УДК 595.782

НЕСЛУЧАЙНОСТЬ МНОГОЛЕТНИХ КОЛЕБАНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ КУКУРУЗНОГО МОТЫЛЬКА, *OSTRINIA NUBILALIS* (HBN.) (LEPIDOPTERA, CRAMBIDAE), В КРАСНОДАРСКОМ КРАЕ

© 2019 г. А. Н. Фролов*, И. В. Грушевая

Всероссийский НИИ защиты растений РАН
шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург–Пушкин, 196608 Россия
*e-mail: andrei.n.frolov@gmail.com

Поступила в редакцию 31.07.2018 г.
После доработки 4.01.2019 г.
Принята к публикации 4.01.2019 г.

Проведен анализ данных, характеризующих многолетнюю (1994–2017 гг.) динамику численности локальной популяции кукурузного мотылька, бивольтинно развивающейся на посевах кукурузы в восточной части Краснодарского края. Влияние учтенных факторов на динамику численности – сезона, поколения в сезоне и учетной стадии развития (яйца, только что отродившиеся и взрослые (III–V возрастов) гусеницы, куколки, имаго) доказаны на высоком уровне значимости. Временной анализ нормированных отклонений от средних логарифмированных плотностей гусениц III–V возрастов с помощью трехмерного пространства вейвлетов обнаружил достоверную периодичность колебаний численности насекомого. Таким образом, полученные данные кардинальным образом отличаются от классических представлений о случайности динамики численности кукурузного мотылька. Учитывая, что в Краснодарском крае объект исследований развивается на кукурузе уже в течение не менее 100 лет, очевидно здесь выработались механизмы биоценотической регуляции, внесшие существенные коррективы в динамику численности вредителя.

Ключевые слова: кукурузный мотылек, *Ostrinia nubilalis*, динамика численности, Краснодарский край.

DOI: 10.1134/S0367144519010052

Изучение динамики численности насекомых имеет большое теоретическое и прикладное значение (Викторов, 1967). Существуют две точки зрения на эту проблему: приверженцы стохастизма обосновывают ведущую роль внешних, действующих независимо от плотности факторов, а сторонники регуляционизма доказывают, что определяющую роль в динамике численности играют зависимые от плотности факторы (см. обзор: Фролов, 2017). Объективной предпосылкой для разногласий служат существенные различия в экологии изучаемых объектов (Викторов, 1975). В ходе долгих дебатов удалось разработать мощный методологический арсенал для выявления закономерностей динамики численности (Varley et al., 1974; Podoler, Rogers, 1975; Royama,

1977, 1992; Turchin, 1999; Berryman, 1999, и др.). Особую ценность представляют многолетние исследования, особенно 40–60-летние серии наблюдений, что позволяет надежно выявлять устойчивые закономерности (Liebhold, Kamata, 2000; Brook, Bradshaw, 2006).

Оценивая степень изученности динамики численности хозяйственно значимых видов членистоногих, следует отметить, что если в отношении вредителей леса долгосрочные исследования ведутся широким фронтом (Исаев и др., 2001; Кондаков, 2002; Гурьянова, 2006; Лямцев, 2011 и др.), то систематические долговременные наблюдения за динамикой популяций сельскохозяйственных вредителей все еще немногочисленны (Фролов и др., 2017), несмотря на то, что именно в агроценозах нередко наблюдаются интересные процессы формирования новых экологических взаимосвязей (Чернышев, 2012). В связи с этим остается актуальным мнение Г. А. Викторова (1975) о важности работ, посвященных долгосрочному изучению механизмов регуляции численности вредных для сельского хозяйства объектов и их трансформации под действием антропогенных факторов.

Кукурузный мотылек *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) (Lepidoptera: Crambidae) – один из наиболее опасных и широко распространенных вредителей кукурузы. Хотя этому объекту посвящены десятки тысяч публикаций (Brindley, Dicke, 1963; Brindley et al., 1975; Mason et al., 1996; Фролов, 1997а, 1997б; Фролов, Букзеева, 1997; Lassance, 2010), многие особенности жизнедеятельности насекомого все еще остаются слабо изученными (Lassance, 2016; Фролов, Рябчинская, 2018). В полной мере это касается закономерностей динамики численности насекомого, которую изучают с двадцатых годов прошлого века (Щеголев, 1934; Кожанчиков, 1938; Chiang, Hodson, 1959, 1972; Sparks et al., 1967; Barlow, 1971; Hudon, LeRoux, 1986; Фролов, 1997а). По результатам многочисленных, главным образом выполненных в Северной Америке работ, в том числе посвященных анализу таблиц выживаемости кукурузного мотылька, тезис о преобладании случайных факторов в динамике его численности получил самое широкое признание в мировой литературе (Chiang, Hodson, 1972; Hudon, LeRoux, 1986; Onstad, Gould, 1998, и др.). С другой стороны, появляются работы, в которых сообщается и о неслучайности колебаний численности этого насекомого (Ohnesorge, 1989; Бахмут, 2002; Шпанёв, Лаптиев, 2010).

Цель настоящей работы заключается в том, чтобы по результатам периодических учетов численности локальной популяции кукурузного мотылька, осуществляемых на протяжении всего жизненного цикла насекомого, дать ответ на вопрос о том, насколько случайна многолетняя динамика его численности в Краснодарском крае, где этот вредитель издавна имеет серьезное экономическое значение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в 1994–2017 гг. в окрестностях пос. Ботаника Гулькевичского района Краснодарского края, расположенного между городами Армавир и Кропоткин с координатами 45°12′51″ с. ш. и 40°47′41″ в. д. на высоте 65 м над ур. моря. Учетным пространством служила территория научного севооборота Кубанской опытной станции (КОС) Всероссийского НИИ растениеводства (ВИР), в 2015 г. получившей статус филиала Федерального исследовательского центра «Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова», общей площадью 284 га. С 2014 г. учеты численности проводили также на примыкающих к полям

КОС ВИР угодьях Научно-производственного объединения (НПО) «КОС-МАИС» общей площадью 500 га. На данной территории осуществляли ежегодный мониторинг развития насекомого путем осмотра повреждаемых кормовых растений, как культурных, так и дикорастущих видов.

На КОС ВИР и НПО «КОС-МАИС» ежегодно выделяли участки для выращивания товарных, семеноводческих и реже селекционных посевов кукурузы. За полевой сезон учеты численности проводили в среднем на 6 (от 3 до 14) участках общей площадью от 18.4 до 175.0 га. Посевы кукурузы главным образом были представлены районированными и перспективными гибридами разного генетического происхождения и хозяйственного назначения, в том числе селекции НПО «КОС-МАИС», ВНИИ кукурузы, Краснодарского научно-исследовательского института сельского хозяйства, компаний «Пионер», «КВС», «Монсанто», «Евралис» и др. На участках, занятых кукурузой, преобладали гибриды зернового направления, в том числе ультраранние (Кубанские 101 и 102), раннеспелые (Обские 140, 150 и 151, Кубанский 141), среднеранние (Кубанские 170, 246 и 250, Одиссей 230), среднеспелые (Кубанские 320, 330 и 390, Аполлон 350, Машук 250, Краснодарские 377 и 382, Командос, Сигма, ДК 3511, Керберос и др.) и позднеспелые (Кубанские 500 и 601), а также пищевого направления – кукуруза белозерная (Урванская белая, Кубанский пищевой 450, Жемчуг Кубани, Белый тигр), лопающаяся (Калейдоскоп, К 550), сахарная (Кубанский сахарный 210, Биколор, Леденец, Птичье Молоко) и высоколизиновая (Валет). Помимо товарных посевов в пределах учетной территории отдельные участки выделялись под семеноводческие посевы (участки гибридизации), на которых выращивали родительские формы районированных и перспективных гибридов, включая простые гибриды (Астра, Лирика, Клара, Вега и др.) и самоопыленные линии (F2, F5, F7, B73, 346, K611, GK28, K102, K407, K430, K123, K395 и др.), где также проводили периодические учеты численности кукурузного мотылька. Динамика ассортимента возделываемых генотипов кукурузы, связанная с изменениями в Государственном реестре допущенных к использованию селекционных достижений отражала эволюцию популярности тех или иных гибридов у товаропроизводителей кукурузы в регионе.

Помимо посевов кукурузы наблюдения за динамикой численности кукурузного мотылька в 1994–2004 гг. проводили также на посевах сорго. Поскольку учеты были сопряжены со вскрытием растений, их выполняли лишь на товарных и семеноводческих посевах, а также на обсеве участка, где выращивали коллекционный и/или селекционный материал. В основном учеты осуществляли на растительном материале зернового, сахарного и кормового, реже технического назначения, в том числе на образцах Кубанское красное 1677, Ефремовское 2, Янтарь Кубанский, СЛВ, А 83, Краснопленчатая 16/11, Кубанская 183, Кубанское веничное, Янтарь красный 271. Ежегодное количество учетных участков под сорго колебалось в пределах от 0 до 4 (в среднем 1.5) общей площадью от 0.02 до 26.5 га.

На учетных посевах применяли все агротехнические приемы, принятые в Восточной экономической зоне Краснодарского края (обработка почвы, посев, внесение гербицидов, 1 или 2 междурядные культивации посевов). Высев семян за редкими исключениями осуществляли в оптимальные сроки. Учитывая специфичность требований к агротехнике, фактически сформированная густота стояния растений на учетных посевах кукурузы варьировала в пределах от 2.8 до 7.8 растений на 1 м^2 при среднем значении 5.2 ± 1.04 ($\bar{x}$ ± SD). По густоте посевы культуры сорго отличались намного бóльшим

разнообразием: в среднем отмечали 25.6 при минимуме 4.0 и максимуме 216 растений на 1 м^2. В этой связи для обеспечения сравнимости оценок заселенности насекомыми разных посевов значения плотности приводили в расчете не на 1 растение, а на 1 м^2 посева.

Учеты насекомых проводили на стадиях яиц, гусениц, куколок и имаго, в связи с чем общее число полевых учетов за сезон составляло 21–23. Учеты перезимовавших насекомых проводили на полях, которые были заняты кукурузой в предыдущем году. На таких участках как минимум дважды (до начала окукливания и по завершении вылета имаго) оценивали плотность и смертность перезимовавших гусениц, куколок и имаго внутри растительных остатков (стеблей, початков и других частей растений, внутри которых могли зимовать гусеницы). Плотности как перезимовавших, так и ушедших на зимовку гусениц определяли путем вскрытия растительных остатков на случайным образом выбранных площадках, размер которых в 1994 г. составлял 0.16, а в 1995–2017 гг. – 0.7–1.0 м^2. Количество площадок на поле варьировало от 20 до 80 в зависимости от их размера и площади поля. Плотности размещения яиц оценивали на фиксированных учетных площадках с 10 растениями (в 1994 г. – 25 растений на площадке); первое и последнее растения на площадке маркировали бумажными этикетками. Количество площадок на поле колебалось от 9 до 25 (в среднем 10) в зависимости от площади посева. Периодический осмотр растений осуществляли во время лёта имаго каждые 3–5 дней, местоположение кладки яиц на растении помечали маркером. В каждой обнаруженной кладке подсчитывали общее число яиц, а также число яиц, из которых отродились гусеницы, и яиц, которые погибли от тех или иных причин (Фролов, Малыш, 2004). Суммой оценок, полученных при периодических учетах, оценивали абсолютную плотность отложенных яиц на делянке. Спустя не менее недели после завершения откладки яиц начинали проводить учеты плотности гусениц на растениях, которые вскрывали на выбранных случайным образом площадках с 5–10 растениями на каждой; количество площадок на посеве кукурузы составляло 15–35 в зависимости от его площади. Сорные растения на учетной площадке также осматривали в поисках гусениц вредителя. Плотность имаго оценивали по числу экзувиев.

Смертность гусениц младших (I и II) возрастов оценивали по разности между плотностью яиц со следами отрождения гусениц (как оценкой первоначальной плотности гусениц I возраста) и плотностью гусениц III–V возрастов, определенной при вскрытии растений по завершении периода откладки яиц. В качестве средних значений плотности яиц, гусениц, куколок, имаго и яйцекладущих самок кукурузного мотылька за сезон использовали средневзвешенные по учетным площадям посевов оценки. В качестве завершающей развитие генерации оценки использовали расчетную плотность яйцекладущих самок в пределах учетной территории (Hudon, LeRoux, 1986), которую получали как частное от деления плотности яиц следующей, т. е. дочерней генерации на 225, что соответствовало среднему уровню плодовитости одной самки (450 яиц) при соотношении полов (1 : 1). Оценка плодовитости была установлена по результатам многолетних подсчетов яиц, отложенных в условиях лабораторного содержания ($\bar{x} \pm SD = 450.3 \pm 139.3$ яйца на 1 самку) за период с 1975 (Фролов, 1978) по 2004 г. (Фролов, 2004). Таким образом, расчетная оценка плотности яйцекладущих самок характеризовала эффективную плотость имаго, нормализованную по плодовитости и соотношению полов.

Таким образом, в анализ динамики численности кукурузного мотылька как первого, так и второго поколений включали оценки плотностей и смертностей насекомых за следующие стадии развития: 1) яиц (O), 2) гусениц I возраста (L1), 3) гусениц III–V возрастов (L2) на растениях, 4) куколок (P) на растениях или внутри растительных остатков, 5) имаго (A) и 6) яйцекладущих самок (FO). В качестве средних значений использовали средневзвешенные по площадям посевов оценки плотностей насекомых. По результатам расчетов составляли таблицы выживаемости, где оценки плотностей пересчитывали на 1000 м^2 посева, что препятствовало появлению отрицательных значений логарифмов при низкой плотности фитофага. Индекс изменения плотности за поколение рассчитывали по Р. 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 объединения рядов логарифмированных плотностей насекомых, характеризующих динамику численностей первой и второй генераций, использовали отклонения от средних, нормированные стандартными отклонениями $SD = \frac{x - \bar{X}}{\sigma_x}$ (Лакин, 1990). Полученный ряд анализировали путем вейвлет–разложения с помощью программы Past (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основным кормовым растением кукурузного мотылька служит кукуруза, но произрастающие внутри посевов этой культуры сорные растения, такие как амброзия полыннолистная *Ambrosia artemisiifolia* L., просо сорное *Panicum miliaceum* subsp. *ruderale* (Kitag.) Tzvel., сорго алеппское *Sorghum halepense* (L.) Pers., дурнишник зобовидный *Xanthium strumarium* L., ежовник обыкновенный *Echinochloa crusgall*i (L.) Beauv., щирица запрокинутая *Amaranthus retroflexus* L., также повреждаются этим насекомым, особенно во время массовых размножений (Фролов, 1992). В 1994–2012 гг. площади под кукурузой в пределах учетной территории варьировали от 31 до 69 га, а в 2013–2017 гг. достигали 300 га. Помимо кукурузы здесь высевались и другие крупностебельные злаки, такие как сорго и культурное просо (Фролов, 1992; Фролов и др., 1995). Так, с 1994 по 2000 г. площади под культурой сорго (зерновое, сахарное, веничное, суданская трава, сорго-суданковые гибриды) на учетной территории достигали 15–26 га (табл. 1), но в последующие годы (2001–2017 гг.) они не превышали 2 га за сезон (в табл. 1 ради экономии места приведены данные по площадям под культурами лишь за 1994–2004 гг.). Повреждаемые также кукурузным мотыльком культурные просовидные растения (просо обыкновенное, ежовник культивируемый, чумиза, могар и пр.), большей частью представлявшие собой высев коллекционного материала ВИР, ежегодно занимали на учетной территории площади от 0.1 до 0.5 га. Кроме того, в годы массовых размножений кукурузного мотылька единичных гусениц этого вида находили также на таких культурных растениях, как озимые пшеница и тритикале, перец овощной, клещевина и подсолнечник. Таким образом, подавляющая часть популяции кукурузного мотылька во время исследований питалась на кукурузе и сорго. На произраставших вне посевов кукурузы и сорго дикой конопле *Cannabis sativa* var. *ruderalis* (Janisch.) S. Z. Liou, дурнишнике зобовидном *Xanthium strumarium* L. и полыни обыкновенной *Artemisia vulgaris* L. развивается внешне весьма сходный с кукурузным мотыльком *Ostrinia scapulalis* Wlk. (Frolov et al., 2007, 2012), численность которого в зоне проведения работ поддерживалась на несравнимо меньшем, чем у *O. nubilalis*, уровне.

Результаты учетов, проведенных в 1994–2004 г., подтверждают ранее установленный факт (Dyatlova, Frolov, 1999), что, хотя самки кукурузного мотылька весьма активно

Таблица 1. Площади участков, занятых кукурузой и сорго на учетной территории (окр. пос. Ботаника Краснодарского края, 1994–2004 гг.)

Год	Посевные площади (га), занятые			Доля кукурузы (%)
	кукурузой	сорго	всего	
1994	47.8	15.1	62.9	76.0
1995	55.0	6.0	61.0	90.2
1996	68.9	11.7	80.6	85.5
1997	50.9	26.5	77.4	65.8
1998	55.2	2.0	57.2	96.5
1999	36.2	5.3	41.5	87.2
2000	58.8	3.5	62.3	94.4
2001	30.8	0	30.8	100.0
2002	64.5	2.0	66.5	97.0
2003	54.4	2.0	56.4	96.4
2004	55.0	1.0	56.0	98.2
Среднее	52.5	6.8	59.3	89.7

откладывают яйца на сорго (особенно во втором поколении), из-за повышенной смертности при питании на этой культуре численность гусениц III–V возрастов в расчете на 1 м^2 посева оказывается на порядок ниже, чем на кукурузе (табл. 2). С учетом того, что посевные площади под сорго в 2005–2017 гг. не превышали 2–3 % от таковых под кукурузой, вклад выкармливавшихся на сорго насекомых в совокупную динамику численности популяции оказывается весьма незначительным, не превышая 1.5 % от общей численности гусениц III–V возрастов на учетной территории (табл. 2); это даже ниже 5%-ного уровня точности, которого мы старались придерживаться при оценках плотности насекомых на посевах кукурузы. Учитывая сказанное, при анализе динамики численности локальной популяции насекомого разумно ограничиться лишь данными о плотности насекомых, питающихся на кукурузе.

Результаты наблюдений 1994–2017 гг. свидетельствуют о широком диапазоне колебаний плотности кукурузного мотылька на кукурузе в пределах учетной территории (табл. 3). При этом сколько-нибудь выраженного линейного тренда, указывающего на повышение или понижение численности насекомого, не выявлено (рис. 1), и можно полагать, что колебания плотности насекомого происходили в условиях, которые на протяжении более или менее длительных промежутков времени оказывались благоприятными для его развития.

Представленная в непреобразованном виде (т. е. в натуральном масштабе) картина колебаний численности насекомого за 24-летний период на первый взгляд производит впечатление хаотической (рис. 1, *А*), однако после представления в логарифмическом масштабе таковой уже не выглядит (рис. 1, *Б*).

По результатам многолетних наблюдений за динамикой численности кукурузного мотылька в штате Миннесота (США) в 1948–1970 гг. С. Чанг и А. Ходсон (Chiang, Hodson, 1959, 1972) пришли выводу о независимости и случайности колебаний численности на всех стадиях жизненного цикла насекомого как в пределах генерации, так и в течение одного сезона или между сезонами. Дальнейший анализ динамики числен-

Таблица 2. Средневзвешенные плотности яиц и гусениц III–V возрастов кукурузного мотылька первого и второго поколений на кукурузе, сорго и суммарно в расчете на 1 м^2 посева кукурузы (окр. пос. Ботаника Краснодарского края, 1994–2004 гг.)

Год	Яйца			Гусеницы III–V возрастов		
	на кукурузе	на сорго	всего	на кукурузе	на сорго	всего
Первое поколение в сезоне						
1994	22.87	0.67	23.08	0.85	0.00	0.85
1995	6.62	2.66	6.91	0.30	0.00	0.30
1996	10.42	15.03	12.97	1.76	0.14	1.78
1997	86.16	43.81	108.97	3.55	0.83	3.98
1998	55.72	46.00	57.22	2.41	0	2.41
1999	26.85	3.00	27.29	1.59	0.09	1.60
2000	30.24	9.30	30.79	5.12	0.50	5.15
2001	45.80	–	45.80	9.76	–	9.76
2002	82.50	134.68	86.68	17.07	0.31	17.08
2003	13.07	3.61	13.20	0.09	0.00	0.09
2004	8.11	5.50	8.21	1.54	0.10	1.54
Среднее	**35.31**	**26.43**	**38.28**	**4.00**	**0.20**	**4.05**
Min	**6.62**	**0.67**	**6.91**	**0.09**	**0.00**	**0.09**
Max	**86.16**	**134.68**	**108.97**	**17.07**	**0.83**	**17.08**
% от суммарной численности	**92.24**	**7.76**	**100.00**	**98.76**	**1.24**	**100.00**
Второе поколение в сезоне						
1994/95	7.79	16.30	12.94	1.87	0.01	1.87
1995/96	10.07	20.57	12.31	3.70	0.34	3.71
1996/97	135.87	20.64	139.37	46.49	2.68	46.94
1997/98	105.76	164.08	191.18	22.26	3.93	24.31
1998/99	164.77	165.60	170.80	14.43	1.19	14.47
1999/2000	115.82	75.74	126.91	16.63	0.65	16.72
2000/01	340.20	832.75	389.77	25.97	0.63	26.00
2001/02	102.11	–	102.11	18.99	–	18.99
2002/03	280.99	1359.42	323.14	31.81	2.80	31.90
2003/04	4.92	6.97	5.18	1.17	0.10	1.17
2004/05	101.42	54.10	102.40	17.59	0.00	17.59
Среднее	**124.52**	**271.62**	**143.28**	**18.26**	**1.23**	**18.52**
Min	**4.92**	**6.97**	**5.18**	**1.17**	**0.00**	**1.17**
Max	**340.20**	**1359.42**	**389.77**	**46.49**	**3.93**	**46.94**
Доля от суммарной численности (%)	**86.91**	**13.09**	**100.00**	**98.60**	**1.40**	**100.00**

ности кукурузного мотылька в Краснодарском крае был посвящен выяснению случайного или неслучайного характера ее колебаний.

Прежде всего, дисперсионный анализ доказывает очень высокую статистическую достоверность влияния учтенных факторов – сезона, поколения (первого или второго в сезоне) и стадии развития насекомого во время проведения учетов плотности (раз-

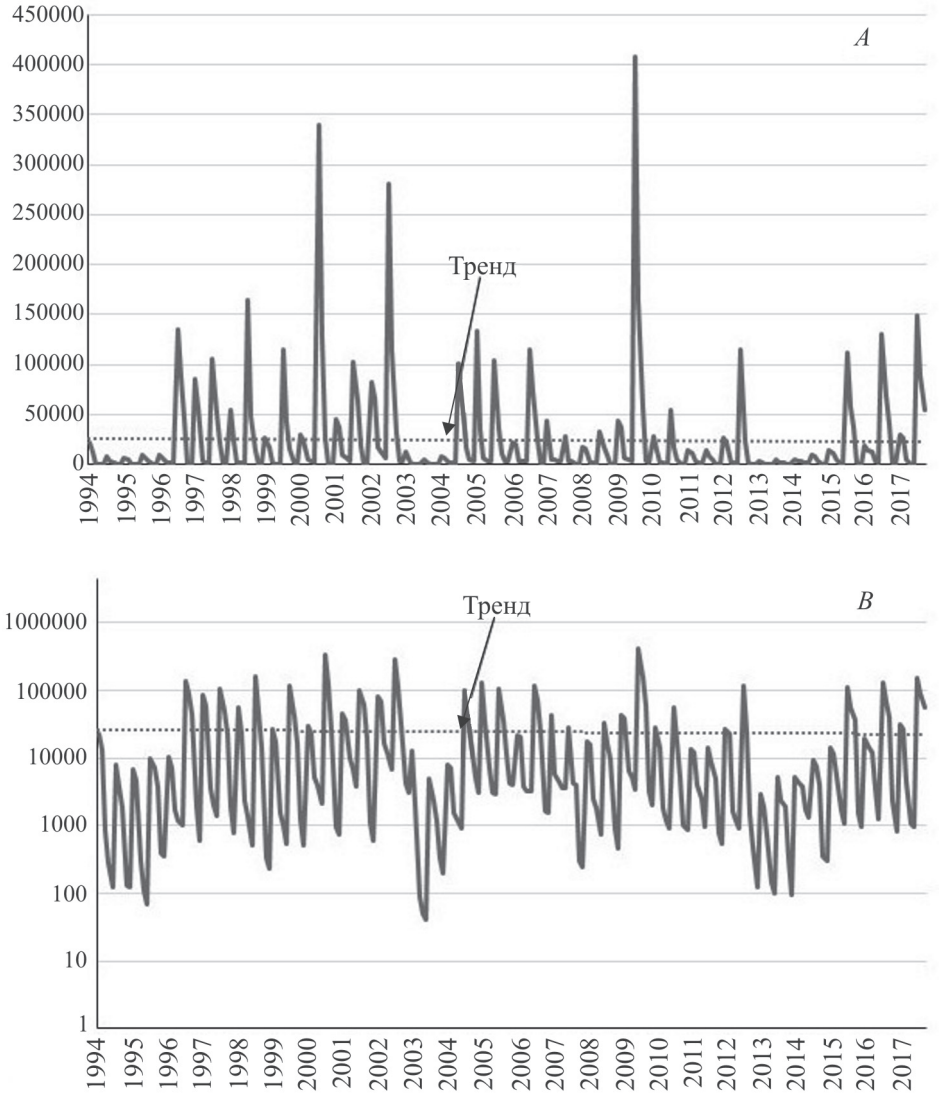

Рис. 1. Динамика плотности локальной популяции кукурузного мотылька на кукурузе на стадиях развития от яйца до яйцекладущих самок (окр. пос. Ботаника Краснодарского края, 1994–2017 гг.).

По горизонтальной оси – годы наблюдений. *По вертикальной оси* – плотность насекомых на определенной площади в натуральном (*А*) и в логарифмическом (по основанию 10) (*Б*) масштабе.

витие яиц, недавно отродившихся гусениц и гусениц III–V возрастов, куколок, имаго и яйцекладущих самок) – на динамику численности насекомого (табл. 4).

Далее, корреляционный анализ свидетельствует о высоко достоверных связях между плотностями насекомого на разных учетных стадиях (яйца, гусеницы I и III–V возрастов, куколки, имаго и яйцекладущие самки) в пределах генерации (табл. 5). Хотя сила связи закономерно снижается по мере развития генерации (максимально коррелируют

Таблица 3. Статистические показатели оценок плотностей развивающейся на кукурузе части популяции кукурузного мотылька (в расчете на 1 м^2) в учетных стадиях* во время развития первых и вторых генераций в сезоне (окр. пос. Ботаника Краснодарского края, 1994–2017 гг.)

Учетная стадия	Число лет наблюдений	Среднее	Min	Max	Стандартное отклонение (SD)
Первые поколения в сезоне					
O	24	32.81	2.87	133.60	30.70
L1	24	20.14	1.94	67.35	16.81
L2	24	4.24	0.09	17.07	4.00
P	24	2.52	0.05	12.22	2.66
A	24	1.62	0.04	6.90	1.62
FO	24	0.55	0.02	1.82	0.50
Вторые поколения в сезоне					
O	23	108.77	4.92	408.45	107.22
L1	23	47.02	2.32	163.20	43.77
L2	23	17.56	1.17	57.77	16.13
P	23	1.52	0.13	5.11	1.41
A	23	0.97	0.10	4.11	1.08
FO	23	0.17	0.01	0.59	0.15

Примечание. * Обозначения учетных стадий см. на стр. [53].

Таблица 4. Дисперсионный анализ влияния учтенных факторов – учетной стадии*, поколения в сезоне (первая и вторая генерации) и года наблюдений на плотность кукурузного мотылька (окр. пос. Ботаника Краснодарского края, 1994–2017 гг.)

Источник варьирования	Сумма квадратов (SS)	Степени свободы (df)	Средний квадрат (MS)	Критерий Фишера (F)	p_α
Общее	255.657	275	0.930		
Стадия развития	177.316	5	35.463	292.65	0.000
Поколение в сезоне	0.490	1	0.490	4.05	0.037
Год	47.920	22	2.178	17.97	0.000
Остаток	29.931	247	0.121		

Примечание. * Обозначения учетных стадий см. на стр. [53].

между собой плотности насекомых, оцененные за смежные учетные стадии), между плотностями яиц и яйцекладущих самок внутри генерации статистически достоверность связи ($p_\alpha < 0.05$) сохраняется (табл. 5).

Более того, достоверная связь выявляется даже между плотностями насекомых в аналогичные, отстоящие друг от друга на целое поколение, учетные стадии во время развития насекомых первой и второй генераций в одного сезона (табл. 6).

Безусловно, динамика смертности у насекомых в первом и втором поколениях существенно различается (табл. 7), поскольку продолжительность жизни особей второй генерации (с июля по май) почти в 3 раза дольше, чем особей первого поколения (с мая по август), и в отличие от гусениц первой генерации гусеницы второй попадают под действие дополнительных факторов смертности, действующих при уборке урожая,

Таблица 5. Матрица корреляций логарифмированных плотностей насекомых на учетных стадиях развития кукурузного мотылька в пределах одного поколения (объединенная совокупность данных по первым и вторым генерациях насекомого в сезоне). Статистически достоверные значения ($p_\alpha < 0.05$) подчеркнуты (окр. пос. Ботаника Краснодарского края, 1994–2017 гг.)

Учетная стадия	Среднее	Стандартные отклонения (SD)	Коэффициенты корреляции					
			O	L1	L2	P	A	FO
O	4.55	0.54	1.00	0.92	0.75	0.50	0.46	0.31
L1	4.27	0.51	0.92	1.00	0.81	0.64	0.59	0.51
L2	3.71	0.59	0.75	0.81	1.00	0.66	0.60	0.35
P	3.07	0.51	0.50	0.64	0.66	1.00	0.95	0.70
A	2.86	0.52	0.46	0.59	0.60	0.95	1.00	0.69
FO	2.28	0.54	0.31	0.51	0.35	0.70	0.69	1.00

П р и м е ч а н и е. * Обозначения учетных стадий см. на стр. [53].

Таблица 6. Корреляции логарифмов плотностей разных учетных стадий первых и вторых генераций кукурузного мотылька в сезоне **(**все значения статистически достоверны ($p_\alpha < 0.05$)**)** (окр. пос. Ботаника Краснодарского края, 1994–2017 гг.)

	Учетные стадии					
	O	L1	L2	P	A	FO
Коэффициент корреляции	0.61	0.74	0.68	0.59	0.65	0.55

П р и м е ч а н и е. * Обозначения учетных стадий см. на стр. [53].

Таблица 7. Динамика смертности (%) кукурузного мотылька на разных учетных стадиях первых и вторых генераций (окр. пос. Ботаника Краснодарского края, 1994–2017 гг.)

Стадия развития	Число лет наблюдений	Смертность, %			
		средняя	min	max	стандартное отклонение (SD)
Первые поколения в сезоне					
O	24	31.71	7.82	86.69	22.93
L1	24	73.44	8.68	95.69	24.44
L2	24	41.81	11.42	80.18	20.42
P	24	33.79	1.52	65.83	19.47
A	24	52.63	–49.02	96.87	33.48
Вторые поколения в сезоне					
O	23	53.10	20.08	85.44	15.99
L1	23	55.04	4.82	93.87	20.09
L2	23	87.25	62.52	97.71	10.23
P	23	36.36	0.63	75.00	23.00
A	23	73.96	18.64	98.03	18.99

П р и м е ч а н и е. * Обозначения учетных стадий см. на стр. [53].

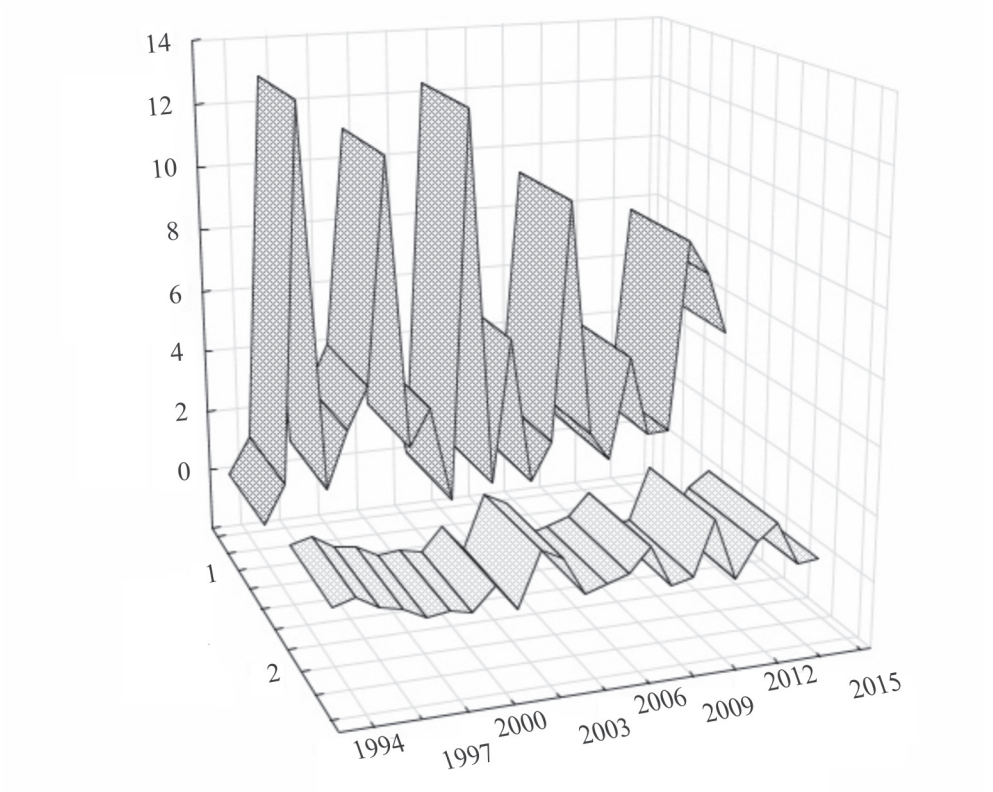

Рис. 2. Динамика индекса изменения плотности (I) кукурузного мотылька на учетной территории в рядах его первых и вторых генераций в сезоне (окр. пос. Ботаника Краснодарского края, 1994–2017 гг.).

По оси X – годы наблюдений, *по оси Y* – генерации, *по оси Z* – индекс изменения плотности.

при осенних и весенних обработках почвы и во время зимовки. Соответственно, если в первых поколениях плотность яиц и питающихся на растениях гусениц, как правило, существенно ниже, чем во вторых поколениях, то плотность куколок, имаго и яйцекладущих самок значительно выше (см. табл. 3).

Как уже отмечалось (Фролов, 2006), характер колебаний плотности мотылька в первом и втором поколениях существенно различается и тем, что резкие подъемы и спады его численности наблюдаются именно во время развития первых поколений в сезоне, но не вторых, когда каких-либо значительных изменений численности не отмечается (см. рис. 2).

Таким образом, неудивительно, что ряды плотностей кукурузного мотылька в аналогичных учетных стадиях развития в первых и вторых поколениях в сезоне существенно различаются средними (4.24 и 19.12) и дисперсиями (4.00 и 17.53) (табл. 8) Поэтому для анализа зависимой от сезона изменчивости плотности кукурузного мотылька необходимо корректно объединить оба ряда данных, характеризующих динамику численности его первых и вторых генераций, в один. Это можно сделать путем преобразования логарифмированных плотностей насекомых в 1994–2017 гг. за одни и те же учетные стадии развития в отклонения от средних значений, нормированных

Таблица 8. Базовые статистические показатели многолетних значений плотностей питающихся на кукурузе гусениц III–V возрастов кукурузного мотылька в первых и вторых поколениях в сезоне (окр. пос. Ботаника Краснодарского края, 1994–2017 гг.).

Показатель	Поколения в сезоне	
	первое	второе
Средние	4.24	19.12
Стандартные отклонения (SD)	4.00	17.53

стандартными отклонениями (рис. 3). Применение теста Манна–Кендалла к вновь созданному ряду плотностей питающихся на кукурузе гусениц III–V возрастов не обнаружило статистически значимого линейного тренда (S = 144, Z = 1.271, p = 0.204).

Временной анализ (time-series analysis) ряда отклонений выполнялся с помощью программы Past путем построения трехмерного пространства вейвлетов, где по горизонтальной оси было отложено время (т. е. порядковый номер генерации насекомого), по вертикальной оси – частота колебаний в логарифмах по основанию 2, а по оси Z – амплитуда гармоники с данной частотой в данный момент времени. На рис. 4 представлены фильтрованные в диапазоне временных шкал (от грубо дисперсных шкал внизу до тонко дисперсных наверху) периодичности колебаний численности мотылька. Достоверные (на 5%-ном уровне) области обведены сплошной линией. Таким об-

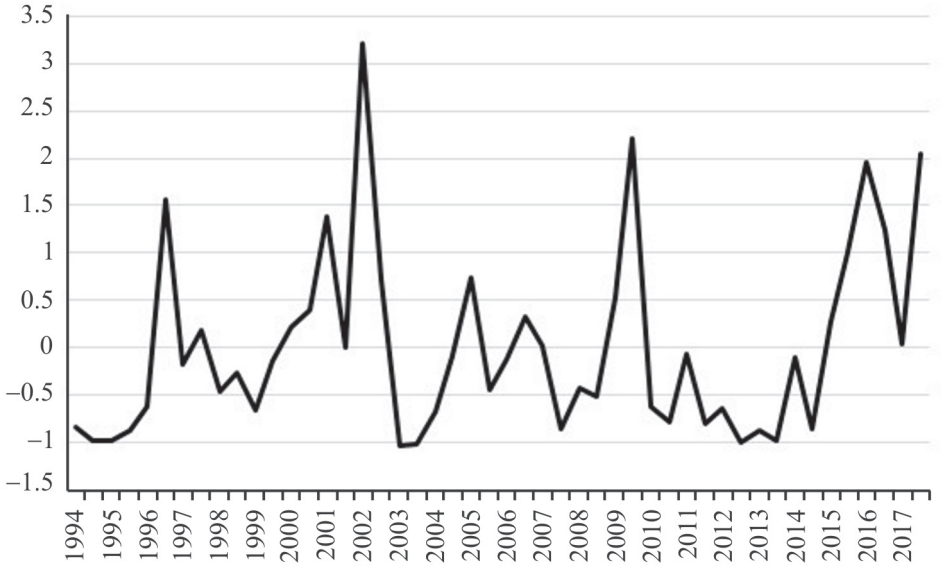

Рис. 3. Отклонения от средних значений плотностей питающихся на кукурузе гусениц III–V возрастов первых и вторых генераций кукурузного мотылька, нормированные стандартными отклонениями (окр. пос. Ботаника Краснодарского края, 1994–2017 гг.)

По горизонтальной оси – годы наблюдений, *по вертикальной оси* – нормированные стандартные отклонения плотностей питающихся на кукурузе гусениц III–V возрастов от средней.

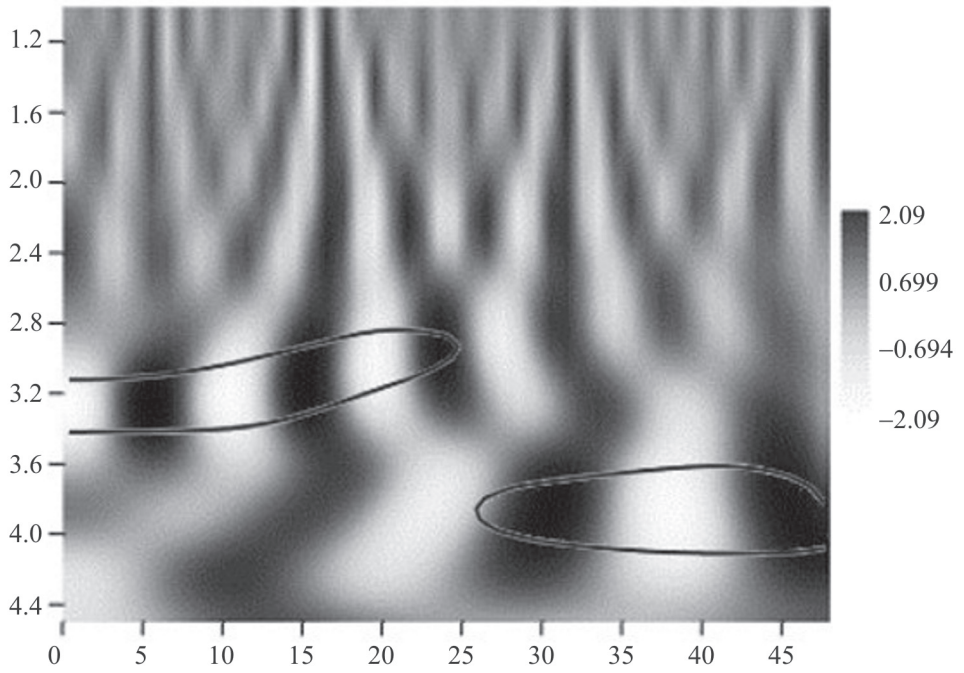

Рис. 4. Диаграмма вейвлетов, характеризующая реальный спектр периодичности нормированных отклонений от средних плотностей питающихся на кукурузе гусениц кукурузного мотылька III–V возрастов в градиенте временных шкал.

Ось X – время (генерации насекомого), *ось Y* – частота колебаний в логарифмах по основанию 2, *ось Z* – амплитуда гармоники с данной частотой в данный момент времени. Белый цвет – 0–25 %, светло-серый – 25–50 %, темно-серый – 50–75 %, серый – 75–100% от максимума коэффициента вейвлета в анализе. Статистически значимые области вейвлетов ($p = 0.05$) обведены.

разом, для построенного временного ряда, характеризующего динамику численности локальной популяции кукурузного мотылька в 1994–2017 гг., обнаружились две статистически достоверных области колебаний численности с периодами, включающими 6–9 и 13–17 поколений (на оси *Y* эти области представлены логарифмированными по основанию 2 значениями), причем эти периодичности явно нестационарны.

Таким образом, представленные выше результаты свидетельствуют о неслучайных, характеризующихся статистически значимой периодичностью колебаниях численности модельной популяции кукурузного мотылька, обитающей в Краснодарском крае. Наблюдаемая здесь картина кардинальным образом отличается от той, что была описана в штате Миннесота в 1948–1970 гг. (Chiang, Hodson, 1959, 1972). Важно отметить, что мониторинг динамики численности вредителя был начат в штате Миннесота спустя считанные годы после проникновения туда вредителя (Chiang, Hodson, 1972). В Краснодарском же крае кукурузный мотылек вредит кукурузе уже на протяжении не менее чем 100 лет (Фролов, 1982), и за это время здесь сформировались мощные механизмы биоценотической регуляции. Так, ранее нами уже сообщалось о фактах де-

прессирующего воздействия на численность кукурузного мотылька таких природных регуляторов, как *Habrobracon hebetor* Say и *Trichogramma evanescens* Westw. (Фролов, 2004). Предмет следующей статьи – детальный анализ таблиц выживаемости, направленный на выявление факторов, индуцирующих периодические колебания численности модельной популяции насекомого.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят за предоставление возможности выполнения полевых работ Н. В. Андрияша, Г. А. Техановича, С. В. Булынцева, Ю. А. Елацкова (КОС ВИР) и В. Г. Гаркушку (НПО «КОС-МАИС»), за помощь в проведении учетов – К. Д. Дятлову, М. А. Чумакова, О. Е. Царегородцеву, Д. С. Тришкина, Д. А. Серапионова и А. Г. Конончук.

Работа выполнена в рамках проекта Госзадания Всероссийского НИИ защиты растений № 0665–2018–0003 при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований,

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бахмут О. О. 2002. Стійкість гібридів і сортозразків кукурудзи до кукурудзяного метелика та багаторічний прогноз його чисельності в Лісостепу України. Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня кандидата сільськогосподарських наук. Киев: Національний аграрний університет, 18 с.

Викторов Г. А. 1967. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. М.: Наука, 271 с.

Викторов Г. А. 1975. Динамика численности животных и управление ею. Зоологический журнал **54** (6): 804–821.

Гурьянова Т. М. 2006. Плодовитость рыжего соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer*) в связи с циклическими волнами его размножения: эффекты инвариантности. Зоологический журнал **85** (9): 1085–1095.

Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г., Недорезов Л. В., Кондаков Ю. П., Киселев В. В., Суховольский В. Г. 2001. Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 374 с.

Кожанчиков И. В. 1938. Географическое распространение и физиологические признаки *Pyrausta nubilalis* Hbn. Зоологический журнал **17** (2): 246–259.

Кондаков Ю. П. 2002. Массовые размножения сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края. В кн.: Энтомологические исследования в Сибири. Ч. 2. Сборник научных трудов Красноярского филиала Сибирского отделения Русского энтомологического общества. Красноярск, с. 25–74.

Лакин Г. Ф. 1990. Биометрия. Учебное пособие для биол. спец. вузов, 4-е издание, переработанное и дополненное. М.: Высшая школа, 352 с.

Лямцев Н. И. 2011. Многолетняя динамика численности зеленой дубовой листовертки в Европейской России. Лесоведение **6:** 79–85.

Фролов А. Н. 1978. Плодовитость кукурузной и конопляной форм стеблевого мотылька (*Ostrinia nubilalis* Hbn.). 2 Всесоюзная конференция молодых ученых по проблемам кукурузы: Тезисы докладов. Днепропетровск: ВНИИ кукурузы, 1978. Днепропетровск, с. 135–137.

Фролов А. Н. 1982. К истории вредной деятельности кукурузного мотылька на кукурузе в СССР. Бюллетень ВИЗР **52:** 15–20.

Фролов А. Н. 1992. Изменчивость кукурузного мотылька и устойчивость к нему кукурузы. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.: ВИЗР, 780 с.

Фролов А. Н. 1997а. Кукурузный мотылек: система мероприятий и их эффективность. Защита и карантин растений **6:** 32–33.

Фролов А. Н. 1997б. Кукурузный мотылек: факторы, влияющие на динамику численности. Защита и карантин растений **1:** 35–36.

Фролов А. Н. 2004. Биотические факторы депрессии кукурузного мотылька. Вестник защиты растений **2:** 37–47.

Фролов А. Н. 2006. Динамика численности кукурузного мотылька и ее прогноз. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический **111** (1): 10–14.

Фролов А. Н. 2017. Динамика численности и прогноз массовых размножений вредных насекомых: исторический экскурс и пути развития. Аналитический обзор. Вестник защиты растений **4** (94): 5–21.

Фролов А. Н., Букзеева О. Н. 1997. Кукурузный мотылек: прогноз развития, методы учета. Защита и карантин растений **4:** 38–39.

Фролов А. Н., Грушевая И. В., Малыш Ю. М., Токарев Ю. С., Афонин А. Н. 2017. Закономерности многолетней динамики численности вредных насекомых в агроценозах. В кн.: XV Съезд Русского энтомологического общества. Материалы съезда. Новосибирск, 31 июля – 07 августа 2017 г. Новосибирск: «Издательство Гарамонд», с. 503–505.

Фролов А. Н., Дятлова К. Д., Андрияш Н. В. 1995. Кукурузный мотылек на сорго в Краснодарском крае. Кукуруза и сорго **2:** 5.

Фролов А. Н., Малыш Ю. М. 2004. Плотность размещения и смертность яиц и гусениц младших возрастов кукурузного мотылька на растениях кукурузы. Вестник защиты растений **1:** 42–55.

Фролов А. Н., Рябчинская Т. А. 2018. К вопросу о причинах низкой аттрактивности синтетических феромонов кукурузного мотылька в новых северных очагах вредоносности насекомого на кукурузе. Вестник защиты растений **1** (95): 1–7.

Чернышев В. Б. 2012. Сельскохозяйственная энтомология (экологические основы): курс лекций. М.: «Издательство Триумф», 232 с.

Шпанев А. М., Лаптиев А. Б. 2010. Популяционная динамика стеблевого мотылька на юго-востоке ЦЧЗ. В кн.: Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики. Материалы XI Международной научно-практической экологической конференции. Белгород: Белгородский государственный университет, с. 197.

Щеголев В. Н. 1934. Кукурузный мотылек (*Pyrausta nubilalis* Hb.). Хозяйственное значение. Экология. Системы мероприятий. Л.: ВИЗР, 64 с.

Barlow C. A. 1971. Key factors in the population dynamics of the European corn borer *O. nubilalis* (Hbn.). In: 13th International Congress of Entomology, Moscow, 1968. M.: Наука, с. 472–473.

Berryman A. A. 1999. Principles of Population Dynamics and their Application. Cheltenham, UK: Stanley Thornes Publ. Ltd., 243 p.

Brindley T. A., Dicke F. F. 1963. Significant developments in European corn borer research. Annual Review of Entomology **8:** 155–176.

Brindley T. A., Sparks A. N., Showers W. B., Guthrie W. D. 1975. Recent research advances on the European corn borer in North America. Annual Review of Entomology **20** (1): 221–239.

Brook B. W., Bradshaw C. J. 2006. Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198 species. Ecology **87** (6): 1445–1451.

Chiang H. C., Hodson A. C. 1959. Population fluctuations of the European corn borer, *Pyrausta nubilalis*, at Waseca, Minnesota, 1948 to 1957. Annals of the Entomological Society of America **52** (6): 710–724.

Chiang H. C., Hodson A. C. 1972. Population fluctuations of the European corn borer *Ostrinia nubilalis* at Waseca, Minnesota, 1948–70. Environmental Entomology **1** (1): 7–16.

Dyatlova K. D., Frolov A. N. 1999. Egg laying and survival of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, on sorghum vs. maize in two-generation zone of Russia. Proceedings of the XX Conference of the International Working Group on *Ostrinia* and Other Maize Pests, Adana (Turkey), 4–10 September 1999, c. 80–93.

Frolov A. N., Audiot P., Bourguet D., Kononchuk A. O., Malysh J. M., Ponsard S., Streiff R., Tokarev Y. S. 2012. “From Russia with lobe”: genetic differentiation in trilobed uncus *Ostrinia* spp. follows food plant, not hairy legs. Heredity **108** (2): 147–156.

Frolov A. N., Bourguet D., Ponsard S. 2007. Reconsidering the taxonomy of several *Ostrinia* species in the light of reproductive isolation: a tale for Ernst Mayr. Biological Journal of the Linnean Society **91** (1): 49–72.

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica **4** (1): 1–9 http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

Hudon M., LeRoux E. J. 1986. 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. Phytoprotection **67** (2): 93–115.

Lassance J.-M. 2010. Journey in the *Ostrinia* world: From pest to model in chemical ecology. Journal of Chemical Ecology **36** (10): 1155–1169.

Lassance J.-M. 2016. The European corn borer *Ostrinia nubilalis*: exotic pest and model system to study pheromone evolution and speciation. In: J. D. Allison, R. T. Carde (eds). Pheromone Communication in Moths: Evolution, Behavior, and Application. Oakland, CA: University of California Press, c. 233–244.

Liebhold A., Kamata N. 2000. Introduction. Are population cycles and spatial synchrony a universal characteristic of forest insect populations? Population Ecology **42** (3): 205–209.

Mason C. E., Rice M. E., Calvin D. D., van Duyn J. W., Showers W. B., Hutchison W. D., Witkowski J. F., Higgins R. A., Onstad D. W., Dively G. P. 1996. European Corn Borer Ecology and Management. North Central Regional Extension Publication Revised, Iowa State University, Ames, IA. N 327, 57 p.

Morris R. F. 1957. The interpretation of mortality data in studies on population dynamics. The Canadian Entomologist **89** (2): 49–69.

Ohnesorge B. 1989. Investigations on the population dynamics of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera, Pyralidae) in south-western Germany. Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica **24** (1–2): 165–168.
Onstad D. W., Gould F. 1998. Modeling the dynamics of adaptation to transgenic maize by European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae). Journal of Economic Entomology **91** (3): 585–593.
Podoler H., Rogers D. 1975. A new method for the identification of key factors from life-table data. Journal of Animal Ecology **44** (1): 85–114.
Royama T. 1977. Population persistence and density dependence. Ecological Monographs **47** (1): 1–35.
Royama T. 1992. Analytical Population Dynamics. Population and Community Biology Series. Vol. 10. London; New York: Chapman & Hall, 371 p.
Sparks A. N., Chiang H. C., Triplehorn W. D., Guthrie W. D., Brindley T. A. 1967. 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. 1958–1962. Research Bulletin of Agriculture and Home Economics Experiment Station, Iowa State University of Science and Technology **36** (559): 66–103.
Turchin P. 1999. Population regulation: a synthetic view. Oikos **84** (1): 153–159.
Varley G. C., Gradwell G. R., Hassell M. P. 1974. Insect Population Ecology: an Analytical Approach. Berkeley: University of California Press, 212 p.

NON-RANDOMNESS OF FLUCTUATIONS IN THE EUROPEAN CORN BORER, *OSTRINIA NUBILALIS* (HBN.) (LEPIDOPTERA, CRAMBIDAE) LONG-TERM POPULATION DYNAMICS IN KRASNODAR TERRITORY

A. N. Frolov, I. V. Grushevaya

Key words: European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, population dynamics, Krasnodar Territory.

SUMMARY

The paper presents results of the analyses of long-term (1994–2017) data characterizing population dynamics of the local bivoltine European corn borer population developing on maize in eastern part of Krasnodar Territory. Effects of the accounting factors on population dynamics, viz. the season, the generation within a season, and the record period (eggs, eclosed and 3rd–5th instar larvae, pupae, adults, and egg-laying females) within a generation are proved on a high statistically significant level. The time analysis of normalized deviations from means of logarithm densities of 3rd–5th instar larvae by means of wavelets revealed significant periodic behaviour of fluctuations in the insect number. Thus, our data radically differ from classical statements on sporadic character of *Ostrinia nubilalis* population dynamics. Considering that the European corn borer develops on maize in Krasnodar Territory during no less than 100 years, the emerged mechanisms of biocenotic control apparently have made significant changes in population dynamics of the pest.