

Биотические факторы депрессии численности кукурузного мотылька

А.Н. Фролов

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

Проведен анализ таблиц выживаемости кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis*, составленных в 1994-2003 гг. по данным периодических учетов численности вредителя в севообороте общей площадью 284 га и насыщенностью посевами кукурузой от 11 (1999 г.) до 24% (1996 г.) и сорго — от 0 (2001 г.) до 9% (1997 г.). За период наблюдений средние значения плотности популяции первого поколения варьировали в широких пределах: яиц — от 6.9 до 109.0 шт/м², гусениц — от 0.1 до 17.1 и имаго — от 0.03 до 6.9 особей/м². Вариация плотности популяции второго поколения оказалась не менее значительной: яиц — от 5.2 до 389.8 шт/м², гусениц — от 0.6 до 46.5 и имаго — от 0.1 до 3.1 особей/м². В 1994 г. – первой половине 1996 г. численность кукурузного мотылька пребывала в стадии депрессии, затем наступил подъем и вплоть до конца 2002 г. плотность популяции сохранялась высокой, хотя и колебалась в весьма широком диапазоне. В 2003 г. численность опять резко упала. Для выяснения причин перехода популяции вредителя в стадию депрессии был проведен k-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 ранних возрастов в первом поколении 2003 г. Наиболее важной причиной признана высокая смертность яиц, вызванная зараженностью яйцеядом *Trichogramma evanescens* Westw. Как и браконид *Habrobracon hebetor* Say (Frolov et al., 1999), *T. evanescens* обнаруживает зависимые от плотности эффекты, способные приводить численность кукурузного мотылька в состояние депрессии, длящейся нескольких последовательных поколений.

ВВЕДЕНИЕ

Кукурузный мотылек *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) (Lepidoptera: Pyralidae) — 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 двадцатых годов прошлого века (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 и др.). 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 полноценным 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).

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. В учётах 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, которая проводила определение видовой принадлежности яйцееда, и ведущему сотруднику В.Б.Митрофанову, который идентифицировал природу смертности гусениц от микробиологических агентов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

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 научного севооборота КОС ВИР. Поля севооборота непосредственно примыкают к п. Ботаника (Гулькевичский район Краснодарского края), расположенному в равнинной восточной степной зоне

Краснодарского края между городами Армавиrom и Кропоткинским с координатами $45^{\circ}18'$ с. ш., $40^{\circ}52'$ в. д. и высотой над уровнем моря 65 м.

На учетных посевах применялись все агротехнические приемы возделывания кукурузы и сорго (обработка почвы, посев, внесение гербицидов, 1-2 культивации), принятые в зоне. Учеты насекомых проводили в период развития всех стадий жизненного цикла: яйца, гусеницы, куколки и имаго. Общее число полевых учётов за сезон составляло 21-23. Плотности размещения 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 кладки яиц маркировали. С помощью ручной лупы ($7\times$) 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 учётах яиц, характеризовала их абсолютную плотность на посевах. Спустя не менее чем через неделю после завершения периода откладки яиц (по первому поколению — начало - середина июля, по второму поколению — середина-конец августа) проводили учёт плотности гусениц на растениях, для чего их вскрывали на рендомизированных площадках. 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. Учёты перезимовавших и ушедших на зимовку гусениц проводили путем вскрытия растительных остатков на рендомизированных площадках площадью $0.7-1.0\text{ м}^2$ (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, как впрочем и численностью насекомых, питающихся на сорных видах растений-хозяев (щирце, курином просе, щетиннике сизом и др.), которая также обычно не превышала 0.1–0.5% от численности насекомых, питающихся на кукурузе (Dyatlova, Frolov, 1999; Frolov et al., 1999). Учитывая сказанное, плотность яиц в учетном пространстве севооборота оценивали по совокупной их численности на обеих культурах — кукурузе и сорго. Для сопоставимости последующих вычислений плотность отложенных на обе культуры яиц вычисляли в расчете на площадь, занятую под кукурузой. Затем плотности и выживаемости насекомых рассчитывали только по насекомым, питающимся кукурузой. Таким образом, в период развития первого поколения учетными периодами служили: 1) яйца на кукурузе и сорго (O), 2) яйца на кукурузе (OM), 3) гусеницы I возраста на кукурузе (L1), 4) гусеницы III-V возрастов на кукурузе (L2), 5) куколки на кукурузе (P), 6) имаго с кукурузы (A), 7) самки (т.е. имаго, нормализованные по соотношению полов 1:1 с кукурузы) (F), 8) самки со средним уровнем плодовитости (т.е. 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 I возраста на кукурузе (L1), 4) гусеницы III-V 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

(среднегодовое значение 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): $I = \frac{N_{t+1}}{N_t}$, 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).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже было сказано выше, учетным пространством для изучения динамики численности кукурузного мотылька служил научный севооборот КОС ВИР общей площадью 284 га, из которых ежегодно кукуруза занимала от 31 до 69 га, а сорго — от 0 до 26.5 га (табл. 1). Надо отметить, что насыщенность посевов кукурузы в этой части Северного Кавказа весьма высока, так что подчас бывает трудно найти занятые под этой культурой участки с пространственной изоляцией более 200 м. Это обстоятельство внушает уверенность, что отслеживаемые нами изменения отражают реальную картину динамики численности фитофага в районе проведения учетов, поскольку априорно поток эмиграции имаго с экспериментального участка не должен превышать поток иммиграции и наоборот. Если бы опытный участок был сильно изолирован от соседних посевов кукурузы, могли возникнуть естественные сомнения в корректности оценки эффекта K для учетного периода FA.

Таблица 1. Площади научного севооборота Кубанской опытной станции ВИР, занятые под кукурузой и сорго в 1994-2003 гг.

| Год | Посевные площади (га), занятые | | Доля кукурузы (%) |
|-----|--------------------------------|---------------|-------------------|
| | кукурузой | сорго в сумме | |

| | | | | |
|------|------|------|------|-------|
| 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 |

За период наблюдений средние значения плотности отложенных яиц менялись в широких пределах: более чем 15-кратные колебания плотности отмечены по первому поколению (от 6.9 до 109.0 яиц/м²) и 75-кратные — по второму (от 5.2 до 390.2 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) (табл. 2). Динамика средних значений плотностей насекомых за все учетные периоды (от О до FO) в ряду последовательных поколений 1994-2003 гг. представлена на рисунке 1.

Таблица 2. Усредненные, максимальные и минимальные значения плотности (в расчете на 1000 м² посева кукурузы) и смертности (эффекты К) за учетные периоды для кукурузного мотылька в 1994-2003 гг.

| Период развития (i) | Плотность живых особей на 1000 м ² , (x _i) | | | К = lg (x _i) – lg (x _{i-1}) | | |
|-------------------------|---|-------------------|------------------|---|-------------------|------------------|
| | X _{СР} | X _{МАКС} | X _{МИН} | X _{СР} | X _{МАКС} | X _{МИН} |
| Первое поколение | | | | | | |
| О | 44411.9 | 108967.0 | 6908.3 | 0.03 | 0.10 | 0.00 |
| ОМ | 40761.6 | 86156.9 | 6617.7 | 0.24 | 0.36 | 0.09 |
| L1 | 27997.8 | 67353.4 | 2090.5 | 0.88 | 1.21 | 0.53 |
| L2 | 4712.4 | 17071.4 | 91.6 | 0.31 | 0.79 | 0.11 |
| P | 3221.6 | 12220.1 | 53.7 | 0.24 | 0.45 | 0.07 |
| A | 1841.8 | 6901.1 | 35.4 | 0.07 | 0.18 | -0.01 |
| F | 1496.4 | 5488.1 | 29.0 | 0.01 | 0.19 | -0.20 |
| FA | 1745.1 | 6808.8 | 32.5 | 0.13 | 0.89 | -0.25 |
| FO | 725.2 | 1732.3 | 23.0 | | | |
| | В сумме за поколение | | | 1.90 | 2.76 | 1.25 |
| Второе поколение | | | | | | |
| О | 147372.9 | 389774.6 | 5175.0 | 0.08 | 0.26 | 0.00 |
| ОМ | 126830.4 | 340199.1 | 4916.0 | 0.35 | 0.58 | 0.15 |
| L1 | 54473.4 | 125791.8 | 1304.0 | 0.42 | 0.69 | 0.19 |
| L2 | 18273.8 | 46490.1 | 595.2 | 0.18 | 0.62 | 0.02 |
| L3 | 14474.3 | 45398.4 | 546.0 | 0.39 | 0.52 | 0.22 |

| | | | | | | |
|----------------------|---------|----------|-------|-------|------|-------|
| L4 | 33269.5 | 279575.0 | 280.0 | 0.31 | 0.57 | 0.11 |
| L5 | 3055.5 | 7239.5 | 144.7 | 0.32 | 0.57 | 0.04 |
| P | 1357.2 | 4132.1 | 131.5 | 0.23 | 0.52 | 0.04 |
| A | 776.0 | 3035.7 | 116.1 | -0.02 | 0.11 | -0.07 |
| F | 804.2 | 3055.8 | 113.1 | 0.02 | 0.33 | -0.09 |
| FA | 619.1 | 1423.2 | 135.8 | 0.57 | 1.39 | 0.02 |
| FO | 193.0 | 484.3 | 35.3 | | | |
| В сумме за поколение | | | | 2.87 | 3.74 | 2.33 |

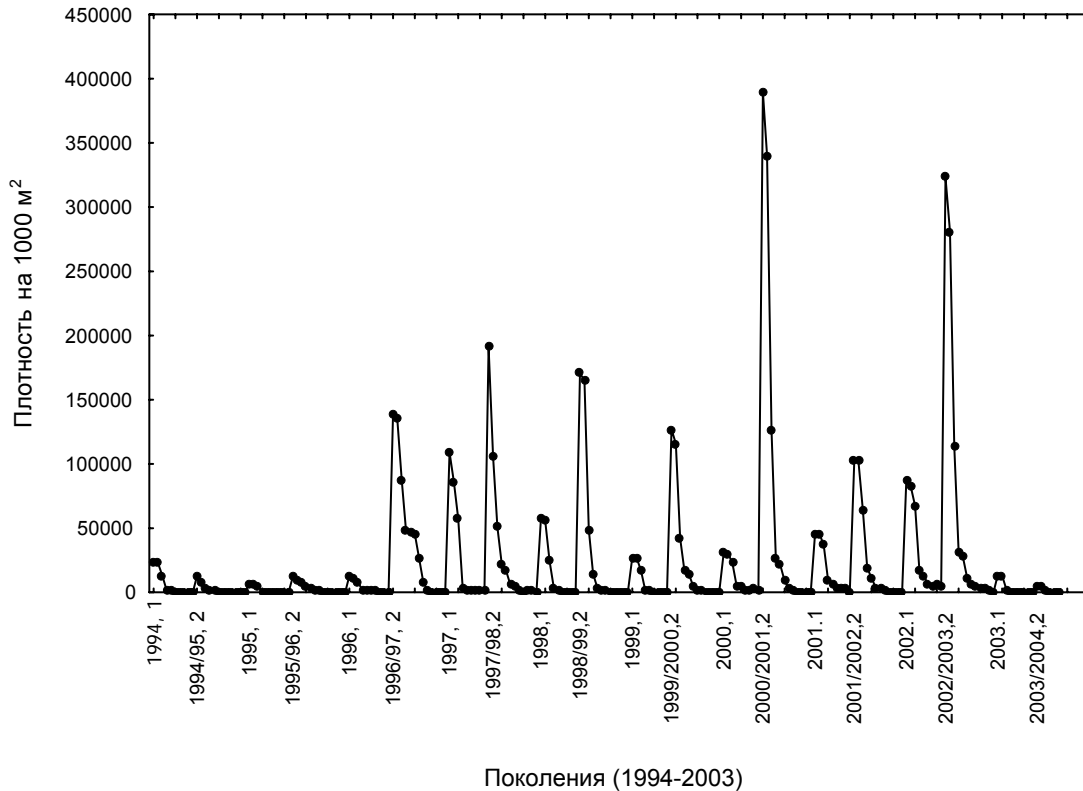


Рис. 1. Динамика плотности кукурузного мотылька по учетным периодам в 1994-2003 гг.

Из рисунка 1 видно, что 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. Описанные изменения численности более наглядно выглядят в логарифмическом масштабе, что демонстрирует рисунок 2, характеризующий изменения плотности гусениц отдельно по поколениям. Легко заметить, что в 2003 г. численность насекомых упала до самого низкого уровня за весь период наблюдений.

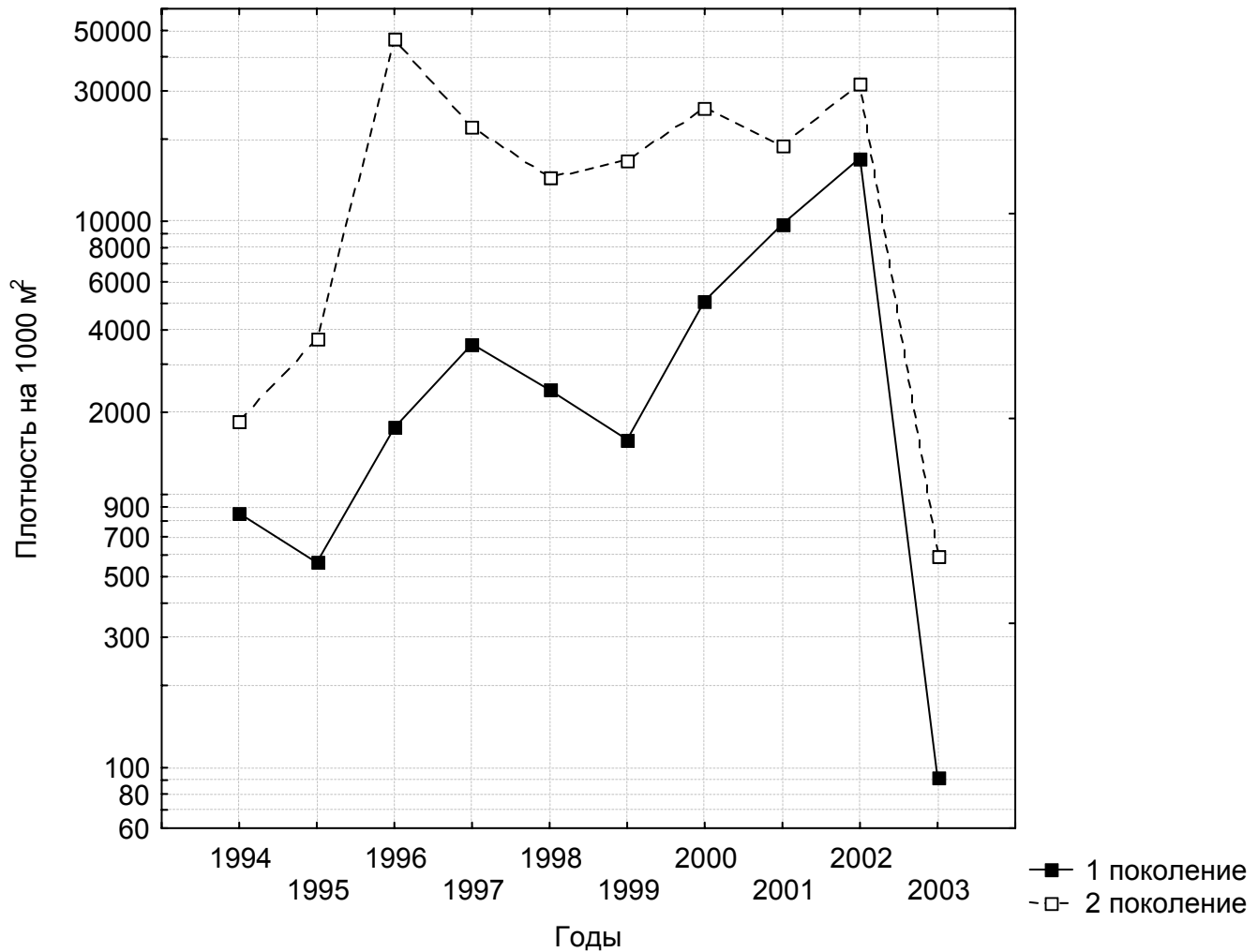


Рис. 2. Динамика средних плотностей гусениц кукурузного мотылька III-V возрастов (L2) в первых и вторых поколениях 1994-2003 гг.

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 по Моррису I (рис. 3). Эти различия высоко достоверны ($t = 2.69$, $p = 0.017$), 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.

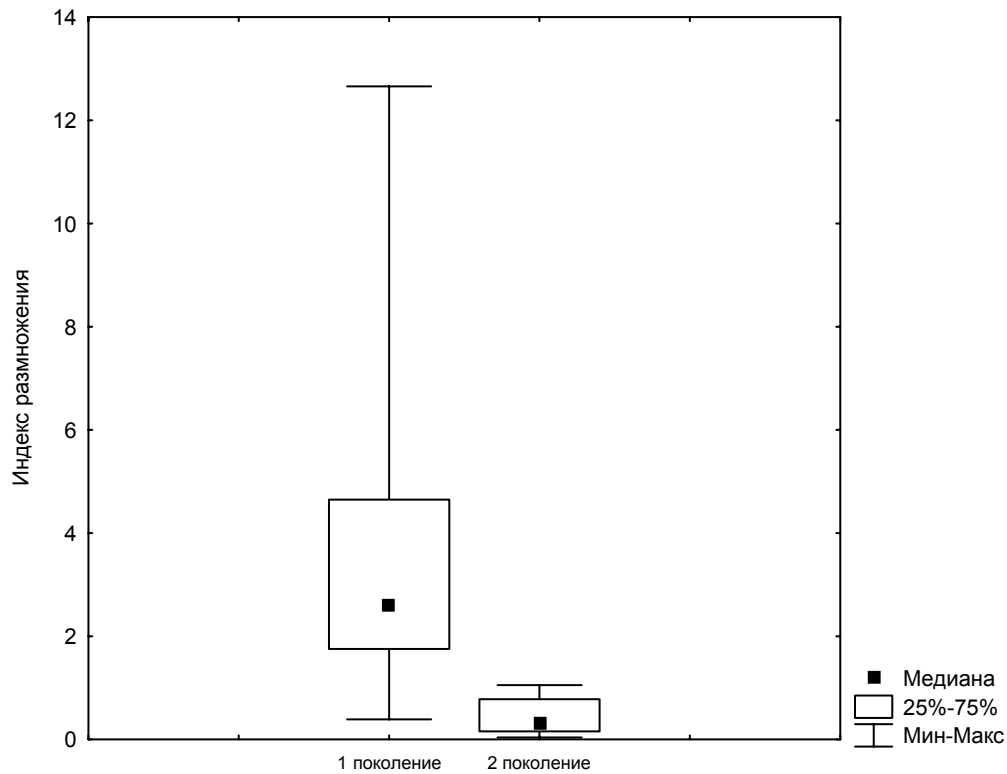


Рис. 3. Диаграмма основных статистик индекса изменения плотности по Моррису (I) в период развития первого и второго поколений кукурузного мотылька.

Зависимость смертности за генерацию от плотности яиц охарактеризована данными, представленными в таблице 3, где приведены оценки средних плотностей яиц первого и второго поколений в 1994-2003 гг. и смертности за генерацию (в том числе смертности, выраженные в логарифмическом масштабе, т.е. суммы эффектов К). Оказывается, что смертность в первом поколении практически не зависит от исходной плотности ($R = -0.19$, $p < 0.95$), тогда как во втором поколении такая связь весьма значительна ($R = 0.83$, $p < 0.005$) (при расчетах корреляций использовали плотности яиц и показатели смертности, выраженные эффектами К). Иными словами, именно во втором поколении численность кукурузного мотылька регулируется зависимыми от плотности факторами, тогда в первом поколении регуляции не обнаруживается.

Таблица 3. Показатели плотности яиц, яйцекладущих самок, смертность и эффекты К за генерацию в период развития первого и второго поколений кукурузного мотылька в 1994-2003 гг.

| Год | Первое поколение | Второе поколение |
|-----|------------------|------------------|
|-----|------------------|------------------|

| | плотности на 1000 м ² | | сумма К за положе- ние | смертность за генерацию, % | плотности на 1000 м ² | | сумма К за положе- ние | смертность за генерацию, % |
|----------|-------------------------------------|----------------------------|------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|----------------------------|------------------------------|-------------------------------------|
| | яиц | яйцекла- душих самок | | | яиц | яйцекла- душих самок | | |
| 1994 | 23081.1 | 57.5 | 2.60 | 99.75 | 12939.0 | 35.3 | 2.56 | 99.73 |
| 1995 | 6908.3 | 54.7 | 2.10 | 99.21 | 12310.7 | 57.6 | 2.33 | 99.53 |
| 1996 | 12969.2 | 619.4 | 1.32 | 95.22 | 139374.8 | 484.3 | 2.46 | 99.65 |
| 1997 | 108967.0 | 849.7 | 2.11 | 99.22 | 191180.7 | 254.3 | 2.88 | 99.87 |
| 1998 | 57223.3 | 759.1 | 1.88 | 98.67 | 170804.2 | 121.3 | 3.15 | 99.93 |
| 1999 | 27288.2 | 564.1 | 1.68 | 97.93 | 126914.1 | 136.8 | 2.97 | 99.89 |
| 2000 | 30791.2 | 1732.3 | 1.25 | 94.37 | 389774.6 | 203.5 | 3.28 | 99.95 |
| 2001 | 45798.1 | 453.8 | 2.00 | 99.01 | 102114.3 | 384.9 | 2.42 | 99.62 |
| 2002 | 86680.5 | 1436.2 | 1.31 | 98.34 | 323141.1 | 58.6 | 3.74 | 99.98 |
| 2003 | 13196.0 | 23.0 | 2.76 | 99.83 | 5175.0 | ? | ? | ? |
| среднее | 44411.9 | 725.2 | 1.90 | 97.97 | 163172.6 | 193.0 | 2.87 | 99.79 |
| максимум | 108967.0 | 1732.3 | 2.76 | 99.83 | 389774.6 | 484.3 | 3.74 | 99.98 |
| минимум | 6908.3 | 23.0 | 1.25 | 94.37 | 5175.0 | 10.6 | 2.33 | 99.53 |

Следовательно, из представленных выше данных (табл. 3 и рис. 3) 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 депрессию 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 установлено, что вредоносность насекомых первого поколения существенно выше, чем второго (например, Шапиро и др., 1979; Остроухов, 1984), идентификация факторов, способных вызвать депрессию вредителя в этот период, представляется крайне важной.

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 4 приведены значения эффектов К за учетные периоды развития первого и второго поколений в 1994-2003 гг., их среднемноголетние,

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, т.е. второго поколения 2002 г. (значение К для FA = 1.39) и высоким уровнем гибели яиц первого поколения 2003 г. (значение К для OM = 0.80). Кроме того, на снижение численности определенное влияние оказала повышенная гибель гусениц I возраста того же поколения (значение К для L1 = 1.36).

Таблица 3. Значения К за учетные периоды развития насекомых первого и второго поколений в 1994-2003 гг.

| Период | Значения К | | | | | | | | | | Среднее | Макс | Мин |
|-------------------------|------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|---------|------|-------|
| | 1994 | 1995 | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2003 | | | |
| Первое поколение | | | | | | | | | | | | | |
| О | 0.00 | 0.02 | 0.10 | 0.10 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.02 | 0.00 | 0.03 | 0.10 | 0.00 |
| 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 | 0.00 | 0.09 | -0.20 | -0.07 | -0.09 | -0.05 | 0.01 | 0.19 | -0.20 |
| FA | 0.13 | 0.08 | -0.02 | 0.00 | -0.25 | -0.12 | 0.23 | 0.89 | 0.21 | 0.15 | 0.13 | 0.89 | -0.25 |
| Сумма | 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 |
| Второе поколение | | | | | | | | | | | | | |
| О | 0.22 | 0.09 | 0.01 | 0.26 | 0.02 | 0.04 | 0.06 | 0.00 | 0.06 | 0.02 | 0.08 | 0.26 | 0.00 |
| 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 | 0.00 | | -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 |
| Сумма | 2.56 | 2.33 | 2.46 | 2.88 | 3.15 | 2.97 | 3.28 | 2.42 | 3.74 | | 2.87 | 3.74 | 2.33 |

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 (т.е. до цветения), которая произошла несмотря на то, что посев был произведен в оптимальные сроки (завершен к 1 мая). По всей видимости, задержка в развитии была обусловлена малым количеством осадков, выпавших в апреле-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 посева были избавлены от острой

почвенной засухи, воздушная засуха все-таки имела место (табл. 4). Хорошо известно, что самки перезимовавшего поколения предпочитают не 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 4. Среднемесячные характеристики метеорологических условий апреля-августа 1994-2003 гг. и их среднемноголетние оценки.

| Год | Месяц | | | | |
|---|------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| | апрель | май | июнь | июль | август |
| Температура воздуха средняя, °С | | | | | |
| 1994 | 13.1 | 15.7 | 18.7 | 22.2 | 21.4 |
| 1995 | 11.1 | 16.9 | 21.9 | 22.2 | 21.5 |
| 1996 | 9.8 | 18.6 | 19.2 | 24.0 | 21.4 |
| 1997 | 10.0 | 17.8 | 20.6 | 21.7 | 21.8 |
| 1998 | 13.1 | 17.2 | 22.8 | 24.5 | 23.3 |
| 1999 | 11.6 | 13.4 | 21.5 | 24.0 | 22.6 |
| 2000 | 14.4 | 14.0 | 19.3 | 24.7 | 23.2 |
| 2001 | 11.8 | 14.9 | 19.9 | 26.0 | 24.6 |
| 2002 | 9.0 | 16.0 | 19.7 | 25.1 | 20.8 |
| 2003 | 8.7 | 19.5 | 19.1 | 22.4 | 22.9 |
| Среднее многолетнее за 1925-2003 гг. | 11.0 | 16.7 | 20.4 | 23.1 | 22.4 |
| Минимум-максимум за 1925-2003 гг. | 7.0 - 15.9 | 13.4 - 20.0 | 17.5 - 24.2 | 20.0 - 27.5 | 18.5 - 26.1 |
| Влажность воздуха относительная (минимальная), % | | | | | |
| 1994 | 45 | 56 | 49 | 38 | 38 |
| 1995 | 55 | 52 | 44 | 42 | 44 |
| 1996 | 49 | 47 | 51 | 45 | 54 |
| 1997 | 50 | 42 | 51 | 53 | 54 |
| 1998 | 45 | 52 | 48 | 38 | 32 |
| 1999 | 48 | 50 | 40 | 43 | 52 |
| 2000 | 50 | 50 | 54 | 44 | 47 |
| 2001 | 56 | 57 | 47 | 33 | 36 |
| 2002 | 46 | 37 | 54 | 39 | 53 |
| 2003 | 43 | 35 | 35 | 45 | 41 |
| Среднее многолетнее за 1925-2003 гг. | 48 | 48 | 48 | 44 | 44 |
| Минимум-максимум за 1925-2003 гг. | 33 - 68 | 29 - 60 | 29 - 64 | 26 - 62 | 29 - 60 |
| Сумма осадков, мм | | | | | |
| 1994 | 25.9 | 70.5 | 27.8 | 29.4 | 6.5 |
| 1995 | 108.5 | 100.2 | 41.8 | 29.1 | 48.1 |
| 1996 | 25.4 | 40.3 | 100.7 | 37.7 | 44.8 |
| 1997 | 64.7 | 18.6 | 63.2 | 84.7 | 43.5 |
| 1998 | 49.0 | 34.5 | 10.4 | 37.6 | 0.3 |
| 1999 | 21.6 | 108.5 | 78.0 | 46.3 | 82.0 |
| 2000 | 56.5 | 98.2 | 91.9 | 10.2 | 89.3 |

| Первое поколение | | | | | | | | |
|-------------------------|------|------|------|-----|------|-----|-----|------|
| 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 |
| среднее | 19.3 | 7.8 | 4.8 | 1.5 | 2.9 | 0.2 | 1.4 | 37.9 |
| максимум | 75.0 | 17.8 | 9.4 | 3.1 | 6.7 | 1.9 | 3.2 | 86.4 |
| минимум | 3.0 | 3.3 | 0.8 | 0.2 | 0.6 | 0.0 | 0.0 | 19.5 |
| Второе поколение | | | | | | | | |
| 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 |
| среднее | 26.2 | 13.7 | 5.1 | 2.8 | 5.1 | 0.2 | 0.4 | 53.5 |
| максимум | 49.9 | 22.4 | 10.6 | 7.8 | 12.6 | 0.8 | 2.0 | 74.0 |
| минимум | 0.2 | 7.7 | 0.5 | 0.4 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 28.8 |

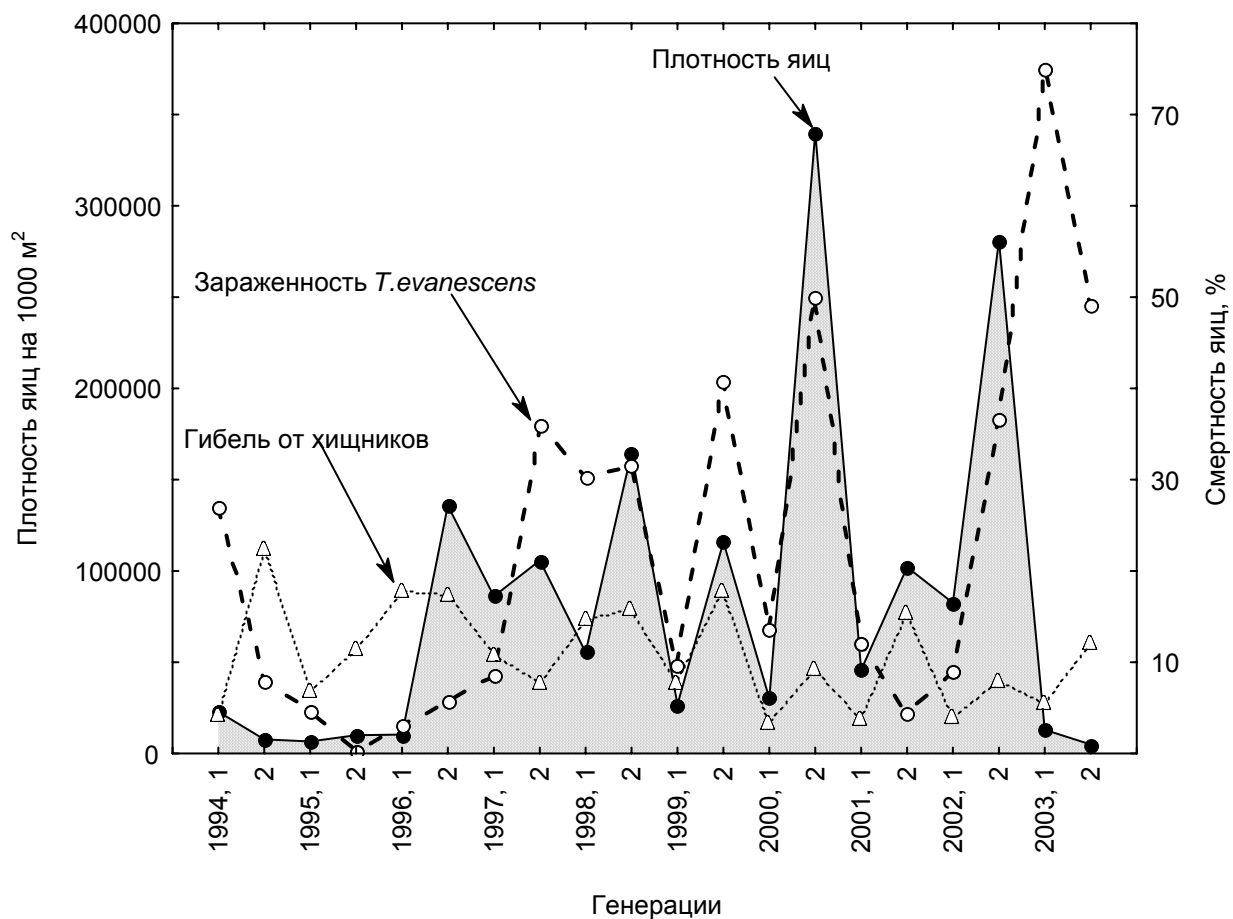


Рис. 4. Динамика плотности яиц кукурузного мотылька и их смертности от *T. evanescens* и хищников в ряду последовательных поколений фитофага 1994-2003 гг..

Исходя из данных многолетних оценок смертности насекомых (табл. 3), можно рассчитать ожидаемую плотность яйцекладущих самок кукурузного мотылька 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*.

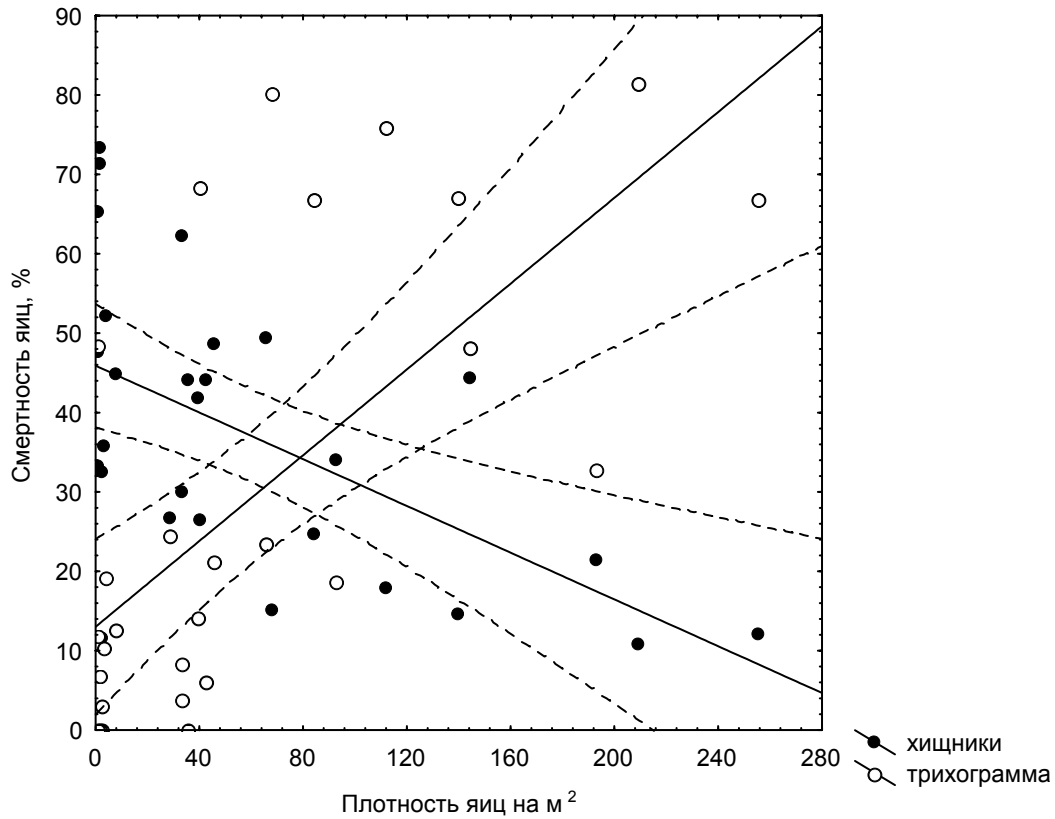


Рис. 5. Связь между плотностью яиц кукурузного мотылька второго поколения и их смертностью от хищников и *T. evanescens* (каждая точка – средняя оценка плотности и смертности яиц на отдельном посеве кукурузы 1994-2001 гг.)

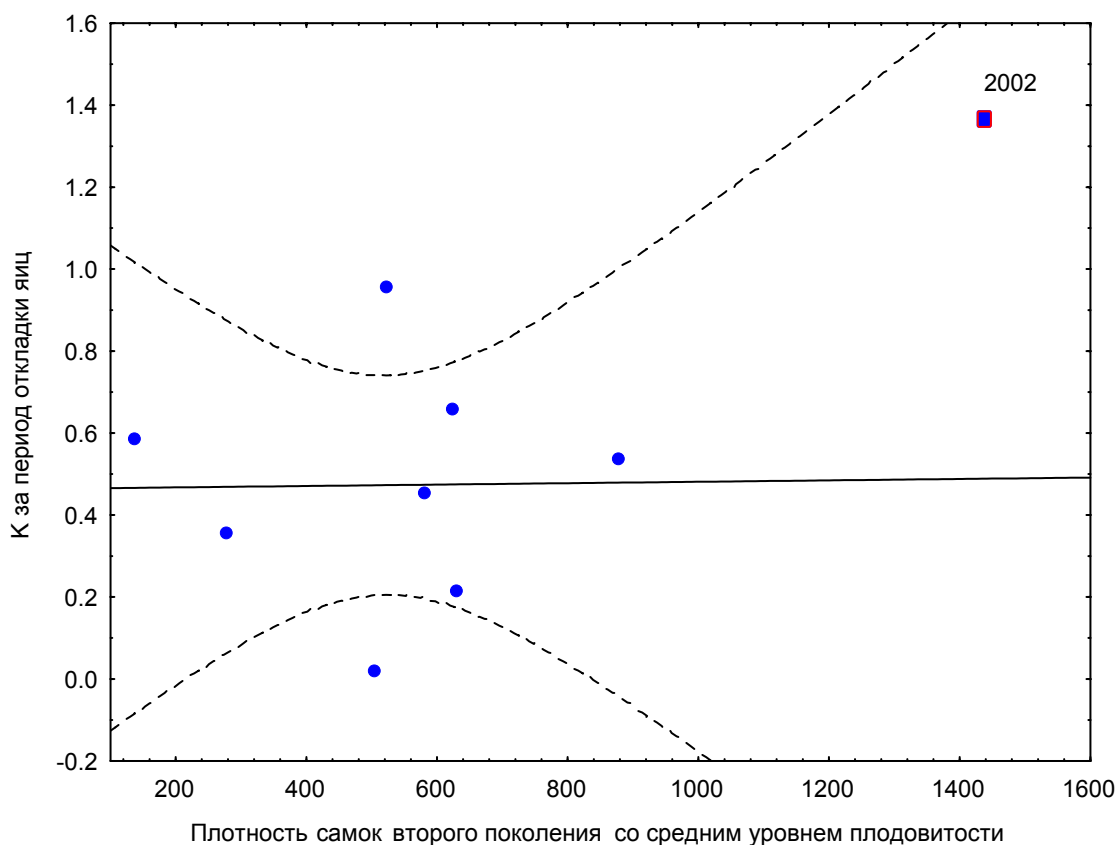


Рис. 6. Связь между расчетной плотностью самок кукурузного мотылька второго поколения с плодовитостью, приведенной к среднемноголетнему уровню, и эффектами К во время откладки яиц в 1994-2002 гг.

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 влаги (табл. 4) даже в ранние утренние часы отсутствовало росообразование. 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, вредоносности кукурузного мотылька в Краснодарском крае заманчиво объяснить массовой гибелью насекомых 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 немалый 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 (Holt et al., 2000).

SUMMARY

Life tables of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, were compiled on the basis of periodic insect counts made aboard scientific crop rotation of the Kuban Experimental Station, Krasnodar area during 1994–2003. Over a period of years average insect densities varied over a wide range 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 number 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 1994 – July, 1996 population density of *O. nubilalis* was low, but after getting up became rather high until the end of 2002 in spite of fluctuations occurred all the time. In 2003 insect population reduced sharply again. In order for understanding of population density reduce in 2003, the k-factor analysis was applied. It reveals that three main factors are responsible for population drop, namely: 1) significant decline of egg-laying activity by overwintered females (perhaps, due to delay of maize plants in growth and development); 2) very high level of egg parasitism by *Trichogramma evanescens*, and 3) promoted death rate for larvae at early ages. The high death rate of eggs caused by *T. evanescens* was considered to be the most important reason for *O. nubilalis* population decline in 2003. Just as braconid *Habrobracon hebetor* Say (Frolov et al., 1999), *T. evanescens* operates in density-dependent manner and capable to made *O. nubilalis* population density depressed for a few successive generations.

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, 1984, 27, с. 176-182.

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

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

Шапиро И.Д., Переверзев Д.С., Чумаков М.А. Вредоносность стеблевого мотылька на посевах кукурузы в Краснодарском крае. Бюлл. ВИЗР, 1979, 46, с. 45-49.

Щеголев 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., М., Наука, 1971, с. 472-473.

Brindley T.A., Dicke F.F. Significant developments in European corn borer research. Annu. Rev. Entomol., 1963, 8, 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., 1975, 20, 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., 1985, 58, 3, 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., 1972, 1, 1, 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., 1977, 6, 5, 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., 1989, 53, 3, 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), 4-10 Sept., 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), 11-16 Sept. 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), 4-10 Sept., 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., 1981, 54, 4, 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., 1983, 76, 4, 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., 1960, 860, 38 p.

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

Holt R.D., Hochberg M.E. Indirect interactions, community modules and biological control: a theoretical perspective. In: Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control. Wajnberg E., Scott J.K., Quimby P.C., eds. London et al., CAB International, 2000, p. 13-37.

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, 1986, 67, 2, p. 93-115.

Huffaker C., Berryman A., Turchin P. Dynamics and regulation of insect populations. In: Ecological entomology, 2nd Ed., Huffaker C.B., Gutierrez A.P., eds. N.Y et al., 1998, p. 269-312.

Manly B.F.J. A review of methods for key factor analysis. In: Estimation and analysis of insect populations. McDonald L., Manly B., J. Lockwood, Logan J., eds. Berlin et al., Springer-Verlag, 1988, p. 169-189.

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

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

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

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

Showers W.B., Reed G.L., Robinson J.F., De Rozari M.B. Flight and sexual activity of the European corn borer. Environ. Entomol., 1976, 5, 6, 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.*, 2000, 29, 6, 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., 1967, 559, p. 66-103.

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

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

Varley G.C., Gradwell G.R. The use of models and life tables in assessing the role of natural enemies. In: *Biological Control.*, Huffaker C.B., ed., 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.*, 1982, 32, 2, p. 181-185.