	Ch-3-MR(R)13	1852	Московская обл., Раменский р-н, смешанный лес. Широта N 55°34' Долгота E 038°13'. 2013
<i>B. pseudobassiana</i>	BEI2-B-08	1852	Бурятия, Выдринский р-н, озеро Байкал. Смешанный лес Широта N51°45' Долгота E104°36'

Таблица 1. Таблица выживаемости кукурузного мотылька в первом поколении
(пос. Ботаника, 2013 – 2017 гг.)

Стадия развития (i)	Плотность живых на 1000 м ² . (x _i)	Снижение плотности		K = lg (x _i) - lg (x _{i-1})
		Причина	%	
1 поколение 2013 год				
Всего яиц на кукурузе	2872.6	Трихограмма	10.30	0.17
		Хищники	17.31	
		отпадение кладок	0.00	
		нефертильность	0.00	
		высыхание	0.00	
		неустановленные	5.40	
		всего	32.41	
Гусеницы 1-2 возраста	1941.6	гибель и расселение	61.67	0.42
		скашивание растений	0.00	
		всего	61.67	
Гусеницы 3-5 возраста	744.2	паразитоиды	38.50	0.71
		хищники	14.28	
		мертвые	19.30	
		диапауза	0.00	
		скашивание растений	0.00	
		неустановленные	9.10	
		всего	80.18	
Куколки	147.51	паразитоиды	0.00	0.18
		хищники	5.30	
		мертвые	8.33	
		неустановленные	19.80	
		всего	33.43	
Имаго	98.2	гибель внутри места	14.15	0.26

		окукливания		
		неустановленные	62.90	
		всего	76.95	
Яйцекладущие самки	22.62			-
В целом за поколение	99.21			1.74
Индекс изменения плотности I =			1.77	
2 поколение 2013 год				
Всего яиц на кукурузе	5090.1	трихограмма	52.30	0.34
		хищники	2.10	
		отпадение кладок	0.00	
		нефертильность	0.11	
		высыхание	0.00	
		неустановленные	0.00	
		всего	54.51	
Гусеницы 1-2 возраста	2315.3	гибель и расселение	16.20	0.08
		скашивание растений	0.10	
		всего	16.32	
Гусеницы 3-5 возраста	1937.5	паразитоиды	17.80	0.28
		хищники	0.00	
		мертвые	19.42	
		незавершенное питание	0.00	
		окукливание	0.00	
		гусеницы доп. генерации	0.00	
		скашивание растений	0.00	
		неустановленные	10.24	
		всего	47.46	
Диапаузирующие	1017.9	уборка урожая	79.07	

гусеницы перед уборкой				
Диапаузирующие гусеницы после уборки перед зимовкой		зимовка		
Перезимовавшие гусеницы	213.03	паразитоиды	12.37	
		мертвые	10.15	
		хищники	0.00	
		другие	13.97	
		всего	36.49	0.2
Куколки	135.29	паразиты	0.00	0.15
		хищники	17.20	
		мертвые	11.77	
		всего	70.97	
Имаго	96.10	неустановленные	76.70	0.61
Яйцекладущие самки	23.40			
В целом за поколение	99.54			2.34
Индекс изменения плотности I =			1.03	
1 поколение 2014 год				
Всего яиц на кукурузе	5241.23	трихограмма	0.00	0.10
		хищники	0.00	
		отпадение кладок	20.81	
		нефертильность	0.00	
		высыхание	0.00	
		неустановленные	0.00	
		всего	20.81	
Гусеницы 1-2 возраста	4150.23	гибель и расселение	8.68	0.04
		скашивание растений	0.00	
		всего	8.68	

Гусеницы 3-5 возраста	3790	паразитоиды	5.82	0.34
		хищники	12.76	
		мертвые	10.88	
		диапауза	0.00	
		скашивание растений	0.00	
		неустановленные	24.63	
		всего	54.09	
Куколки	1740	паразитоиды	0.00	0.11
		хищники	17.24	
		мертвые	0.00	
		неустановленные	5.76	
		всего	22.99	
Имаго	1340	гибель внутри места окукливания	28.96	1.51
		неустановленные	67.91	
		всего	96.87	
Яйцекладущие самки	41.88			
В целом за поколение	99.20			2.10
Индекс изменения плотности I =			1.79	
2 поколение 2014 год				
Всего яиц на кукурузе	9423.43	трихограмма	4.27	0.10
		хищники	0.00	
		отпадение кладок	15.81	
		нефертильность	0.00	
		высыхание	0.00	
		неустановленные	0.00	
		всего	20.08	
Гусеницы 1-2 возраста	7531.43	гибель и расселение	47.22	0.28
		скашивание	0.00	

		растений		
		всего	47.22	
Гусеницы 3-5 возраста	3975	паразитоиды	4.57	0.08
		хищники	1.97	
		мертвые	4.28	
		незавершенное питание	0.00	
		окукливание	5.85	
		гусеницы доп. генерации	0.00	
		скашивание растений	0.00	
		неустановленные	0.00	
		всего	16.67	
Диапаузирующие гусеницы перед уборкой	3312.46	уборка урожая	49.98	0.31
Диапаузирующие гусеницы после уборки перед зимовкой	1606.73	зимовка	35.99	0.19
Перезимовавшие гусеницы	1028.57	паразитоиды	19.82	0.46
		мертвые	32.02	
		хищники	0.00	
		другие	13.44	
		в с е г о	65.28	
Куколки	357.14	паразиты	0.00	0.06
		хищники	13.33	
		мертвые	0.00	
		всего	13.33	
Имаго	309.52	неустановленные	79.71	0.69
Яйцекладущие самки	62.79			2.18
В целом за	99.33			2.18

поколение				
Индекс изменения плотности I =		1.49		
1 поколение 2015 год				
Всего яиц на кукурузе	14127.1	трихограмма	0.00	0.09
		хищники	0.00	
		отпадение кладок	12.36	
		нефертильность	0.00	
		высыхание	0.00	
		неустановленные	5.80	
		всего	18.16	
Гусеницы 1-2 возраста	11561.6	гибель и расселение	53.62	0.33
		скашивание растений	0.00	
		всего	53.62	
Гусеницы 3-5 возраста	5361.8	паразитоиды	23.20	0.49
		хищники	11.60	
		мертвые	2.40	
		диапауза	0.00	
		скашивание растений	0.00	
		неустановленные	30.35	
		всего	67.55	
Куколки	1740	паразитоиды	0.00	0.21
		хищники	10.61.	
		мертвые	12.24	
		неустановленные	15.58	
		всего	38.43	
Имаго	1071.27	гибель внутри места окукливания	23.40	0.33
		неустановленные	30.20	
		всего	53.60	
Яйцекладущие	497.05			

самки				
В целом за поколение		90.73		1.45
Индекс изменения плотности I =			7.92	
2 поколение 2015 год				
Всего яиц на кукурузе	111836	трихограмма	34.32	0.29
		хищники	0.32	
		отпадение кладок	9.69	
		нефертильность	0.00	
		высыхание	0.00	
		неустановленные	4.59	
		всего	48.92	
Гусеницы 1-2 возраста	57122.7	гибель и расселение	35.48	0.19
		скашивание растений	0.00	
		всего	35.48	
Гусеницы 3-5 возраста	36853.76	паразитоиды	14.42	0.22
		хищники	7.89	
		мертвые	8.37	
		незавершенное питание	1.33	
		окукливание	2.01	
		гусеницы доп. генерации	0.00	
		скашивание растений	0.00	
		неустановленные	6.24	
		всего	40.26	
Диапаузирующие гусеницы перед уборкой	22017.45	уборка урожая	54.01	0.34
Диапаузирующие гусеницы после	10125.94	зимовка	44.51	0.26

уборки перед зимовкой				
Перезимовавшие гусеницы	5619.05	паразитоиды	11.56	0.55
		мертвые	15.08	
		хищники	0.00	
		другие	45.37	
		всего	72.01	
Куколки	1572.92	паразиты	0.00	0.22
		хищники	8.36	
		мертвые	31.09	
		всего	39.45	
Имаго	952.38	неустановленные	91.10	1.05
Яйцекладущие самки	84.72			
В целом за поколение	99.77			3.12
Индекс изменения плотности I =			0.17	
1 поколение 2016 год				
Всего яиц на кукурузе	19063	трихограмма	0.00	0.12
		хищники	6.33	
		отпадение кладок	11.35	
		нефертильность	0.00	
		высыхание	3.03	
		неустановленные	3.48	
		всего	24.19	
Гусеницы 1-2 возраста	14452	гибель и расселение	16.50	0.08
		скашивание растений	0.00	
		всего	16.50	
Гусеницы 3-5 возраста	12068.06	паразитоиды	12.67	0.52
		хищники	12.31	
		мертвые	7.69	
		диапауза	0.00	

		скашивание растений	25.00	
		неустановленные	11.88	
		всего	69.55	
Куколки	3675.14	паразитоиды	0.00	0.47
		хищники	26.14	
		мертвые	13.60	
		неустановленные	26.09	
		всего	65.83	
Имаго	1255.69	гибель внутри места окукливания	17.15	0.33
		неустановленные	36.80	
		всего	53.95	
Яйцекладущие самки	578.26			
В целом за поколение	96.96			1.51
Индекс изменения плотности I =			6.83	
2 поколение 2016 год				
Всего яиц на кукурузе	130108.95	трихограмма	42.74	0.28
		хищники	3.12	
		отпадение кладок	1.24	
		нефертильность	0.00	
		высыхание	0.00	
		неустановленные	0.00	
		всего	47.10	
Гусеницы 1-2 возраста	68831.17	гибель и расселение	40.56	0.23
		скашивание растений	0.00	
		всего	40.56	
Гусеницы 3-5 возраста	40910	паразитоиды	10.44	0.17
		хищники	5.89	

		мертвые	7.19	
		незавершенное питание	0.00	
		окукливание	2.70	
		гусеницы доп. генерации	0.00	
		скашивание растений	0.00	
		неустановленные	5.40	
		всего	31.62	
Диапаузирующие гусеницы перед уборкой	27974.04	уборка урожая	50.58	0.3
Диапаузирующие гусеницы после уборки перед зимовкой	1385.50	зимовка	51.61	0.32
Перезимовавшие гусеницы	6690.48	паразитоиды	5.36	0.45
		мертвые	10.95	
		хищники	0.6	
		другие	47.6	
		всего	64.51	
Куколки	2374.2	паразиты	0.00	0.46
		хищники	6.44	
		мертвые	58.80	
		всего	65.24	
Имаго	825.39	неустановленные	83.53	0.78
Яйцекладущие самки	135.95			
В целом за поколение	99.67			2.98
Индекс изменения плотности I =			0.24	
1 поколение 2017 год				
Всего яиц на	30589.45	трихограмма	1.94	0.05

кукурузе		хищники	1.76	
		отпадение кладок	6.64	
		нефертильность	0.00	
		высыхание	0.13	
		неустановленные	1.27	
		всего	11.74	
Гусеницы 1-2 возраста	26998.25	гибель и расселение	65.73	0.79
		скашивание растений	18.00	
		всего	83.73	
Гусеницы 3-5 возраста	4393.19	паразитоиды	13.35	0.62
		хищники	15.36	
		мертвые	14.82	
		диапауза	0.00	
		скашивание растений	25.00	
		неустановленные	15.20	
		всего	83.73	
Куколки	1052.71	паразитоиды	0.00	0.05
		хищники	21.53	
		мертвые	0.00	
		неустановленные	54.50	
		всего	76.04	
Имаго	946.38	гибель внутри места окукливания	8.25	0.16
		неустановленные	1.85	
		всего	10.10	
Яйцекладущие самки	660.61			
В целом за поколение	97.84			1.67
Индекс изменения плотности I =			4.86	

2 поколение 2017 год

Всего яиц на кукурузе	148637.4	трихограмма	32.76	0.23
		хищники	1.97	
		отпадение кладок	6.02	
		нефертильность	0.00	
		высыхание	0.00	
		неустановленные	0.00	
		всего	40.75	
Гусеницы 1-2 возраста	88065.97	гибель и расселение	19.49	0.20
		скашивание растений	18.00	
		всего	37.49	
Гусеницы 3-5 возраста	55046.01	паразитоиды	18.50	0.20
		хищники	2.03	
		мертвые	10.74	
		незавершенное питание	0.00	
		окукливание	17.60	
		гусеницы доп. генерации	0.00	
		скашивание растений	0.00	
		неустановленные	0.50	
		всего	48.92	
Диапаузирующие гусеницы перед уборкой	35213.4	уборка урожая	36.03	0.19