

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ДЕПРЕССИИ КУКУРУЗНОГО МОТЫЛЬКА

А.Н.Фролов

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург,
НПО "КОС-МАИС", Ботаника Краснодарского края

Для выяснения причин перехода популяции кукурузного мотылька в стадию депрессии был проведен к-факторный анализ таблиц выживаемости, показавший, что снижение численности популяции в первом поколении 2003 г. обусловлено сочетанием трех факторов: 1) значительным снижением реализованной плодовитости самок перезимовавшего поколения (второго поколения 2002 г.), 2) очень высоким уровнем гибели яиц и 3) повышенной смертностью гусениц младших возрастов в первом поколении 2003 г. Наиболее важной причиной признана высокая смертность яиц, вызванная зараженностью яйцеедом *Trichogramma evanescens* Westw., обнаружившим зависимость от плотности эффекты, способные приводить популяцию кукурузного мотылька в состояние депрессии, длящейся несколько последовательных поколений.

Кукурузный мотылек *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) - основной вредитель кукурузы в Краснодарском крае, где ежегодно развивается два полных и нередко частичное третье поколение (Frolov et al., 1999). Влияние экологических факторов на развитие кукурузного мотылька изучают с 1920-х годов (Щеголев, 1934; Кожанчиков, 1937), однако наиболее активно такие работы ведутся в Северной Америке (Sparks et al., 1967; Barlow, 1971; Chiang, Hodson, 1972; Hudon, LeRoux, 1986). Широко распространенное мнение, что энтомофаги не играют определяющей роли в динамике численности этого вредителя (Фролов, 1997), в основном базируется на материалах, полученных в США, где этот вид, в отличие от Европы, не является аборигенным (Brindley, Dicke, 1963; Brindley et al., 1975). Основанные на этом представлении методы прогноза численности кукурузного мотылька слабо используют информацию о деятельности его естественных врагов (Фролов, Букзеева, 1997), хотя очевидно, что на разных этапах жизненного цикла численность вредителя подвергается воздействию самых разнообразных зависимых от плотности факторов, регулирующее действие которых можно оценить лишь с помощью целенаправленных стационарных наблюдений. Общеизвестно, что наиболее полноцен-

ным методом сбора информации являются таблицы выживаемости (Morris, 1957; Varley, Gradwell, 1970; Royama, 1981), способы анализа которых непрерывно совершенствуются (Morris, 1959; Varley, Gradwell, 1960, 1971; Haggai, Rogers, 1975; Manly, 1988; Royama, 1996).

Настоящая статья посвящена выяснению причин резкого снижения численности кукурузного мотылька в 2003 г. с помощью таблиц выживаемости; причины депрессии численности вредителя в 1994-1995 гг. были обсуждены ранее (Frolov et al., 1999).

В учетах численности насекомых принимали участие научные сотрудники К.Д.Дятлова, М.А.Чумаков и О.Е.Царегородцева, аспиранты Д.С.Тришкин и И.Е.Суханов, студенты Я.Сулейманов, В.Смирнов, В.Муравьев, М.Дятлова и Д.Бокатов, которым автор выражает искреннюю благодарность. Признательность выражается также д.б.н. А.П.Сорокиной, проводившей определение видовой принадлежности яйцеда, и ведущему сотруднику В.Б.Митрофанову идентифицировавшему природу смертности гусениц мотылька от микробиологических агентов.

Работа выполнялась в рамках программы фундаментальных и приоритетных прикладных исследований по защите растений «Фитосанитарная устойчивость агроэкосистем» и грантам РФФИ № 94-04-11328, 97-04-48015, 00-04-48010, 03-04-49269.

Методика исследований

Учеты численности кукурузного мотылька проводили в 1994-2003 гг. на посевах кукурузы (НПО «КОС-МАИС» и Кубанской опытной станции ВИР, далее КОС ВИР) и сорго (КОС ВИР), размещенных в пределах ее научного севооборота. Поля севооборота непосредственно примыкают к п. Ботаника (Гулькевичский район Краснодарского края), расположенному в равнинной восточной степной зоне Краснодарского края с координатами 45°18' с.ш., 40°52' в.д. и высотой над уровнем моря 65 м.

Общая площадь - 284 га, из которых ежегодно кукуруза занимала от 31 до 69 га, а сорго - от 0 до 26.5 га.

На учетных посевах применялись следующие агротехнические приемы возделывания кукурузы и сорго: обработка почвы, внесение гербицидов, 1-2 культивации. Учеты мотылька проводили в период развития всех стадий его жизненного цикла: яйца, гусеницы, куколки, имаго. Общее число полевых учетов за сезон составляло 21-23. Размещение яиц оценивали на фиксированных модельных площадках из 10-25 растений; первое и последнее растения на площадке маркировали бумажными этикетками. Количество площадок на поле колебалось от 9 до 25 в зависимости от площади посева. Периодический осмотр растений проводили в период лёта имаго через 4-7 дней, местоположение кладок яиц маркировали. С помощью ручной лупы (7×) подсчитывали количество яиц в кладке, а также число яиц, из которых отродились гусеницы и которые погибли. Учитываемыми факторами смертности являлись хищники, паразиты, ранняя (нефертильность) и поздняя (гибель сформированной гусеницы внутри яйцевой оболочки) эмбриональная смертность, отпадение кладки от листа (Hudon, LeRoux, 1986) и выкашивание растений. Сумма оценок, полученных при периодических учетах яиц, характеризовала их абсолютную плотность на посевах. Спустя не менее чем неделю после завершения периода откладки яиц (по первому поколению - начало - сере-

дина июля, по второму поколению - середина - конец августа) проводили учет плотности гусениц на растениях. Для этого на каждом посевах случайным образом отбирали по 15-35 проб из 5 растений каждая. Попавшие в пределы учетной площадки сорные растения также осматривали на предмет заселения гусеницами вредителя. Учитывались следующие, влияющие на численность, факторы: паразиты, хищники, болезни, незавершенное питание, выкашивание растений, а также в период развития второго поколения - окукливание и появление гусениц дополнительной третьей генерации. Учеты перезимовавших и ушедших на зимовку гусениц проводили путем вскрытия растительных остатков на рендомизированных площадках площадью 0.7-1 м² (по 20-25 площадок на поле). Учитывались следующие факторы их смертности: паразиты, хищники и болезни. В период развития куколок учитывали их гибель от паразитов, хищников и болезней, а также определяли соотношение полов. Плотность имаго, а также соотношение полов оценивали по экзuviaм; кроме того учитывали смертность взрослых насекомых, вызванную неспособностью бабочки покинуть место окукливания. Плодовитость самок оценивали в лаборатории на выведенном из собранных в природе гусениц и куколок биоматериале и сравнивали ее со среднемноголетним значением (450 яиц). Плотности самок со средним уровнем плодовитости и яйцекладущих самок по каждому посеву являлись расчетными (Hudon, LeRoux, 1986) (см. ниже).

Таким образом, градации учетных периодов развития насекомых и факторов их смертности по периодам в целом соответствовали общепринятым (Hudon, LeRoux, 1986). Небольшие дополнения, внесенные нами, обусловлены особенностями биологии объекта в зоне проведения работ. Так, ранее было показано, что самки кукурузного мотылька в Краснодарском крае способны откладывать яйца на сорго даже в большем количестве, чем на кукурузу, однако выживаемость

гусениц на сорго столь низкая, что их вкладом в общую численность популяции можно пренебречь (Dyatlova, Frolov, 1999; Frolov et al., 1999). Поэтому для корректного расчета таблиц выживаемости численность яиц учитывали на обеих культурах, а численность всех последующих стадий развития - только на кукурузе. Общее количество отложенных в пределах севооборота яиц оценивали их суммой на всей площади под кукурузой и сорго, а затем делили на площадь, занятую только кукурузой. Использованный алгоритм был необходим для получения сопоставимых оценок изменения плотностей насекомых на протяжении жизни поколения. Таким образом, в период развития первого поколения учетными периодами служили: 1) яйца на кукурузе и сорго (O), 2) яйца на кукурузе (OM), 3) гусеницы 1-го возраста на кукурузе (L1), 4) гусеницы 3-4 возрастов на кукурузе (L2), 5) куколки на кукурузе (P), 6) имаго с кукурузы (A), 7) самки (то есть имаго, нормализованные по соотношению полов 1:1 с кукурузы (F), 8) самки со средним уровнем плодовитости (то есть имаго, нормализованные по соотношению полов 1:1 и плодовитости, приведенной к среднемноголетней оценке 450 яиц) с кукурузы (FA) и 9) яйцекладущие самки с кукурузы (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, 1986). Для второго поколения использовали следующие учетные периоды: 1) яйца на кукурузе и сорго (O), 2) яйца на кукурузе (OM), 3) гусеницы 1-го возраста на кукурузе (L1), 4) гусеницы 3-4 возрастов на кукурузе (L2), 5) диапаузирующие гусеницы перед уборкой урожая кукурузы (L3), 6) диапаузирующие гусеницы после уборки урожая кукурузы (L4), 7) перезимовавшие гусеницы на участках, где кукурузу выращивали в предыдущем году (L5), 8) куколки на участках, где

кукурузу выращивали в предыдущем году (P), 9) имаго с участков, где кукурузу выращивали в предыдущем году (A), 10) самки с участков, где кукурузу выращивали в предыдущем году (F), 11) самки со средним уровнем плодовитости (среднемноголетняя оценка плодовитости = 450 яиц) с участков, где кукурузу выращивали в предыдущем году (FA) и 12) 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.

Снижение плотности представляли в виде значений $K = \log N_t - \log N_{t+1}$, а индекс изменения плотности рассчитывали по Р.Ф.Моррису (Morris, 1957): $I = N_{t+1}/N_t$, где N_t и N_{t+1} - плотности яиц текущего (t) и следующего поколения (t+1). Для анализа изменения плотности использовали k-факторный анализ; значения k рассчитывали по общепринятой формуле: $k = \lg x_i - \lg x_{i-1}$, где x - оценки плотностей в период развития текущего (i) и предыдущего (i-1) интервала развития (Morris, 1959; Varley, Gradwell, 1970). При их проведении учитывали комментарии других авторов (Hagai, Rogers, 1975; Royama, 1996; Huffaker et al., 1998).

Надо отметить, что насыщенность посевов кукурузы в этой части Северного Кавказа весьма высока и бывает трудно найти занятые под этой культурой участки с пространственной изоляцией друг от друга более 200 м. Это обстоятельство внушает уверенность, что отслеживаемые нами изменения отражают реальную картину динамики численности фитофага в районе проведения учетов, поскольку априорно можно предположить, что поток эмиграции имаго с экспериментального участка не должен превы-

шать поток иммиграции и наоборот. Если бы опытный участок был сильно изолирован от соседних посевов кукурузы, могли возникнуть сомнения в корректности оценки эффекта К для учетного периода FA.

Кроме того, контрольные учеты численности насекомых, питающихся на сорных видах растений-хозяев (щирце,

курином просе, щетиннике сизом и др.), показали, что она обычно не превышает 0.1-0.5% от численности насекомых, питающихся на кукурузе на всех стадиях развития насекомых. Сказанное является дополнительным свидетельством в пользу корректности описываемых ниже изменений численности вредителя в пределах модельного севооборота.

Результаты исследований

За период наблюдений средние значения плотности отложенных яиц менялись в широких пределах (табл. 1)

Таблица 1. Средние (\bar{x}) и усредненные максимальные \bar{x}_{\max} и минимальные \bar{x}_{\min} значения плотности (экз/м²) и смертности (эффекты К) кукурузного мотылька за учетные периоды на посевах кукурузы (1994-2003)

Пе- рио- ды (i)	Плотность живых особей, экз/м ² , $K = \lg x_i - \lg x_{i-1}$					
	\bar{x}_i	\bar{x}_{\max}	\bar{x}_{\min}	\bar{x}	\bar{x}_{\max}	\bar{x}_{\min}
<u>Первое поколение</u>						
О	44.4	109.0	6.9	0.03	0.10	0
ОМ	40.8	86.2	6.6	0.24	0.36	0.09
L1	28.0	67.4	2.1	0.88	1.21	0.53
L2	4.7	17.1	.09	0.31	0.79	0.11
P	3.2	12.2	.05	0.24	0.45	0.07
A	1.8	6.9	.04	0.07	0.18	-0.01
F	1.5	5.5	.03	0.01	0.19	-0.20
FA	1.7	6.8	.03	0.13	0.89	-0.25
FO	0.7	1.7	.02	-	-	-
Сумма за поколение				1.90	2.76	1.25
<u>Второе поколение</u>						
О	147.4	389.8	5.2	0.08	0.26	0
ОМ	126.8	340.2	4.9	0.35	0.58	0.15
L1	54.5	125.8	1.3	0.42	0.69	0.19
L2	18.3	46.5	.60	0.18	0.62	0.02
L3	14.5	45.4	.55	0.39	0.52	0.22
L4	33.3	28.0	.28	0.31	0.57	0.11
L5	3.1	7.2	.14	0.32	0.57	0.04
P	1.4	4.1	.13	0.23	0.52	0.04
A	0.8	3.0	.12	-0.02	0.11	-0.07
F	0.8	3.1	.11	0.02	0.33	-0.09
FA	0.6	1.4	.14	0.57	1.39	0.02
FO	0.2	0.5	.04	-	-	-
Сумма за поколение				2.87	3.74	2.33

Более чем 15-кратные колебания плотности отмечены в первом поколении (от 7 до 109 яиц/м²) и 75-кратные - во втором (от 5 до 390 яиц/м²). Вариация плотностей гусениц, куколок и имаго

оказалась еще более значительной. Так, плотность взрослых гусениц L₂ первого поколения менялась более чем в 180 раз. Соответственно, колебания касались также уровня выживаемости насекомых за поколение (эффекты К). Динамика средних значений плотностей насекомых за все учетные периоды (от О до FO) в ряду последовательных поколений 1994-2003 гг. представлена на рисунке 1 (в расчете на 1 м² посева кукурузы).

За период с 1994 г. по первую половину 1996 г. численность кукурузного мотылька была весьма низкой. Затем наступил подъем численности, и вплоть до конца 2002 г. плотность насекомых хотя и колебалась в весьма широких пределах, но поддерживалась на существенно более высоком уровне. Однако в 2003 г. численность вредителя опять резко снизилась до самого низкого уровня за весь период наблюдений. Описанные изменения более наглядно выглядят в логарифмическом масштабе плотности гусениц раздельно по поколениям (рис. 2).

Прежде чем приступить к выяснению причин резкого снижения численности в 2003 г., проведем анализ особенностей смертности насекомых по поколениям. Различия между первым и вторым поколениями по характеру изменений численности легко обнаруживаются при сравнении средних значений и вариации индекса изменения плотности I по Моррису (рис. 3).

Эти различия достоверны ($t = 2.69$, $P = 0.98$), так что из представленного материала очевидно, что рост численности вредителя осуществляется только в период развития первого поколения, тогда как во втором поколении обычно происходит лишь снижение численности.

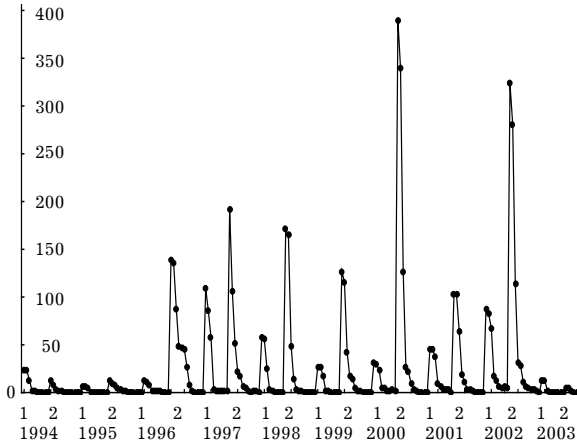


Рис. 1. Динамика плотности кукурузного мотылька (экз/м²) по учетным периодам
1- первое поколение, 2- второе поколение (зимует)

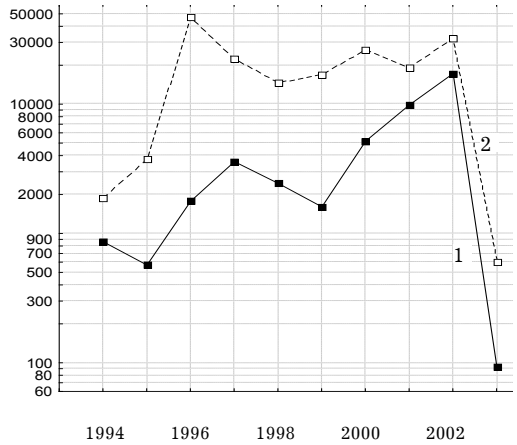


Рис. 2. Динамика плотности гусениц кукурузного мотылька 3-4 возрастов (L2) (экз/1000 м²) в первом (1) и втором (2) поколениях

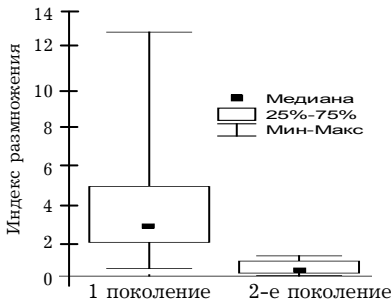


Рис. 3. Диаграмма основных статистик индекса изменения плотности по Моррису (I) в период развития первого и второго поколений кукурузного мотылька

Зависимость смертности за генерацию от плотности яиц охарактеризована данными, представленными в таблице 2, где приведены оценки средних плотностей яиц первого и второго поколений в 1994-2003 гг. и смертность за генерацию (в т.ч. смертности, выраженные в логарифмическом масштабе, то есть суммы эффектов К). Оказывается, что смертность в первом поколении практически не зависит от исходной плотности ($R = -0.19$), тогда как во втором поколении такая связь весьма значительна ($R = 0.83$, $P > 0.99$) (при расчетах корреляций использовали значения плотности яиц и показатели смертности, выраженные эффектами К). Иными словами, именно во втором поколении численность

кукурузного мотылька регулируется зависимыми от плотности факторами, тогда как в первом поколении регуляции не обнаруживается.

Следовательно, из представленных выше данных можно сделать вывод о том, что во время развития второго поколения обычно происходят регулируемые снижения численности фитофага, тогда как в период развития первого поколения имеют место нерегулируемые колебания, в т.ч. переходы вредителя в стадию вспышки и в стадию депрессии численности. Впрочем, вполне вероятно, что регуляция численности популяции осуществляется и в первом поколении, только со значительным временным лагом в несколько лет. Детальный анализ такой регуляции требует гораздо более длинного ряда лет наблюдений, чем мы имеем в настоящее время. В любом случае, специфика динамики численности насекомых первого и второго поколений существует и она легко объяснима.

Обычно численность насекомых второго поколения гораздо выше, чем первого, а продолжительность жизни насекомых (с июля по май) почти в 3 раза дольше, чем особей первого поколения (май-август), что создает более благоприятные условия для деятельности естественных врагов. Поскольку установ-

лено, что вредоносность насекомых первого поколения существенно выше, чем второго (Шапиро и др., 1979; Остроухов,

1984), идентификация факторов, способных вызвать депрессию вредителя в этот период, представляется крайне важной.

Таблица 2. Показатели плотности яиц, яйцекладущих самок, смертность и эффекты К за генерацию в период развития 1 и 2 поколений кукурузного мотылька (1994-2003)

Годы	Первое поколение				Второе поколение			
	Плотность		Сумма К за поколение	Смертность за генерацию, %	Плотность		Сумма К за поколение	Смертность за генерацию, %
тыс. яиц на м ²	яйцекладущих самок на м ²	тыс. яиц на м ²			яйцекладущих самок на м ²			
1994	2.3	57.5	2.60	99.75	12.9	35.3	2.56	99.73
1995	6.9	54.7	2.10	99.21	12.3	57.6	2.33	99.53
1996	13.0	619.4	1.32	95.22	139.4	484.3	2.46	99.65
1997	109.	849.7	2.11	99.22	191.2	254.3	2.88	99.87
1998	57.2	759.1	1.88	98.67	170.8	121.3	3.15	99.93
1999	27.3	564.1	1.68	97.93	126.9	136.8	2.97	99.89
2000	30.8	1732.3	1.25	94.37	389.8	203.5	3.28	99.95
2001	45.8	453.8	2.00	99.01	102.1	384.9	2.42	99.62
2002	86.7	1436.2	1.31	98.34	323.1	58.6	3.74	99.98
2003	13.2	23.0	2.76	99.83	5.2	?	?	?
\bar{x}	44.4	725.2	1.90	97.97	163.2	193.0	2.87	99.79
Max	109.0	1732.3	2.76	99.83	389.8	484.3	3.74	99.98
Min	6.9	23.0	1.25	94.37	5.2	10.6	2.33	99.53

С помощью К-факторного анализа ранее было показано, что причиной депрессии кукурузного мотылька в 1994-1995 гг. была высокая смертность гусениц от заражения браконидом *Habrobracon hebetor* (Say) (Frolov et al., 1995, 1999). Что касается причин перехода популяции кукурузного мотылька в состояние депрессии в 2003 г., то они имеют более сложный характер. В таблице 3 приведены значения эффектов К за учетные периоды развития первого и второго поколений в 1994-2003 гг., их среднесезонные, максимальные и минимальные оценки.

Совершенно очевидно, что снижение численности насекомых в первом поколении 2003 г. обусловлено в первую очередь двумя обстоятельствами: резким снижением реализованной плодовитости самок перезимовавшего поколения, то есть второго поколения 2002 г. (значение К для ГА= 1.39) и высоким уровнем гибели яиц первого поколения 2003 г. (значение К для ОМ= 0.80). Кроме того, на снижение численности определенное влияние оказала повышенная гибель гусениц 1-го возраста того же поколения (значение К для L_1 =

1.36).

Резкое снижение количества отложенных яиц самками перезимовавшего (второго поколения 2002 г.) весной 2003 г. можно объяснить существенной (примерно на 2 недели) задержкой в развитии растений в первой половине вегетации (то есть до цветения), которая произошла несмотря на то, что посев был проведен в оптимальные сроки (завершен к 1 мая).

По всей видимости, задержка в развитии была обусловлена малым количеством осадков, выпавших в мае-июне. Кроме того, прохладная погода первой половины вегетационного периода (особенно в апреле и июне) также способствовала задержке развития растений, и хотя из-за невысоких температур посевы были избавлены от острой почвенной засухи, воздушная засуха все-таки имела место - в мае-июне она составила 35% от полной влагоемкости воздуха. Хорошо известно, что самки перезимовавшего поколения избегают откладывать яйца на слабо развитые растения (Guthrie et al., 1983; Derridj et al., 1989; Spangler et al., 2000). Малое количество осадков в период лёта имаго могло

оказать также и прямое воздействие на яйцекладущую активность самок, поскольку известно, что насекомые в этот

период остро нуждаются в капельно-жидкой влаге (Showers et al., 1976; De Rozari et al., 1977; Webster, Cardé, 1982).

Таблица 3. Значения К за учетные периоды развития насекомых 1 и 2 поколений (1994-2003)

Периоды	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	\bar{x}	Max	Min
<u>Первое поколение</u>													
O	0	0.02	0.10	0.10	0.01	0.01	0.01	0	0.02	0	0.03	0.10	0
OM	0.24	0.15	0.15	0.17	0.36	0.19	0.12	0.09	0.09	0.80	0.24	0.80	0.09
L1	0.88	0.92	0.53	1.21	1.01	1.04	0.66	0.58	0.60	1.36	0.88	1.36	0.53
L2	0.79	0.72	0.26	0.25	0.23	0.19	0.11	0.16	0.15	0.23	0.31	0.79	0.11
P	0.36	0.18	0.07	0.15	0.45	0.27	0.26	0.25	0.25	0.18	0.24	0.45	0.07
A	0.03	-0.01	0.18	0.02	0.07	0.01	0.07	0.11	0.10	0.09	0.07	0.18	-0.01
F	0.17	0.03	0.06	0.19	0	0.09	-0.20	-0.07	-0.09	-0.05	0.01	0.19	-0.20
FA	0.13	0.08	-0.02	0	-0.25	-0.12	0.23	0.89	0.21	0.15	0.13	0.89	-0.25
Σ	2.60	2.10	1.32	2.11	1.88	1.68	1.25	2.00	1.31	2.76	1.90	2.76	1.25
<u>Второе поколение</u>													
O	0.22	0.09	0.01	0.26	0.02	0.04	0.06	0	0.06	0.02	0.08	0.26	0
OM	0.31	0.15	0.19	0.32	0.53	0.44	0.43	0.21	0.39	0.58	0.33	0.53	0.15
L1	0.31	0.19	0.26	0.36	0.53	0.40	0.69	0.53	0.55	0.34	0.42	0.69	0.19
L2	0.33	0.29	0.02	0.11	0.62	0.06	0.08	0.22	0.06	0.04	0.20	0.62	0.02
L3	0.31	0.37	0.22	0.46	0.43	0.49	0.39	0.52	0.40	0.29	0.40	0.52	0.22
L4	0.48	0.21	0.57	0.11	0.18	0.33	0.49	0.15	0.23	*	0.31	0.57	0.11
L5	0.04	0.19	0.57	0.38	0.40	0.23	0.48	0.34	0.20		0.32	0.57	0.04
P	0.05	0.04	0.52	0.39	0.17	0.40	0.10	0.27	0.13		0.23	0.52	0.04
A	0.01	-0.07	0.11	-0.05	-0.06	-0.04	-0.04	-0.03	0		-0.02	0.11	-0.07
F	-0.08	-0.09	-0.04	0.01	-0.02	-0.04	0.15	0.01	0.33		0.02	0.33	-0.09
FA	0.59	0.96	0.02	0.54	0.36	0.66	0.46	0.21	1.39		0.57	1.39	0.02
Σ	2.56	2.33	2.46	2.88	3.15	2.97	3.28	2.42	3.74		2.87	3.74	2.33

*Популяция находилась в стадии зимующей гусеницы.

Задержка в развитии растений до фазы выметывания метелки не могла не способствовать также повышенной смертности гусениц кукурузного мотылька. Хорошо известно, что питание тканями листьев неблагоприятно для гусениц, и чем дольше оно происходит, тем выше их гибель (Guthrie et al., 1960; Guthrie, 1981; Buske, Witkowski, 1985 и др.).

Однако более интересен факт высокой гибели яиц первого поколения 2003 г. Для выяснения природы этого явления обратимся к данным о структуре смертности яиц 1994-2003 гг., представленных в таблице 4. Максимальный уровень смертности вызывался природной популяцией трихограммы, кроме которой иных видов яйцеедов обнаружено не было. Хищники были представлены более многообразно. Судя по характеру повре-

ждений, содержимым яиц питались насекомые как с сосущим, так и с грызущим типом ротового аппарата. В природных условиях питание яйцами было зарегистрировано у краснотелковых клещей, личинок златоглазок, божьих коровок и хищных клопов. Влияние остальных факторов смертности яиц оказалось гораздо меньшим как по средним значениям, так и по вариации между годами. Представленные в таблице 4 и на рисунке 4 материалы наглядно свидетельствуют, что именно трихограмма была ответственна за высокую гибель яиц в 2003 г. Кроме того, из рисунка 4 видно, что высокая зараженность яйцеедом яиц второго поколения наблюдалась во все годы за исключением периода депрессии 1994-1995 гг. и 2001 г. Низкую эффективность трихограммы во время депрессии

логично увязать с невысокой численностью яиц, а в 2001 г., которая скорее всего была вызвана неблагоприятными погодными условиями (высокими температурами и недостаточным увлажнением во второй половине вегетационного пе-

риода). В следующем 2002 г., когда во второй половине лета выпало рекордно высокое количество осадков (в августе - 263 мм), зараженность яиц трихограммой опять достигла весьма высокого уровня (табл. 4).

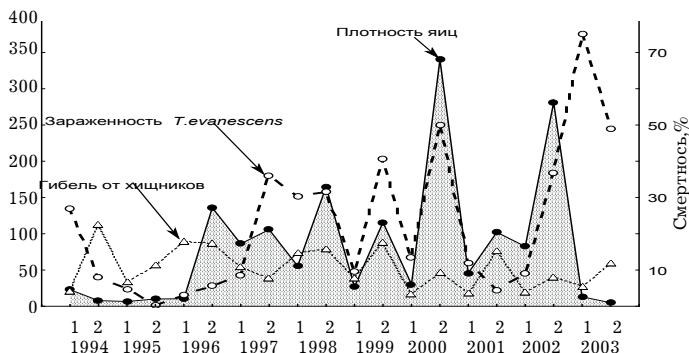


Рис. 4. Динамика плотности яиц кукурузного мотылька (тыс.экз/1000 м²) и их смертности от *T. evanescens* и хищников в ряду последовательных поколений фитофага, 1994-2003

Таблица 4. Структура показателей смертности яиц кукурузного мотылька на кукурузе

Годы	Трихограмма	Хищники	Отпадение кладок	Эмбриональная смертность		Выкашивание растений	Неустановленные причины	Всего
				ранняя	поздняя			
<u>Первое поколение</u>								
1994	26.9	4.2	3.2	2.7	3.6	0.0	1.8	42.3
1995	4.6	6.7	6.6	1.2	6.7	0.0	2.9	28.8
1996	3.0	17.8	6.2	1.0	0.6	0.0	0.8	29.5
1997	8.6	10.8	9.4	0.9	1.4	1.9	0.0	33.1
1998	30.3	14.7	7.1	1.7	1.7	0.0	1.1	56.5
1999	9.6	7.7	6.3	3.1	6.0	0.0	3.2	35.9
2000	13.6	3.3	1.7	1.7	2.4	0.0	0.6	23.3
2001	12.0	3.7	0.8	0.2	2.0	0.0	0.8	19.5
2002	9.0	4.0	4.0	2.0	2.0	0.0	3.0	24.0
2003	75.0	5.4	3.0	1.0	2.0	0.0	0.0	86.4
\bar{x}	19.3	7.8	4.8	1.5	2.9	0.2	1.4	37.9
Max	75.0	17.8	9.4	3.1	6.7	1.9	3.2	86.4
Min	3.0	3.3	0.8	0.2	0.6	0.0	0.0	19.5
<u>Второе поколение</u>								
1994	7.9	22.4	4.1	3.9	12.6	0.0	0.0	50.9
1995	0.2	11.5	10.6	3.9	2.6	0.0	0.0	28.8
1996	5.6	17.4	8.9	0.4	1.7	0.8	0.6	35.4
1997	36.0	7.7	0.5	1.1	5.9	0.5	0.2	52.0
1998	31.5	15.9	5.6	7.8	8.4	0.6	0.4	70.2
1999	40.7	17.7	3.1	1.1	0.3	0.0	0.7	63.6
2000	49.9	9.3	2.0	1.0	0.5	0.0	0.3	63.0
2001	4.3	15.3	4.9	3.7	9.4	0.0	0.1	37.7
2002	36.7	8.0	3.0	2.0	8.0	0.0	2.0	59.7
2003	49.0	12.0	8.0	3.0	2.0	0.0	0.0	74.0
\bar{x}	26.2	13.7	5.1	2.8	5.1	0.2	0.4	53.5
Max	49.9	22.4	10.6	7.8	12.6	0.8	2.0	74.0
Min	0.2	7.7	0.5	0.4	0.3	0.0	0.0	28.8

Исходя из данных многолетних оценок смертности насекомых (табл. 2),

можно рассчитать ожидаемую плотность яйцекладущих самок кукурузного мо-

тылька после перезимовки весной 2004 г. Основываясь на оценках смертности за генерацию, выраженных в %, среднее ожидаемой плотности составит 10.6 особи на 1000 м², минимум - 0.9, а максимум - 24.2 особи на 1000 м².

Результаты учетов на отдельных посевах кукурузы свидетельствуют, что смертность яиц кукурузного мотылька от заражения трихограммой растет с увеличением плотности яиц по крайней мере во втором поколении вредителя в отличие от хищников, эффективность которых в этих условиях падает (рис. 5).

Что касается связи реализации плодовитости самок кукурузного мотылька с

их плотностью, то по крайней мере в 1994-2001 гг. она отсутствовала (рис. 6). Согласно вышеприведенному расчету, ожидаемая плотность яйцекладущих самок весной 2004 г. будет на уровне, не превышающем таковую в первом поколении 2003 г. Иными словами, депрессия 2003 г. может продлиться еще по меньшей мере в течение первой половины 2004 г. Очевидно, что вызвать длящуюся более одного поколения депрессию может только фактор, действующий независимо от плотности, что уже наблюдалось во время депрессии 1994 г. - начала 1996 г. Тогда таким фактором оказался *H. hebetor*, ныне - *T. evanescens*.

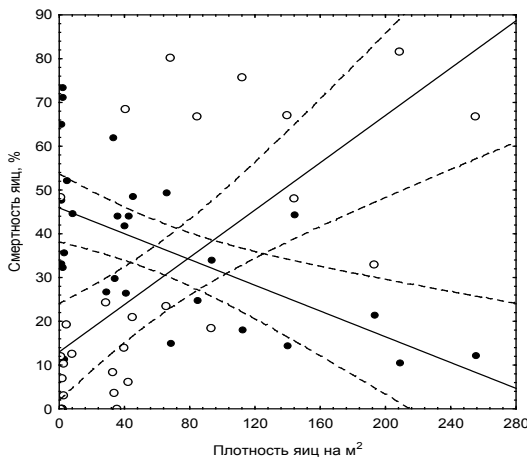


Рис. 5. Связь между плотностью яиц кукурузного мотылька второго поколения и их смертностью от хищников (●) и трихограммы (°) (каждая точка - средняя оценка плотности и смертности яиц на отдельном посеве кукурузы, 1994-2001 гг.)

Хотя неблагоприятные абиотические условия безусловно могут оказывать сильнейшее отрицательное воздействие на развитие популяции кукурузного мотылька, их эффект как правило всего лишь кратковременный, который не приводит к длительной депрессии численности вредителя. Например, в июле-августе 2001 г. сложились крайне неблагоприятные условия в течение всего периода откладки яиц бабочками: из-за сильной жары в сочетании с острым дефицитом

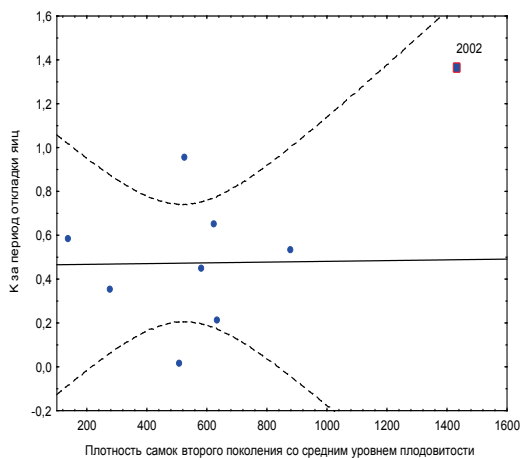


Рис. 6. Связь между расчетной плотностью самок кукурузного мотылька второго поколения с плодовитостью, приведенной к среднему многолетнему уровню, и эффектами К во время откладки яиц в 1994-2002 гг.

влаги даже в ранние утренние часы отсутствовала роса. Однако катастрофическим образом на многолетнем ходе динамики численности фитофага это никак не отразилось (рис. 4), видимо, отчасти еще и потому, что засуха губительно подействовала и на естественных врагов кукурузного мотылька.

Таким образом, периодически возникающие депрессии численности и, соответственно, снижение вредоносности кукурузного мотылька в Краснодарском

крае можно предположительно объяснить массовой гибелью вредителя от того или иного энтомофага. Во всяком случае, согласно личным наблюдениям резкое снижение численности кукурузного мотылька на посевах кукурузы КНИИСХ близ г. Краснодара во второй половине 1975 г. было вызвано не столько чрезвычайно жаркими и засушливыми погодными условиями, сколько очень высоким уровнем смертности гусениц от *H. hebetor*.

Обнаружение самого факта существования периодических депрессий в динамике численности кукурузного мотылька, а также их природы представляют нема-

лый интерес как для прогноза, так и биологического метода защиты растений. К сожалению, пока остаются совершенно неясными пространственно-временные закономерности проявления депрессий, вызванных размножением тех или иных видов энтомофагов. Более точная информация в этом отношении совершенно необходима для многолетнего прогнозирования численности кукурузного мотылька, а также для поиска дополнительных рычагов управления его вредоносностью. Впрочем, сказанное, по-видимому, справедливо и в отношении большинства других вредных видов.

Литература

- Кожанчиков И.В. Экспериментальное исследование влияния влажности на развитие стеблевого (кукурузного) мотылька. /Итоги н.-и. работ ВИЗР за 1936 г., Л., ВИЗР, 1937, с.361-363.
- Остроухов М.А. Вредоносность стеблевого мотылька на кукурузе. /Сб. научн. тр. КНИИСХ, 27, 1984, с.176-182.
- Фролов А.Н. Кукурузный мотылек: факторы, влияющие на динамику численности. /Защита и карантин растений, 1, 1997, с.35-36.
- Фролов А.Н., Букзеева О.Н. Кукурузный мотылек: прогноз развития, методы учета. /Защита и карантин растений, 4, 1997, с.38-39.
- Шапиро И.Д., Переверзев Д.С., Чумаков М.А. Вредоносность стеблевого мотылька на посевах кукурузы в Краснодарском крае. /Бюлл. ВИЗР, 46, 1979, с.45-49.
- Шеголев В.Н. Кукурузный мотылек (*Pyrausta nubilalis* Hb.). Хозяйственное значение. Экология. Системы мероприятий. Л., ВИЗР, 1934, 64 с.
- Barlow C.A. Key factors in the population dynamics of the European corn borer *O. nubilalis* (Hbn.). Proc. 13 Int. Congr. Entomol., M., Наука, 1971, с.472-473.
- Brindley T.A., Dicke F.F. Significant developments in European corn borer research. /Annu. Rev. Entomol., 8, 1963, p.155-176.
- Brindley T.A., Sparks A.N., Showers W.B., Guthrie W.D. Recent research advances on the European corn borer in North America. /Annu. Rev. Entomol., 20, 1975, p.221-240.
- Buske M.C., Witkowski J.F. Leaf feeding resistance and 1st-brood European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hubner (Lepidoptera: Pyralidae), larval mortality. /J. Kans. Entomol. Soc., 58, 3, 1985, p.373-377.
- Chiang H.C., Hodson A.C. Population fluctuations of the European corn borer
- Ostrinia nubilalis* at Waseca, Minnesota, 1948-70. /Environ. Entomol., 1, 1, 1972, p.7-16.
- De Rozari M.B., Showers W.B., Shaw R.H. Environment and the sexual activity of the European corn borer. /Environ. Entomol., 6, 5, 1977, p.657-665.
- Derridj S., Gregoire V., Boutin J.P., Fiala V. Plant growth stages in the interspecific oviposition preference of the European corn borer and relations with chemicals present on the leaf surfaces. /Entomol. exp. et appl., 53, 3, 1989, p.267-276.
- Dyatlova K.D., Frolov A.N. Egg laying and survival of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, on sorghum vs. maize in two-generation zone of Russia. Proc. of the XX Conf. IWGO, Adana (Turkey), 1999, p.80-93.
- Frolov A.N., Chumakov M.A., Dyatlova K.D., Trishkin D.S. Population dynamics factors of the European corn borer in zones of high and low population of the pest: preliminary results of 1994-95. /Proc. 18th Conf. Int. Working Group on the European corn borer, Turda (Romania), 1995, p.27-32.
- Frolov A.N., Dyatlova K.D., Chumakov M.A. Population dynamics of *Ostrinia nubilalis*: specificity in key factors for one and two generation zones of Russia. /Proc. of the XX Conf. IWGO, Adana (Turkey), 1999, p.64-79.
- Guthrie W.D. Maize whorl stage resistance to the first four instars of European corn borer larvae (Lepidoptera: Pyralidae). /J. Kans. Entomol. Sci., 54, 4, 1981, p 737-740.
- Guthrie W.D., Barry B.D., Reed G.L. Effect of plant height and the yellow-green gene in maize on leaf feeding by first-generation European corn borers (Lepidoptera: Pyralidae). /J. Econ. Entomol., 76, 4, 1983, p.818-820.
- Guthrie W.D., Dicke F.F., Neiswander C.R. Leaf

and sheath feeding resistance to the European corn borer in eight inbred lines of dent corn. /Ohio Agr. Exp. Sta. Res. Bull., 860, 1960, 387 p.

Haggai P., Rogers D. A new method for the identification of key factors from life-table data. /J. Anim. Ecol., 44, 1, 1975, p.85-114.

Hudon M., LeRoux E.J. Biology and population dynamics of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) with special reference to sweet corn in Québec. III. Population dynamics and spatial distribution. /Phytoprotection, 67, 2, 1986, p.93-115.

Huffaker C., Berryman A., Turchin P. Dynamics and regulation of insect populations. /Ecological Entomology, 2nd Ed., N.Y., 1998, p.269-312.

Manly B.F.J. A review of methods for key factor analysis. /Estimation and analysis of insect populations, Berlin, Springer-Verlag, 1988, p.169-189.

Morris R.F. The interpretation of mortality data in studies on population dynamics. /Can. Entomol., 89, 2, 1957, p.49-69.

Morris R.F. Single-factor analysis in population dynamics. /Ecology, 40, 4, 1959, p.580-588.

Royama T. Evaluation of mortality factors in insect life table analysis. /Ecological Monographs, 51, 4, 1981, p.495-505.

Royama T. A fundamental problem in key factor analysis. /Ecology, 77, 1, 1996, p.87-93.

Showers W.B., Reed G.L., Robinson J.F., De Rozari M.B. Flight and sexual activity of the

European corn borer. /Environ. Entomol., 5, 6, 1976, p.1099-1104.

Spangler S.M., Calvin D.D., Poehling H.M., Borgemeister Ch. Influence of sweet corn growth stages on European corn borer (*Lepidoptera: Crambidae*) oviposition. /Environ. Entomol., 29, 6, 2000, p.1226-1235.

Sparks A.N., Chiang H.C., Triplehorn W.D., Guthrie W.D., Brindley T.A. Some factors influencing populations of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hübner), in the North Central States: resistance of corn, time of planting and weather conditions. Part II. 1958-62. /North Cent. Reg. Res. Publ. 180, Iowa State Univ., Agric. Home Econ. Exp. Sta. Res. Bull., 559, 1967, p.66-103.

Varley G.C., Gradwell G.R. Key factors in population studies. /J. Anim. Ecol., 29, 1960, p.399-401.

Varley G.C., Gradwell G.R. Recent advances in insect population dynamics. /Annu. Rev. Entomol., 15, 1970, p.1-24.

Varley G.C., Gradwell G.R. The use of models and life tables in assessing the role of natural enemies. /Biological Control, N.Y., Plenum Press, 1971, p.93-112.

Webster R.P., Cardé R.T. Influence of relative humidity on calling behaviour of the female European corn borer moth (*Ostrinia nubilalis*). /Entomol. exp. et appl., 32, 2, 1982, p.181-185.

BIOTIC FACTORS SUPPRESSING THE EUROPEAN CORN BORER, *OSTRINIA NUBILALIS*

A.N.Frolov

Life tables of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, were compiled on the basis of scientific surveys made in the crop rotation system of the Kuban Experimental Station, Krasnodar Province, during 1994-2003. Over a period of years average insect densities varied greatly during the 1st generation: from 6.9 to 109.0 eggs per sq.m., from 0.1 to 17.1 larvae per sq.m, and from 0.03 to 6.9 adults per sq. m. Variation in density was also considerable during the 2nd generation: from 5.2 to 389.8 eggs per sq. m., from 0.6 to 46.5 larvae per sq. m., and from 0.1 to 3.1 adults per sq. m. During July of 1994, 1996 the population density of *O. nubilalis* was low but became rather high though fluctuating until the end of 2002. In 2003, the insect population reduced sharply again. The k-factor analysis was used to elucidate the cause of this decline. It reveals that three main factors are responsible for the population drop, namely: 1) significant decline in egg-laying activity by overwintered females (perhaps, due to a delay in growth and development of maize plants); 2) very high level of egg parasitism by *Trichogramma evanescens*, and 3) high death rate of larvae at early stages. The high rate of egg parasitism by *T.evanescens* was considered to be the most important cause of the *O. nubilalis* population decline in 2003. Just as the braconid *Habrobracon hebetor*, *T.evanescens* operates in density-dependent manner and is capable to suppress the *O. nubilalis* population for a few successive generations.