

Стратегии и тактики освоения жизненного пространства кукурузным мотыльком *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) (Lepidoptera: Crambidae)

А.Н. Фролов

Strategies and tactics of life space exploitation by the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) (Lepidoptera: Crambidae)

A.N. Frolov

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург, Пушкин 196608, Россия. E-mail: entomology@vizr.spb.ru
All-Russian Institute of Plant Protection, Podbelskiy Shosse, 3, St Petersburg, Pushkin 196608, Russia

Резюме. Аналитический обзор современного состояния исследований в области популяционной биологии кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* Hbn. и близких видов рода посвящен особенностям репродуктивного поведения имаго, формализованным в виде эволюционно стабильных стратегий и альтернативных репродуктивных тактик, обеспечивающих популяциям в ареале эффективное использование ресурсов окружающей среды. Стратегии и тактики рассмотрены на уровне как воздействия экологических факторов, способствующих их реализации, так и результатов их реализации. Кроме того, на конкретных примерах показана важность изучения стратегий и тактик, используемых популяциями вредителя, с точки зрения защиты растений. Представленный материал свидетельствует также о необходимости исследования популяционной биологии видов рода *Ostrinia* для совершенствования систематики, поскольку в случае обитающих в Европе популяций *O. scapularis* и *O. nubilalis* мы сталкиваемся со сложно организованной системой репродуктивных отношений, когда в одних случаях действуют стойкие барьеры половой изоляции, а в других поддерживается панмиксия, что обеспечивает сохранение высокого адаптивного потенциала в ареале. В результате насекомые, изменчивые по широкому спектру морфологических, генетических, поведенческих и экологических свойств, образуют целостную популяционную систему сложного таксономического континуума *O. nubilalis* sensu lato, в рамках которого в качестве полувидов выделяются *O. nubilalis* sensu stricto и *O. scapularis*.

Ключевые слова. Насекомые-фитофаги, таксономия, эволюция, расы, поведение, половой феромон, растения-хозяева, кукуруза, мониторинг, борьба с вредителями.

Abstract. An analytical review of the current state of population biology research of the European corn borer *Ostrinia nubilalis* Hbn. and its closest allies in the genus *Ostrinia* is devoted to the peculiarities of adult reproductive behavior, formalized as the evolutionary stable strategies and alternative reproductive tactics that ensure effective exploitation of environmental resources by the populations in the area. Strategies and tactics are considered both at the level of the effects of environmental factors contributing to their implementation and the results of their action. In addition, actual examples show the importance of knowledge of the strategies and tactics used by pest populations from the point of view of pest control. The existing material also reveals the value of *Ostrinia* spp. population biology studies to improve taxonomy,

since in the case of populations of *O. scapularis* and *O. nubilalis* we are faced with a complicated system of reproductive relations, when in some cases persistent barriers of sexual isolation are formed, and in others panmixis is maintained, which allows an integral biological system to provide a high adaptive potential within the area. As a result, variable in a wide range of morphological, genetic, behavioral and ecological properties insects form an integral population system, forming a complex taxonomic continuum of *O. nubilalis* sensu lato, within which *O. nubilalis* sensu stricto and *O. scapularis* are distinguished as semispecies.

Key words. Phytophagous insects, taxonomy, evolution, races, behavior, sex pheromone, host plants, maize, monitoring, pest control.

https://doi.org/10.47640/1605-7678_2022_93_21

Вместо введения

Математическая теория игр (Maynard Smith, 1982) внесла существенный вклад в развитие представлений об эволюции поведения живых организмов. Вслед за В. Домини (Dominey, 1984) под стратегией мы будем понимать совокупность правил, определяющих, какая поведенческая модель из существующих будет использована особями конкретной популяции. При этом каждая особь на протяжении всей своей жизни придерживается лишь одной стратегии – той, которую она унаследовала от своих предков. Под эволюционно-стабильной стратегией понимается такая стратегия, которую использует подавляющее большинство особей в популяции, поскольку любая другая стратегия в данных условиях не имеет селекционных преимуществ. Под альтернативной репродуктивной тактикой мы будем понимать один из нескольких существующих в популяциях вариантов поведения, которые используют особи, следующие той или иной эволюционно-стабильной стратегии. При этом понятие тактики характеризует конкретику поведенческого акта, тогда как под стратегией подразумевается долгосрочная его цель (Dunbar, 1982). Специализация по альтернативным репродуктивным тактикам вызывает живой интерес у исследователей (Cooper, Kaplan, 1982; Austad, 1984; Caro, Bateson, 1986; Bell, 1990; Oliveira et al., 2008 и др.), поскольку в отличие от эволюционной стратегии, где особь лишена свободы выбора, следование репродуктивной тактике редко подчиняется принципу «только так и никак иначе» (Hopper et al., 2003) – здесь основной принцип управления рисками заключается в хеджировании ставки, что подразумевает сохранение той или иной свободы выбора (Hopper, 1999).

Кормовые растения представляют собой важнейший экологический фактор, определяющий специфику поведения как самок, так и самцов растительноядных насекомых (Moreau et al., 2017). Репродуктивное поведение имаго разделяется на два основных этапа: 1) спаривание и 2) откладка яиц на растениях-хозяевах. В половом поведении выделяют стадии поиска полового партнера, ухаживания, спаривания и копуляции, а процесс, завершающийся откладкой яиц, включает поиск местообитания растения-хозяина, выбор хозяина, оценку его пригодности и собственно откладку яиц (Schoonhoven et al., 2005; Bernays, Chapman, 2007; Price et al., 2011 и др.). Максимизация выживаемости достигается путем интеграции полового поведения и поведения выбора кормового растения в единый этологический комплекс (Landolt, Phillips, 1997), однако реализоваться они могут по-разному, и в этом своеобразии можно выделить часть, которая ограничена рамками эволюционной стратегии, а также те или иные аспекты, связанные с выбором репродуктивной тактики (Rubenstein, 1980; West-Eberhard, 1986; Brockmann, 2001; Oliveira et al., 2008 и др.).

Альтернативные стратегии, как и разнообразие тактик, могут быть рассмотрены на двух уровнях: 1) воздействия факторов, порождающих условия, способствующие их возникновению, и 2) проявления финальных последствий, определяющих их эволюционную устойчивость (Dunbar, 1982). В настоящей работе мы попытаемся на конкретном примере одного из наиболее изученных и одновременно наиболее опасных вредителей кукурузы – кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lepidoptera: Crambidae) и близких к нему видов рассмотреть оба уровня, и, кроме того, охарактеризовать их значение для защиты растений, которая на современном этапе своего развития направлена на безопасное для окружающей среды управление популяциями опасных и особо опасных вредных видов (Павлюшин, 2010, 2018).

Известно, что кукурузе наносят вред немало разных видов беспозвоночных и позвоночных животных (Насекомые..., 1960; Калашников, Шапиро, 1962; Трибель и др., 2009; Артохин, Ивашенко, 2018), среди которых, безусловно, лидирует по уровню ущерба кукурузный мотылек (Chiang, 1978; Фролов, 1997b; Mason et al., 2018 и др.). Данный объект – склонный к многоядности и широко распространенный в Европе, Северной Африке и Северной Америке вредитель, ущерб от которого до широкого внедрения в производство Вt-кукурузы оценивался в 1 млрд долларов в год только в США (Milne et al., 2015; Mason et al., 2018). Обнаруженный в Северной Америке в 1917 г., этот исконный обитатель Старого Света смог освоить огромные территории к западу от Скалистых гор и к югу до побережья Мексиканского залива (Palmer et al., 1985; Capinera, 2005). Хотя Вt-генотипы кукурузы обеспечивают максимальную эффективность в снижении вредоносности кукурузного мотылька (Hutchison et al., 2010; Siegfried, Hellmich, 2012; Dively et al., 2018), их возделывание во многих странах, включая Россию, по ряду причин не практикуется (запрещено). Для сдерживания размножения вредителя применяются интегрированные системы защиты, базирующиеся на возделывании устойчивых гибридов, использовании агротехнических, биологических, а в отдельных случаях – также химических средств защиты (Mason et al., 2018), использование которых требует детальной информации о состоянии популяции вредителя. К сожалению, такую информацию бывает далеко не просто получить и даже более того – она не всегда оказывается корректной (Pélozuelo, Frérot, 2007; Rak Cizej, 2013; Фролов и др., 2021).

К настоящему времени накоплено огромное количество данных, характеризующих биоразнообразие популяций *O. nubilalis* и близких видов рода, которые приобрели невиданную популярность в качестве модельных объектов изучения антропогенной эволюции. При этом, несмотря на появление ряда прекрасных обзоров (Lassance, 2010, 2016; Coates et al., 2018; Zhang, 2021 и др.), все еще ощущается дефицит обобщающих обзорно-аналитических публикаций. Цель настоящей статьи – рассмотреть изменчивость *O. nubilalis* и близких видов рода в рамках понятий эволюционных стратегий и репродуктивных тактик, обозначив при этом ряд ждущих своего решения проблем, в связи с чем представленный здесь материал может быть полезен и с теоретической (теория эволюции и таксономия), и с прикладной (защита растений) точек зрения.

Эволюционно-стабильные стратегии как способ ресурсопользования

Феромонный полиморфизм и репродуктивная изоляция

Кукурузный мотылек *O. nubilalis* – уникальный энтомологический объект, которому свойственен полиморфизм состава полового феромона самок. Продуцируемый самками и воспринимаемый самцами химический сигнал был впервые обнаружен в 1963 г. (Sparks, 1963), причем сначала в качестве активного компонента был идентифицирован Z-11-тетрадецил ацетат (Z11-14:OAc) (Klun, Brindley, 1970), но вскоре оказалось, что существуют популяции, которые в качестве активного компонента используют иной геометрический изомер соединения E11-14:OAc (Roelofs et al., 1972). В дальнейшем выяснилось, что состав феромонного сигнала сложнее и, помимо мажорного компонента, включает минорный, а именно небольшое количество противоположного геометрического изомера (Klun et al., 1973). В феромонных железах самок, помимо Z11-14:OAc и E11-14:OAc найдены также тетрадеценилацетат (14:OAc) (Kochansky et al., 1975) и следы (Z)-11-гексадеценилацетата (Z11-16:OAc) (Peña et al., 1988), но эти соединения не оказывают какого-либо влияния на поведенческие реакции самцов (Kochansky et al., 1975; Peña et al., 1988).

Проведенные в 70-х – начале 80-х годов прошлого века испытания ловушек, снабженных синтетическими половыми феромонами, выявили широкую распространенность феромонных рас при доминировании в ареале Z-расы (Klun, Cooperators, 1975; Anglade et al., 1984; Фролов, 1984). Результаты испытаний подтвердили (Klun, Cooperators, 1975) предположение о том, что в Северную Америку проникли обе расы *O. nubilalis*, вероятнее всего из Венгрии (Z-раса) и Италии (E-раса) в годы, предшествующие Первой мировой войне (Caffrey, Worthley, 1927).

Лабораторные тесты показали, что бабочки феромонных рас кукурузного мотылька способны скрещиваться в лаборатории без потери жизнеспособности потомств F_1 и F_2 (Liebherr, Roelofs, 1975;

Dopman et al., 2010), однако поиск полового партнера гибридными особями нередко оказывается нарушенным (Glover et al., 1991). Гибридные самки выделяют феромон состава 65:35 E/Z 11-14:OAc (Klun, Maini, 1979), что свидетельствует о неполном доминировании феромонного состава E-расы (99:1 E/Z 11-14:OAc) над таковым Z-расы (3:97 E/Z 11-14:OAc). Выработка полового феромона самками и рецепция его самцами контролируются генами, локализованными в разных хромосомах. С помощью генетического картирования было показано, что обратное соотношение изомеров 11-14:OAc в феромонах E- и Z-рас контролируется одним аутосомным локусом хромосомы 12 (Klun, Maini, 1979; Roelofs et al., 1987), который кодирует жирную ацилредуктазу феромонной железы (*pgFAR*) со специфическими для рас субстратными свойствами (Lassance et al., 2010). Реакция самца на феромон контролируется одним сцепленным с полом локусом количественного признака (QTL) *Resp* и несколькими аутосомными локусами, не сцепленными с локусом, продуцирующим феромон самки (Dopman et al., 2004; Lassance, 2010; Yasukochi et al., 2011; Koutroumpa et al., 2016; Unbehend et al., 2021). Самцы обеих рас обнаруживают существенные различия по специфичности реакций на соотношения E/Z 11-14:OAc, причем самцы Z-расы более избирательны по сравнению с особями E-расы (Roelofs et al., 1987; Glover et al., 1990; Linn et al., 1997). При этом особи, принадлежащие к разным феромонным расам, в той или иной степени способны находить друг друга для полового контакта, ведущего к гибридизации в природных условиях. К тому же гибридные самцы обнаруживают положительную реакцию на широкий спектр соотношений E/Z изомеров (Roelofs et al., 1987; Linn et al., 1997).

Процесс образования феромона самками кукурузного мотылька *in vivo* хорошо изучен (Juranka, Roelofs, 1989; Zhu et al., 1996; Roelofs et al., 2002; Ma, Roelofs, 2002; Foster, 2004; Lassance et al., 2013; Ishikawa, Fujii, 2020): компоненты феромона E11-14:OAc и Z11-14:OAc возникают как финальные стадии цикла жирных кислот. Пальмитиновая кислота укорачивается до 14-углеродной производной посредством одного цикла β -окисления. Под действием Δ 11-десатуразы формируется предшественник (E)- и (Z)-11-14:OAc, химически идентичный у обеих рас, который затем восстанавливается и ацетилируется до получения нужных компонентов (Roelofs et al., 1987; Wolf, Roelofs, 1987). Самки продуцируют феромон периодически, синтезируя его во время скотофазы, но не в фотофазу (Foster, 2004). При этом у молодых особей пик выделения феромона смещен к концу скотофазы, у 2–3-дневных самок феромон продуцируется равномерно на протяжении всей скотофазы, а у более пожилых максимум смещен к началу скотофазы (Foster, 2004; Kárpáti et al., 2007). Биосинтез феромона контролируется специальным нейропептидом PBAN (Raina et al., 1989; Ma, Roelofs, 1995b), который продуцируется особыми нейросекреторными клетками подглоточного ганглия (Ma, Roelofs, 1995a, 1995b; Rafaeli, 2009). У *O. nubilalis* PBAN воздействует на биосинтез феромона в стадии редукции, т.е. конверсии предшественников (Z)- и (E)-11-тетрадеценола в соответствующие спирты (Eltahlawy et al., 2007).

Поскольку самцы и самки обеих рас *O. nubilalis* выбирают практически однотипные местообитания в травянистой растительности для предшествующей спариванию агрегации (Showers et al., 1976; Dalecky et al., 2006), их гибридизация в природе является довольно вероятным событием. Хотя особи гибридного происхождения нередко обнаруживаются в естественных условиях, частота, с которой они выявляются, во многих случаях оказывается ниже теоретически ожидаемой, что свидетельствует в пользу частичной презиготической репродуктивной изолированности рас (Harrison, Vawter, 1977; Klun, Maini, 1979; Roelofs et al., 1985; Klun, Huettel, 1988). Первые подтверждения ассортативности скрещивания рас в природе были получены при сопоставлении аллозимных спектров (Cardé et al., 1978), а затем подтверждены результатами расчетов генетического расстояния с использованием 30 локусов регуляторных и нерегуляторных энзимов (Cianchi et al., 1980). В природе репродуктивная изоляция детерминирована целым рядом факторов, как поведенческих, так и экологических (Lassance et al., 2010, 2013; Dopman et al., 2010; Streiff et al., 2014 и др.), и склонность бабочек, принадлежащих к разным расам, к гетерогаметным скрещиваниям варьирует в зависимости от многих обстоятельств, в том числе даже от температуры воздуха (Enos, Kozak, 2021). При этом совокупное действие многих изолирующих барьеров, каждый из которых допускает осуществление межрасового спаривания, хотя и приводит к почти полной репродуктивной изоляции (> 99 %) рас, но из-за географической вариации сроков сезонного развития межрасовый обмен генами оказывается довольно существенным (Dopman et al., 2010). Учитывая, что расы в зоне их контакта в США сохраняют свою идентичность по

маркерному сцепленному с полом гену *Tpi* (Dopman et al., 2005), их самостоятельное существование очевидно обеспечивается комбинацией полового и естественного отборов (Dopman et al., 2010).

Известно, что видообразование у чешуекрылых очень часто ассоциировано с возникновением структурных изменений в составе полового феромона, что отражает важную роль последних в формировании презиготической репродуктивной изоляции (Groot et al., 2008). С другой стороны, стабильность внутривидовой феромонной коммуникации должна находиться под действием сильного стабилизирующего отбора, поскольку даже незначительное изменение феромонного сигнала может привести к сбою системы распознавания партнера конспецифическими особями.

Поэтому особенности дивергентной эволюции насекомых во многом пока остаются загадочными, однако группа близкородственных видов рода *Ostrinia* представляет собой прекрасную модель для изучения функционирования феромонной коммуникации и ее дивергентной эволюции (Ishikawa et al., 1999; Lassance, 2010, 2016; Ishikawa, Fujii, 2020). Хотя половые феромоны играют важнейшую роль в обеспечении презиготической половой изоляции у чешуекрылых (Cardé, Haynes, 2004; Allison, Cardé, 2016; Dekker, Kárpáti, 2020), сами по себе различия в химическом составе феромонного сигнала репродуктивной изоляции обеспечить не могут. Еще Т. Добржанский (Dobzhansky, 1941) указывал, что для возникновения половой изоляции между популяциями необходимо взаимодействие комплементарных генов, поскольку механизм репродуктивной изоляции не может основываться на менделировании лишь пары аллелей одного гена. Отсюда следует вывод о том, что в популяциях возможно обнаружение полиморфных внутривидовых систем по одному или нескольким факторам, связанным с обеспечением репродуктивных преград. И, действительно, сопоставление генетической структуры природных популяций кукурузного мотылька из Италии и США (Нью Джерси) по аллелям, кодирующим феромонный сигнал самок (Klun, Maini, 1979), показывает, что в итальянской популяции частоты генотипов феромонных рас соответствуют ожидаемым на основании закона Харди-Вайнберга, а для американской популяции наблюдается статистически достоверный «дефицит» гетерозигот (Фролов, 1984). Таким образом, отрицательный ответ на вопрос относительно того, не являются ли феромонные расы кукурузного мотылька видами-двойниками (Cardé et al., 1978), не вызывает каких-либо сомнений.

Несмотря на то, что изучению механизмов половой изоляции внутри рода *Ostrinia* посвящено немало работ (Dopman et al., 2004, 2010; Malausa et al., 2007b; Takanashi et al., 2010; Lassance et al., 2013; Wadsworth et al., 2015 и др.), полной ясности в этом вопросе еще не достигнуто. Недавно были выявлены различия в составе феромонного сигнала, продуцируемого самцами Z- и E-рас кукурузного мотылька (Lassance, Löfstedt, 2009), которые способны действовать в единой комплементарной системе вместе с феромонным сигналом самок (Lassance et al., 2013). Не исключено также, что в этой системе могут быть задействованы и афродизиаки, предположительно выделяемые вторично-половыми структурами на голенях средних ног самцов (Фролов, 1984). Более подробную информацию о достижениях в области изучения феромонной коммуникации *O. nubilalis* можно найти в свежем обзоре, опубликованном Д. Джаном (Zhang, 2021), хотя важно подчеркнуть, что в этом направлении остается еще много неясного, ведь даже картирование QTL не выявило зависимости презиготической изоляции между европейским и азиатскими формами кукурузных мотыльков от продукции феромона самками и ответов на них самцами (Streiff et al., 2014).

Виды рода *Ostrinia* и их диагностика

Согласно А. Мутуура и Е. Манре (Mutuura, Munroe, 1970), которые первыми навели порядок в запутанной систематике рода *Ostrinia*, этот таксон включает до 20 видов, объединенных в 3 неравных по объему группы. Кукурузный мотылек *O. nubilalis*, как и два других близких к нему вида – *O. furnacalis* (Guenée) и *O. scapularis* (Walker), были отнесены к третьей, наиболее продвинутой группе видов, характеризующихся трехлопастным укусом самцов. Виды в этой группе Мутуура и Манре (Mutuura, Munroe, 1970) разделили на 3 подгруппы в соответствии с развитием на средних голенях самцов тех или иных вторично-половых образований.

Морфология так называемой «крупной» голени у самцов *O. scapularis* из восточноевропейских и дальневосточных популяций была изучена А.Н. Фроловым и Т.Л. Кузнецовой (1983). Эта

голень характеризуется мощным вздутием и сильной инвагинацией – глубоким впячиванием на внутренней ее стороне, внутри которой под искривленными чешуйками разной формы и длины спрятана мощная кисть волосков и волоскоподобных структур, которые различаются по цвету, длине, местам крепления и степени их слияния. Волоски имеют четковидную структуру, причем четки характеризуются ячеистыми скульптурными образованиями, на дне которых видны ультрамикроскопические поры. Примечательно, что сложная структура «крупной» голени не подвержена какой-либо существенной индивидуальной изменчивости (Фролов, Кузнецова, 1983). Гибридологический анализ показал, что вся совокупность структур «крупной» голени наследуется как один доминантный ген с аутосомной локализацией, обозначенный как *Massive tibia* (сокращенно *Mt*) (Фролов, 1981).

Согласно А. Мутуура и Е. Манре (Mutuura, Munroe, 1970), самцам *O. narynensis* Mutuura et Munroe и *O. kurentzovi* Mutuura et Munroe свойственны так называемые «средние» голени, морфологические особенности которых были детально рассмотрены на материале из Краснодарского края, юго-востока Казахстана и Приморского края (Фролов, 1984). В отличие от «крупной» голени строение «средней» не только проще, но и подвержено сильной индивидуальной изменчивости, затрагивающей практически все признаки – ширину голени и глубину ее инвагинации, мощность и состав волосков и волоскоподобных структур в волосковом пучке, размеры и форму чешуек, прикрывающих инвагинацию снаружи (Фролов, 1984). Таким образом, хотя общий план строения «крупной» и «средней» голеней обнаруживает далеко идущую аналогию, в первом случае индивидуальная изменчивость практически отсутствует, а во втором – трудно найти двух особей с идентичным составом волосков и волосковых структур в пучке (Фролов, 1984). Среди структурных компонентов «средней» голени наиболее стабильно морфологическое проявление признака глубокой инвагинации «invagination» (i), который наследуется рецессивно и сцеплено с полом. Важно подчеркнуть, что в генотипе обладающих «крупной» голенью самцов *O. scapularis* (*MtMt*) в репрессированном состоянии обнаружены гены, кодирующие «среднюю» голень, в т.ч. ген *i*, что подтверждает гипотезу о последовательно протекавшей эволюции, направленной на усложнение строения голеней от «малой» к «средней» и далее к «крупной» (Фролов, 1984).

Физиологическая функция, которую выполняют эти своеобразные вторично-половые образования на голених самцов, до сих пор неизвестна, но логично предположить, что они представляют собой специализированные андроконии, вероятно, выделяющие афродизиаки, способствующие успешности полового контакта самца с самкой (Фролов, Кузнецова, 1983). Электронная микроскопия обнаружила многочисленные довольно крупные поры на волосках и кроющих чешуйках «крупной» голени, как и на кроющих чешуйках «средней» голени. На чешуйках, прикрывающих внутреннюю поверхность «малых» голеней самцов *O. nubilalis*, также выявлены мелкие поры, которые отсутствовали на чешуйках, прикрывающих голень с наружной стороны (Фролов, 1984). Можно предположить, что и «малая» голень самца, лишенная видимых на световом уровне специфических образований, выполняет аналогичную «крупной» и «средней» голеням роль в половом процессе.

Что касается филогении видов в роде *Ostrinia*, то исследования с использованием молекулярно-генетических методов подтвердили монофилетичность группы с трехлопастным ункусом (Ishikawa, Fujii, 2020; Zhou et al., 2020), однако валидность предложенного А. Мутуура и Е. Манре (Mutuura, Munroe, 1970) разделения ее на подгруппы по строению голеней самцов не подтвердилась, причем некоторые виды даже ушли в синонимы (Kim et al., 1999; Frolov et al., 2007, 2012; Lassance et al., 2013; Yang et al., 2021). Следует подчеркнуть, что как раз группа видов с трехлопастным ункусом самцов представляют наибольший интерес с точки зрения как теории эволюции, так и защиты растений. Центральные места в ней (кроме европейского кукурузного мотылька *O. nubilalis*) занимают азиатский кукурузный мотылек *O. furnacalis* и щетконогий мотылек *O. scapularis*. Всем видам в этой группе свойственна многоядность, однако лишь немногие из них, а именно *O. nubilalis* и *O. furnacalis*, обнаружили способность питаться кукурузой и другими видами злаков. Ареалы *O. nubilalis*, обитающего в Европе, Северной Африке и Северной Америке, и *O. furnacalis*, живущего в Азии и Австралии, аллопатричны практически на всем протяжении Евразии за исключением небольшой территории Или в Синьцзян-Уйгурском автономном районе Китая (Wang et al., 2017), тогда как симпатричный с обоими видами *O. scapularis* питается различными видами двудольных растений-хозяев в Европе и в Азии, но на кукурузе не отмечен (Mutuura, Munroe, 1970; Frolov, 1998; Ishikawa et al., 1999).

Питание на двудольных видах кормовых растений – безусловно, анцестральный признак (Yang et al., 2021), причем переход на питание кукурузой у европейского и азиатского кукурузных мотыльков осуществлялся независимо друг от друга (Wang et al., 2017; Yang et al., 2021), обнаруживая при этом немало примечательных экологических параллелизмов (Bourguet et al., 2014), однако генетические механизмы адаптации к питанию на кукурузе у этих видов оказались принципиально различными (Midamegbe et al., 2011; Alexandre et al., 2013).

Несмотря на близость к *O. nubilalis*, особый таксономический статус *O. furnacalis* в настоящее время не вызывает сомнений, поскольку этот вид характеризуется уникальным составом полового феромона самок – смесью (E)- и (Z)-изомеров 12-тетрадеценилацетата (12-14:OAc) (Ando et al., 1980; Klun et al., 1980; Cheng et al., 1981; Yeh et al., 1989; Boo, Park, 1998 и др.). Предполагается, что *O. furnacalis* отделился от общего с *O. nubilalis* предка около миллиона лет назад (Zhang, 2021) в результате единичной мутации, изменившей феромонную коммуникацию насекомого (Leary et al., 2012). В отличие от вполне однозначной таксономии *O. furnacalis* и *O. nubilalis*, гораздо труднее интерпретировать таксономические отношения между *O. scapularis* и *O. nubilalis*, поскольку оба обладают идентичным полиморфизмом феромонного сигнала самок (Huang et al., 2002; Tabata et al., 2003; Takanashi et al., 2005). Хотя специфические вторично-половые образования на голеньях средних ног самцов *O. scapularis* кодируются при участии как аутосомного *Mt*, так и иных генов, включая сцепленный с полом ген *i* (Фролов, 1981, 1984), на Восточно-Европейской равнине частоты этих генов неуклонно падают от 1 до 0, подчиняясь клинальной изменчивости (Фролов, 1984, 1989b, 1994c). Имеющиеся в нашем распоряжении разрозненные факты (Фролов, 1984; Fu et al., 2004; Frolov et al., 2012 и др.) дают основание полагать, что, как и в Европе, в Центральной и Восточной Азии вариация вторично-половых образований на голеньях средних ног самцов у обитающих на двудольных видах растений-хозяев популяций *O. scapularis* соответствует внутривидовому уровню изменчивости, так что описанные А. Мутуура и Е. Манре (Mutuura, Munroe, 1970) в качестве новых видов *O. orientalis* Mutuura et Munroe, *O. narynensis* и *O. kurentzovi* либо уже, либо будут в ближайшей перспективе сведены в синонимы к *O. scapularis* (см. также: Frolov et al., 2007, 2012; Kim et al., 1999; Lassance et al., 2013; Yang et al., 2021).

По результатам комплексного анализа генетических, физиологических, поведенческих и экологических данных, полученных при изучении популяций, обитающих на севере Франции и на Восточно-Европейской равнине бывшего СССР, было показано, что граница между *O. nubilalis* и *O. scapularis* однозначно определяется их взаимоотношениями с растениями-хозяевами: *O. nubilalis* питается злаками и, главным образом, кукурузой, а *O. scapularis* – двудольными видами и, в первую очередь, полынью (Frolov et al., 2007). С другой стороны, морфологические различия между особями этих видов варьируют от абсолютной непохожести до полной идентичности, причем на всем протяжении ареала сохраняется стойкая презиготическая этологическая репродуктивная изоляция при отсутствии явно выраженных посткопуляционных барьеров (Фролов, 1982a, 1982b; Bethenod et al., 2005; Malausa et al., 2005; Pélozuelo et al., 2007). В любом случае совершенно очевидно, что генетически *O. nubilalis* и *O. scapularis* между собой очень близки, что подтверждается самыми разнообразными тестами (Bourguet et al., 2000; Martel et al., 2003; Thomas et al., 2003; Malausa et al., 2007a, 2007b; Calcagno et al., 2010; Midamegbe et al., 2011; Frolov et al., 2012; Gschloessl et al., 2013; Piwczynski et al., 2016; Borszik et al., 2019; Zhou et al., 2020 и др.), и их вполне уместно рассматривать в качестве видов «*in statu nascendi*». Более того, предложенная А.Н. Фроловым с соавторами (Frolov et al., 2007) таксономическая интерпретация статуса *O. nubilalis* и *O. scapularis*, хотя и биологически корректно интерпретирует ситуацию, наблюдаемую во Франции и в России, не учитывает биологических особенностей насекомых, обитающих в других частях их ареалов.

Пищевая специализация и стратегии использования растений-хозяев

Значительная, если не сказать подавляющая часть материалов по сегрегации кукурузного мотылька на феромонные расы, была получена в Северной Америке, т.е. в условиях вторичного ареала насекомого. Уже на ранних этапах колонизации территории США вредителем отмечали глубокие различия между популяциями разного географического происхождения по их трофическим предпочтениям. Так, в Новой Англии вредитель вначале был обнаружен в больших количествах не на посевах

кукурузы, а на представителях астровых (сем. Asteraceae) – георгинах и дурнишниках, причем яйца и гусениц здесь находили на самых разных видах дикорастущих и культурных растений (в списках приводится около 200 их названий), в т.ч. тех, которые произрастали вдали от посевов кукурузы (Caffrey, Worthley, 1927; Hodgson, 1928). С другой стороны, в восточной части штата Нью-Йорк повреждения кукурузным мотыльком были почти полностью ограничены посевами кукурузы (Caffrey, Worthley, 1927; Clark, 1939); аналогичную картину наблюдали на начальном этапе массового размножения вредителя и в районе Великих Озер (Neiswander, Huber, 1927; Huber et al., 1928; Dicke, 1932), хотя по мере увеличения численности насекомых с поливольтинным циклом развития круг кормовых растений расширялся. Предположительно виды растений, отличные от кукурузы, повреждались только насекомыми поливольтинной расы вредителя (Beall, 1943). К. Арбатнот (Arbuthnot, 1944) показал, что гусеницы из Новой Англии и Огайо (район Великих Озер) при воспитании на овощной фасоли имели различную выживаемость и, более того, обнаруживали этологическую половую изоляцию при гетерогаметном скрещивании. Позднее стало ясно, что дифференцированные по вольтинности популяции не просто были завезены из разных районов Европы, но представляли собой к тому же разные феромонные расы (Z и E), которые в местах симпатрии в США не образуют панмиктической системы (Klun, Cooperators, 1975; Liebherr, Roelofs, 1975; Cardé et al., 1975, 1978; Harrison, Vawter, 1977). Хотя по мере расселения на огромной территории Северной Америки популяции вредителя стали обнаруживать адаптивные изменения по вольтинности, а также в связях с кормовыми растениями в зависимости от систем земледелия, применяемых в разных географических зонах континента, специфичность насекомых по феромонной коммуникации сохраняется неизменной (Anderson et al., 1984; Kennedy, Storer, 2000).

Что касается Европы, то здесь накоплено огромное количество материалов, свидетельствующих о трофической специализации популяций, различающихся по составу феромонного сигнала самок. Так, выполненный на территории Украины, Беларуси и европейской России биотаксономический анализ выявил существенную дифференциацию популяций, выкармливающихся на двудольных видах кормовых растений (полыни, конопле, хмеле и т.п.), с одной стороны, и на кукурузе – с другой, сопровождающуюся той или иной степенью морфологических, физиологических, этологических и экологических различий, а также облигатной презиготической этологической репродуктивной изоляцией, отражая уровень дифференциации насекомых, соответствующий видовому, т.е. разделению на *O. scapularis* и *O. nubilalis* (Фролов, 1984; Frolov, 1998 и др.). Абсолютно схожие результаты (за исключением различий в морфологии) по генетической, физиологической, поведенческой и экологической дивергенции обитающих на полыни и кукурузе популяций (включая репродуктивную изоляцию), полученные на севере Франции, убедительно свидетельствуют о глубокой и разносторонней специализации насекомых Z-расы к обитанию на кукурузе, а E-расы – на полыни и ряде других видов двудольных растений-хозяев (Bourguet et al., 2000; Martel et al., 2003; Thomas et al., 2003; Pélozuelo et al., 2004, 2007; Bethenod et al., 2005; Malausa et al., 2005, 2007a, 2007b, 2008; Leniaud et al., 2006; Calcagno et al., 2007; Leppik, 2011; Leppik, Frérot, 2012 и др.). После сопоставления этих данных с материалами, полученными на территории бывшего СССР, стало понятно, что обитающие на севере Франции феромонные расы прекрасно вписываются в общую картину дивергентных отношений *O. nubilalis* и *O. scapularis* (Frolov et al., 2007). Материалы, полученные в Германии (Lorenz, 1993), также дают основание полагать, что и здесь ситуация с насекомыми, обитающими на полыни и кукурузе, аналогична таковой, наблюдаемой на севере Франции, однако данных пока накоплено немного.

С другой стороны, для Европы хорошо известно существование принципиально иной ситуации. Так, например, в Италии кукурузу повреждают популяции, относящиеся к E-расе (Klun, Cooperators, 1975; Anglade et al., 1984), а в Швейцарии популяции на кукурузе оказываются полиморфными по генам, кодирующим состав полового феромона (Peña et al., 1988; Gaspers, 2010). Результаты экспериментов по выявлению предкопуляционной половой изоляции показали, что географические популяции, собранные с кукурузы, делятся на две четко обособленные группы: в одну попадают популяции, репродуктивно изолированные от популяций, обитающих на двудольных растениях-хозяевах, а в другую – популяции, которые не обнаруживают каких-либо затруднений в гетерогаметных спариваниях (Фролов, 1994а). Оказывается, что свободно скрещиваются с особями из популяций, собранных с двудольных растений-хозяев, особи, питавшиеся на кукурузе в южных частях ареала (Закавказье,

Югославия, Узбекистан), тогда как насекомые из более северных частей ареала проявляют стойкую половую изоляцию при гетерогаметных спариваниях (Фролов, 1994а). Таким образом, само по себе обитание насекомых на кукурузе не обнаруживает облигатной связи с составом полового феромона насекомых, заселяющих кукурузу, или с барьером половой изоляции, отделяющим их от симпатричной популяции, развивающейся на двудольных хозяевах. Анализ фенологии изученных при проведении скрещиваний популяций, повреждающих кукурузу, показал, что специализированные адаптации у северных популяций кукурузного мотылька обнаруживаются лишь в тех случаях, когда насекомые в сезоне развиваются на растениях кукурузы в фазе листовой воронки. Опыты с искусственным заселением показывают, что дифференциальная выживаемость гусениц из адаптированных и неадаптированных к питанию на кукурузе популяций обнаруживается в основном именно в период их питания на свернутых в листовую воронку листьях (Фролов, 1989а). Если же питание гусениц происходит на растениях в более поздние фазы их развития (после выметывания метелки), то кардинальных различий по выживаемости между популяциями уже не выявляется (Фролов, 1984).

К настоящему моменту накоплено огромное количество данных, характеризующих адаптивные реакции популяций *Ostrinia* spp., направленные на максимально эффективное использование «своих» растений-хозяев, что обнаруживается на самых разных уровнях – биоценотическом, популяционном, поведенческом, физиологическом, биохимическом и молекулярно-генетическом (Фролов, 1989а, 1991а, 1991b, 1994b; Frolov et al., 2007; Bethenod et al., 2005; Malausa et al., 2007b, 2008; Calsagno et al., 2007, 2010; Pelissié et al., 2010; Midamegbe et al., 2011; Orsucci et al., 2015 и др.). С помощью транскриптомного анализа удалось выявить глубокую дифференциацию обитающих на кукурузе и полыни насекомых по экспрессии множества ферментов, в первую очередь пищеварительных и детоксицирующих, и даже по ассоциированным с ними микроорганизмам (вирусам, бактериям и грибам) (Orsucci et al., 2018а, 2018b). При этом оказывается, что в течение онтогенеза растений кукурузы качество корма для насекомого существенно меняется, причем питание тканями листьев наиболее неблагоприятно для гусениц, и в этот период смертность их достигает максимума на протяжении всего жизненного цикла (Lee, 1988; Frolov, Grushevaya, 2019, 2020), так что даже на неустойчивых к вредителю генотипах растений гибель гусениц достигает 75 % и более, а на устойчивых – 95 % и выше (Penney, Dicke, 1959; Guthrie et al., 1960; Buske, Witkowski, 1985; Ross, Ostlie, 1990 и др.). После выметывания метелки и цветения растений гусеницы 1–2-го возрастов имеют возможность потреблять более полноценную по качеству пищу: колоски метелки, влагалища и воротнички листьев, обертки початка, пестичные нити, пыльцевые зерна (Beck, 1956; Guthrie et al., 1969, 1970), и при питании на растениях в близких к цветению фазах развития смертность насекомых уже снижается до минимума (Neiswander, Huber, 1929; Patch, 1942).

Устойчивость растений кукурузы к питанию гусениц на листьях главным образом обуславливается действием веществ вторичного обмена, среди которых наиболее детально изучены циклические гидроксаматы и, в первую очередь, ДИМБОА (Klun et al., 1967, 1970; Guthrie et al., 1986а, 1986b; Campos et al., 1989; Hedin et al., 1993; Sicker et al., 2000; Niemeyer, 2009; Mikić, Ahmad, 2018 и др.). Эти соединения играют важную роль в защите растений от комплекса вредных организмов (Reid et al., 1990; Xie et al., 1992; Niemeyer, Perez, 1995), а также участвуют в регулировании процессов метаболизма (Zhou et al., 2018). С возрастом растений относительное содержание ДИМБОА, как правило, снижается, и после выметывания метелки оно действительно оказывает влияние на смертность насекомых уже не оказывает (Klun, Robinson, 1969; Guthrie et al., 1986а). При этом понятно, что удельная вредоносность гусениц кукурузного мотылька на кукурузе по мере роста растений снижается (см., например, обзор: Brindley, Dicke, 1963), в связи с чем селективная ценность барьера антибиотической устойчивости постепенно падает.

Кукуруза представляет собой потенциально намного более ценный источник пищи по сравнению с двудольными растениями-хозяевами, в т.ч. благодаря гораздо большему объему ресурса и более высокой пищевой ценности корма (в репродуктивную, а не ювенильную фазу развития растений) (Фролов, 1984). В литературе также можно найти немало этому подтверждений, например, материалы о более высокой плодовитости имаго «кукурузных» популяций по сравнению с «конопляными» (Стоковская, 1966; Хомякова, 1971; Ткалич, 1973).

Однако существенным препятствием на пути использования кукурузы (как растения-хозяина для кукурузного мотылька) является насыщенность тканей листьев соединениями антибиотической природы в ювенильную фазу развития растений. Известно, что эволюция растительноядных насекомых в связи с устойчивостью растений-хозяев может идти двумя путями: либо физиологической адаптации к механизмам антибиоза, либо ускользания от их действия (Gould, 1983). Совершенно очевидно, что выбор той или иной стратегии использования растений-хозяев будет зависеть от экологических условий.

Давно установлено, что адаптированные к кукурузе популяции кукурузного мотылька, как правило, развиваются в более поздние сроки, чем симпатричные с ними и приуроченные к питанию на двудольных растениях-хозяевах популяции (Фролов, 1984; Thomas et al., 2003). В условиях ограниченности тепловых ресурсов из-за краткости периода вегетации, благодаря естественному отбору, должен быть достигнут компромисс в отношении оптимальности сроков развития: с одной стороны, для повышения жизнеспособности питающихся на кукурузе насекомых их развитие должно быть сдвинуто на возможно более поздние сроки, чтобы гусеницы обеспечивались более полноценным кормом, но с другой – насекомые должны успеть завершить свое развитие до наступления холодов при требуемой сумме эффективных температур 711 °С (с порогом развития около +10 °С) (Кожанчиков, 1938; Beck, 1987). Поэтому в условиях жесткой ограниченности тепловых ресурсов популяции кукурузного мотылька вынуждены начинать питаться тканями листьев кукурузы, что требует выработки определенных физиологических и поведенческих адаптаций, связанных с ограничением многоядности и выработкой барьеров половой изоляции от популяций, сохранивших исходные трофические связи с двудольными растениями-хозяевами. В южных регионах (т.е. при избытке тепловых ресурсов) популяции кукурузного мотылька вполне могут заселять кукурузу только на репродуктивной фазе развития растений, следуя стратегии избегания неблагоприятных эффектов барьера устойчивости, т.е. после выметывания метелки. В результате насекомые сохраняют способность к многоядности, при которой необходимость выработки презиготических барьеров половой изоляции отсутствует.

Таким образом, географическая дифференциация популяций *O. nubilalis* по показателю пищевой специализации в Европе связана с формированием по меньшей мере двух альтернативных стратегий использования растений-хозяев: 1) генерализованной по видам растений, но специализированной по фазе онтогенеза (генеративной, но не ювенильной), или 2) специализированной по виду растения-хозяина, но генерализованной по фазам онтогенеза (питание осуществляется как в ювенильную фазу развития, когда активно действуют механизмы устойчивости, так и в генеративную) (Фролов, 1994а). Важнейшим признаком, свидетельствующим о специфике стратегий использования растений-хозяев, является формирование барьеров этологической половой изоляции, в т.ч. в сочетании с факторами, управляющими развитием насекомых в сезоне (*Tpi*). По всей видимости, на территорию Северной Америки проникли популяции кукурузного мотылька, различающиеся не только составом полового феромона самок, но и стратегиями использования растений-хозяев. Одна из них (Z-раса из Венгрии), скорее всего, придерживается стратегии, специализированной в отношении питания на злаковых растениях во время прохождения ими как генеративной, так и ювенильной фаз развития, а вторая (E-раса из Италии) использует генерализованную по видам растений, но ограниченную по фазе развития растений (генеративной, но не ювенильной) стратегию. Это предположение подкрепляется результатами проведенных в США исследований, не обнаруживших тесной связи между расовой принадлежностью вредителя и предпочтениями в отношении питания на кукурузе или других видах кормовых растений, т.е. ситуации, аналогичной таковой, которая отмечается в Северной Франции (Coates et al., 2019), где стратегии у феромонных рас, развивающихся на кукурузе и полынн, специализированы по виду кормового растения, но генерализованы по фазам их развития. При этом совершенно очевидно, что стратегии использования растений-хозяев у кукурузного мотылька являются эволюционно-стабильными, хотя их реализация в разных экологических условиях и обнаруживает определенную специфику.

Сопоставим сделанный выше вывод с материалами литературы по проблеме расообразования у других видов растительноядных насекомых. Известно, что в основе оптимизации пищевых связей лежит энергетический принцип стоимости адаптаций (Шварц, 1980), благодаря чему ведущим

направлением эволюции пищевых связей у фитофагов является специализация в направлении перехода от полифагии к монофагии (Southwood, 1985). С другой стороны, однако, максимизация приспособленности у насекомых может достигаться и при расширении круга растений-хозяев из-за того, что их пригодность меняется в зависимости от вариации пищевой ценности, защитных свойств и/или доступности в пространстве и времени (Michaud, 1990). Представляется очевидным, что проблема оптимальности выбора насекомыми растений-хозяев весьма сложна, и наши представления о ней все еще далеки от совершенства и активно дебатированы (Mayhew, 1997, 2001; Scheirs, De Bruyn, 2002; Fry, 2003; Gripenberg et al., 2010 и др.). Теоретические воззрения относительно эволюции расообразования растительноядных насекомых в связи с кормовой специализацией весьма разнообразны (Jermu, 1984; Jaenike, 1990; Bernays, 2001; Bernays, Chapman, 2007; Matsubayashi et al., 2010; Nosil, 2012); особенно популярна коэволюционная концепция, однако рассматриваются также иные модели – конкурентная и островная концепции, модели гетерогенности местообитаний, разнообразия ресурсов, свободного от естественных врагов пространства и секвенциальная модель (Price, 1983). Несмотря на спорность многих, если не большинства взглядов на механизмы формирования биологических сообществ, ведущая средообразующая роль растений в сообществах несомненна, поскольку степень обеспеченности ресурсом (обилие в пространстве и во времени, площади, занятые под культурой) – важнейший параметр, определяющий видовое разнообразие фитофагов (Kareiva, 1983). Очевидно также, что специализированные фитофаги, как правило, способны более эффективно использовать свои пищевые ресурсы (Agrawal, 2000) и точнее выявлять пригодных для развития растений-хозяев (Gripenberg et al., 2010), чем виды-универсалы, хотя взамен теряет способность использовать широкий спектр растений-хозяев (Futuyma, Moreno, 1988; Jaenike, 1990).

Факторы и условия расообразования

Расы по хозяевам – весьма сложный феномен, требующий в каждом конкретном случае глубокого и тщательного изучения (Фролов, 1987). Чаще всего расы по хозяевам выявляются среди монофагов и узких олигофагов, однако примеры таких рас можно найти и среди полифагов, например, у американской белой бабочки *Hyphantria cunea* (Drury) и кукурузной листовой совки *Spodoptera frugiperda* J.E. Smith (Фролов, 1994b). Расы по хозяину у насекомых нередко рассматривают в качестве наиболее вероятных этапов реализации симпатрического экологического видообразования, однако получить убедительные доказательства реализуемости данной модели весьма непросто (Фролов, 1987; Jaenike, 1990; Bush, 1994; Drès, Mallet, 2002; Berlocher, Feder, 2002; Nosil, 2012).

Адаптации, благоприятствующие питанию на разных растениях-хозяевах, нередко сопряжены с формированием наследуемых барьеров этологической половой изоляции, как, например, у ивового листоеда *Lochmaea capreae* L., яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* (L.), африканской стеблевой совки *Busseola fusca* Fuller и многих других фитофагов (Diehl, Bush, 1984; Фролов, 1987; Drès, Mallet, 2002). Так или иначе, расы по хозяину обнаруживаются у представителей практически всех крупных отрядов насекомых, как среди моно- и олиго-, так и среди полифагов, отличающихся по типу питания и пищеварения; они встречаются среди активных мигрантов и у малоподвижных форм, могут быть сим-, пара- или аллопатричными, причем резких границ между специализированными по растениям внутривидовыми формами и видами-двойниками не обнаруживается (Фролов, 1994b).

Кукурузный мотылек и комплекс близких к нему видов рода *Ostrinia* представляет собой один из интереснейших случаев адаптивной эволюции насекомых к обитанию в условиях агроценозов (Lassance, 2010, 2016), занимающих обширные и неуклонно растущие территории (Green et al., 2005; Boserup, 2005; Tscharnkte et al., 2012; Ramankutty et al., 2018) и представляющих собой области, где происходят бурные эволюционные процессы, обуславливающие формирование новых пищевых связей и биологических рас у насекомых (Чернышев, 2012; Chen, Schoville, 2018; Simon, Pécoud, 2018; Péliissié et al., 2018). Последние издавна привлекают внимание исследователей, поскольку этого требует организация эффективной защиты растений (Dent, Binks, 2020). Согласно С. Дайлю и Дж. Бушу (Diehl, Bush, 1984) среди биологических рас выделяют широкий круг категорий – негенетические морфы, внутривидовую наследственную изменчивость (биотипы), географические расы, расы по хозяину и виды-двойники. Для развития представлений о расообразовании наиболее

интересны такие объекты, у которых одновременно обнаруживаются разные категории биологических рас. Выше сообщалось, что кукурузный мотылек представляет собой уникальный объект, где полиморфизм по составу полового феромона достигает уровня сегрегации на расы, которые в одних регионах специализированы по видам растений-хозяев, а в других – нет. Возникает естественный вопрос о том, какой экологический фактор мог быть ответственным за возникновение феромонного полиморфизма *O. nubilalis*.

Оценки времени, прошедшего с момента расхождения феромонных рас (получены на примере популяций, обитающих на кукурузе и полыни во Франции), находятся в пределах 75–150 тысяч лет, что означает, что эти таксоны хотя и разошлись совсем недавно, но все-таки задолго до интродукции кукурузы и других видов злаковых культур в Европу (Malausa et al., 2007b). Поскольку феромонный полиморфизм, аналогичный таковому у *O. nubilalis*, выявлен и у *O. scapularis*, а их общий ареал охватывает огромные территории Евразии, то фактор, индуцировавший возникновение рас, должен характеризоваться глобальностью. Более того, нельзя исключить также, что разделение на феромонные расы могло предшествовать собственно дивергенции *O. nubilalis* и *O. scapularis*.

Судя по результатам филогенетического анализа, эволюция в роде *Ostrinia* (Mutuura, Munroe, 1970; Zhou et al., 2020) шла в направлении адаптации насекомых к проникновению в местообитания со все более аридным климатом. Так, один из наиболее примитивных видов рода *O. penitalis* (Grote) развивается на лотосе (*Nelumbo*) в водной среде, а характеризующиеся несомненными плезиоморфными признаками *O. obumbratalis* (Lederer) и *O. palustralis* (Hbn.) обитают, соответственно, в заболоченных местах на *Polygonum* и в сырых местах на *Rumex*. Более прогрессивные виды проникают и в более сухие биотопы, как, например, питающийся на бодяке *Cirsium* spp. в степях *O. kasimirica* (Moore).

Экологам хорошо известно, что кукурузный мотылек *O. nubilalis* – гигрофильное насекомое (Хомякова, 1962), и его географическое распространение (Barlow, Mutchmor, 1963; Кожанчиков, 1938 и др.), динамика численности и вредоносности (Щеголев, 1934; Sparks et al., 1967; Хомякова, 1972; Lee, 1988; Waligóra et al., 2014 и др.) существенно зависят от увлажненности окружающей среды. Контактная влага требуется также для окукливания гусениц и поддержания жизни имаго, а высокая влажность – для развития яиц и гусениц, особенно младших возрастов (Мончадский, 1935; Ладыженская, 1935, 1937; Кожанчиков, 1937; Kira et al., 1969; Webster, Gardé, 1982; Sappington, Showers, 1983a; Фролов, 1997a и др.). С помощью таблиц выживаемости было показано, что увлажнение местообитаний является важным фактором динамики численности кукурузного мотылька (Chiang, Hodson, 1972; Hudon, LeRoux, 1986; Frolov, Grushevaya, 2020).

Многолетние сборы развивающихся на двудольных видах кормовых растений (полынь, конопля, хмель и др.) гусениц более чем в 60 пунктах Восточно-Европейской равнины позволили обнаружить интересное явление смены типов популяционных структур в этом регионе (Фролов, 1989b, 1994c). Так, по мере нарастания засушливости климата от западных областей Украины (Закарпатская, Львовская, Волынская, Черновицкая и Тернопольская области) и Беларуси (Брестская область) к центральным (Житомирская, Винницкая и частично Киевская области Украины и Минская область Беларуси) концентрация гена *invagination* (*i*), кодирующего инвагинацию «средних» голеней самцов, скачкообразно растет от 0 до 0.5–1.0, а еще восточнее (Киевская, Черкасская, Сумская, Черниговская, Днепропетровская и Харьковская области Украины, Витебская и Гомельская области Беларуси) – концентрация гена *Massive tibia* (*Mt*), который кодирует «крупную» голень самца, резко повышается от 0 до практически 1. Еще восточнее (центральные области Российской Федерации) начинают обнаруживаться полиморфные по морфологии голеней (Воронежская и запад Ростовской области) популяции, которых в самых засушливых местах (Калмыкия, Саратовская, Волгоградская и Астраханская области) сменяют мономорфные по признакам голеней (*Mt⁺* и *i⁺*) популяции, идентифицированные как *O. n. persica* Mutuura et Munroe. Смена популяционных структур на Восточно-Европейской равнине обнаруживает тесную связь с вариацией среднесезонных значений увлажненности территорий, а именно – с суммой осадков за год, за теплый период и особенно за июнь, а также со значениями гидротермического коэффициента по Г.Т. Селянину (ГТК) за июнь (Фролов, 1994c). О важной роли увлажнения в детерминации популяционной структуры насекомых свидетельствует также достоверная связь сезонных колебаний частоты аллеля *i* в популяциях *O. scapularis*

в Краснодарском крае с количеством выпавших осадков в период лёта имаго (Фролов, 1984). Заманчиво предположить, что в условиях симпатрического обитания с *O. nubilalis* особям *O. scapularis* для успешной адаптации к местным условиям Восточно-Европейской равнины оказывается доступным лишь варьирование сигналами сексуального назначения, продуцируемыми самцами, но не самками. В тех же условиях, когда контакт с особями *O. nubilalis* у *O. scapularis* исключен, можно наблюдать очень серьезную, нередко подчиняющуюся закону Харди-Вайнберга вариацию генетической структуры популяций по аллелям, кодирующим феромонный сигнал самок, как это показано, например, для Японии (Takanashi et al., 2005), климат которой, как известно, очень изменчив (Дмитриева, 2020).

Сравнительный анализ среднепогодных гидрометеорологических показателей за июнь–июль (т.е. во время лёта имаго) в пунктах, где проводили испытания половых феромонов (Klun, Cooperators., 1975; Anglade et al., 1984; Фролов, 1984), показал явную тенденцию превалирования привлекавшихся феромоном Е-расы насекомых в пунктах с более влажным климатом, тогда как в более сухих местообитаниях в отловах численно преобладали самцы, привлекавшиеся феромоном Z-расы (Фролов, 1994d). Многие исследователи неоднократно сообщали, что в одни годы большая часть самцов привлекалась в ловушки с феромоном Z-расы, в другие – Е-расы или межрасовых гибридов (Stockel, De la Messeliere, 1983). По крайней мере, в некоторых случаях такую вариацию удалось связать с вариацией увлажнения в сезоне (Фролов, 1994d). Лабораторные испытания также свидетельствуют о качественных различиях реакций имаго феромонных рас *O. nubilalis* на влажность: максимальное проявление поведения призыва самками Z-расы обнаруживается при относительной влажности 75 %, а у самок Е-расы – при 100 % (Webster, Cardé, 1982). Реакцию самцов Z-расы в условиях ветрового туннеля на феромонный сигнал той или иной концентрации хорошо описывали полиномиальные уравнения, свидетельствуя о существенном снижении восприимчивости самцов при влажности воздуха, превышающей 80 % (Royer, McNeil, 1993).

Эти материалы хорошо согласуются с гипотезой о внутри- и межпопуляционных различиях в составе полового феромона как движущей силе эволюции вида, хотя до недавнего времени полагали, что репродуктивная изоляция, обусловленная различиями в составе полового феромона, возникает лишь в результате межвидовых взаимодействий (De Pasqual et al., 2021). Таким образом, нельзя исключить предположения о том, что возникновение «феромонных» рас кукурузного мотылька было стимулировано адаптацией насекомых к специфическим условиям увлажнения. Возникновение более влаголюбивой Е-расы, возможно, была приурочено к зонам с обильными осадками (например, к предгорным областям Альп, Карпат и Кавказа), более сухолюбивой Z-расы – к более сухому морскому климату Западной Европы. Современный климат Европы изменчив от года к году, и нормы осадков выпадают нечасто, что, видимо, также может способствовать поддержанию расового полиморфизма вида. Очевидно, что такая эволюция (по крайней мере, на начальных этапах) протекала скорее аллопатрически, чем симпатрически, что находится в полном согласии с моделью видообразования в понимании Э. Майра (Mayr, 1963).

Последующая адаптация локальных популяций кукурузного мотылька к введенным в культуру злаковым растениям (в первую очередь кукурузе) очевидно, должна была способствовать расширению занимаемых ими территорий. Расширение ареала Е-расы (из Италии) и Z-расы (из Венгрии) кукурузного мотылька в Северной Америке (Caffrey, Worthley, 1927), убедительно подтвержденное результатами испытаний феромонных ловушек (Klun, Cooperators, 1975; Anglade et al., 1984) и анализом локуса *Tri* (Dorman, 2011), детально документировано. Судя по опубликованной информации (Smith, 1920), инцидентов интродукции вредителя в Новый Свет, скорее всего, имело место больше, чем три успешно состоявшихся, а именно, 1) на востоке Новой Англии, 2) в восточной части штата Нью-Йорк и 3) вдоль побережья озера Эри. Так или иначе, вряд ли является случайностью то обстоятельство, что в областях преимущественного обитания Z-расы кукурузного мотылька в США среднепогодные суммы выпадения осадков в июне–июле ниже, чем таковые в районах преимущественного обитания Е-расы вредителя (Фролов, 1994d).

В отличие от хорошо документированной истории расселения кукурузного мотылька в Северной Америке (Caffrey, Worthley, 1927; Palmer et al., 1985; Capinera, 2005), гораздо меньше известно о распространении вредителя в других регионах мира.

Кукуруза была завезена из Америки в Европу в конце XV в., т.е. более 500 лет назад, однако кукурузный мотылек был отмечен в качестве вредителя этой культуры лишь спустя почти четыре столетия (Caffrey, Worthley, 1927): первые упоминания о повреждениях кукурузы насекомым поступили из Франции (Robin, Laboulbène, 1884), а затем Венгрии (Jablonowski, 1897).

Весьма примечательно, что первые в литературе упоминания о вспышках массового размножения мотылька на кукурузе на территории европейской России локализованы близ западных границ Российской империи, что позволило В.Н. Щеголеву (1934) предположить, что центр происхождения этого вредителя расположен в Западной Европе. Судя по распространению вспышек (1879–1924) в западно-восточном направлении, можно даже оценить скорость расселения Z-расы вредителя на кукурузе в этом направлении как ~25–30 км в год (Фролов, 1982с), что неплохо согласуется с оценкой средней скорости распространения насекомого в 1930-х годах по Северной Америке, равной 12 милям (19.3 км) за поколение (Palmer et al., 1985). Таким образом, вполне вероятно, что симпатрия *O. nubilalis* на кукурузе и *O. scapularis* на двудольных растениях-хозяевах на Восточно-Европейской равнине является вторичной (Фролов, 1984). В любом случае, благодаря переходу на питание злаками, кукурузному мотыльку удалось значительно повысить численность в пределах ареала.

Альтернативные репродуктивные тактики при реализации эволюционно-стабильной стратегии

Обитание в условиях полевых севооборотов сельскохозяйственных культур требует от насекомых постоянных перемещений (Jeger, 1999; Mazzi, Dorn, 2012). Сказанное справедливо и для кукурузного мотылька, поскольку места зимовки прониимф и откладки яиц имаго, как правило, пространственно удалены друг от друга, совпадая лишь в редких случаях монокультуры. Считается, что большая часть бабочек в течение жизни совершает лишь кочевые перемещения на дистанциях от 1.5 до 12 км, хотя некоторая их часть способна совершать дальние перелеты на расстояния до 80 и более км (Sappington, 2018). Данные наблюдений свидетельствуют о том, что большая часть перемещений природных особей находится в пределах всего лишь 587–1387 м, причем 90 % меченых имаго были отловлены лишь в пределах 300 м от места их выпуска (Qureshi et al., 2005).

Бабочки кукурузного мотылька локально перемещаются, совершая кочевые перемещения, на протяжении всей своей жизни (Dorhout et al., 2008): ищут полового партнера, капельно-жидкую влагу для питья, места для откладывания яиц или дневного отдыха (Schurr, Holdaway, 1966; Showers et al., 1974; DeRozari et al., 1977), причем лётная активность наиболее высока у молодых самок перед спариванием (Dorhout et al., 2008). Наблюдения за поведением имаго в США показали, что для спаривания бабочки кукурузного мотылька концентрируются на небольших по размеру (~ 100–150 м²) участках, покрытых невысокой (0.5–1.0 м) и густой, преимущественно злаковой растительностью (Showers et al., 1976; Sappington, Showers, 1983b; Sappington, 2005; Reardon et al., 2006). На таких площадках обычно поддерживается благоприятный для насекомых микроклимат, часто выпадает роса, необходимая для поддержания жизнеспособности и спаривания имаго (DeRozari et al., 1977), поэтому здесь концентрируются бабочки вредителя, формируя агрегации в виде «рыхлых» роев, в которых осуществляются половые контакты (Showers et al., 1974). В зоне кукурузного пояса США такие агрегации обычно локализуются вблизи посевов кукурузы (Showers et al., 1976). При этом численность самок в местах агрегаций хорошо коррелирует с плотностью яиц, откладываемых на посеве, вблизи которого концентрируются имаго (Sappington, Showers, 1983с). После перелета из агрегаций на посев кукурузы для откладки яиц многие самки затем возвращаются обратно и могут повторно спариваться, а вот самцы склонны чаще оставаться в агрегациях, осуществляя здесь поиск еще неосемененных самок (Sappington, Showers, 1983b).

Анализ пространственного распределения имаго кукурузного мотылька на Северном Кавказе (Краснодарский край и Ростовская область) обнаружил принципиально сходную картину: места агрегаций, где концентрируются имаго обоих полов перезимовавшего поколения, (1) покрыты невысокой густой растительностью и (2) расположены в непосредственной близости к посеву кукурузы, (3) причем преимущественно на участках, защищенных от неблагоприятных метеорологических воздействий с 3–4 сторон лесными полосами (Фролов, Тришкин, 1992). Последнее обстоятельство – уникальная особенность агрегаций вредителя в условиях бывшего СССР, где лесополосы были высажены в конце

1940-х – начале 1950-х годов в ходе выполнения Сталинского плана преобразования природы. Плотность бабочек в местах агрегаций обнаруживает тесную ($r = 0.93–0.99$) связь с площадью примыкающего к ним посева кукурузы, плотностью отложенных яиц и численностью гусениц на растениях, а также процентом заселенных растений кукурузы, но не с их скороспелостью. На плотность имаго в агрегациях в определенной степени влияет также видовой состав произрастающих там растений: из злаков бабочки охотнее всего концентрируются на пшенице, а из двудольных – на льне, свекле, люцерне, подмареннике цепком и амброзии полыннолистной. Что касается имаго следующей, второй волны лёта, т.е. первого поколения в сезоне, то они концентрируются по периметру посева кукурузы, предпочитая сильно засоренные участки (эффект близости к лесополосе уже не прослеживается), тогда как яйца самки обычно откладывают на растения, произрастающие в свободных от сорных растений местах. При этом также выявляется строгая корреляция между численностью имаго в агрегациях и плотностью отложенных на растениях яиц (Фролов и др., 1996).

Показано, что концентрация имаго кукурузного мотылька для спаривания на примыкающих к посевам кукурузы заросших сорной растительностью участках свойственна также насекомым, обитающим во Франции (Bailey et al., 2007). Эксперименты с использованием мечения и последующего вылова показали, что доля спариваний самок в местах их агрегаций до последующего расселения весьма высока (4.8–56.8 %), причем местные самцы реже спаривались с самками-иммигрантами, которые обычно прилетали уже оплодотворенными (Dalecky et al., 2006).

Однако описанную выше тактику репродуктивного поведения, согласно которой как самки, так и самцы перед спариванием перелетают из мест зимовки в располагающиеся по краям посевов кукурузы текущего года и покрытые невысокой густой растительностью участки, которую для краткости назовем «расселение до спаривания», используют далеко не все популяции кукурузного мотылька. Наблюдения, проведенные на севере Швейцарии с помощью ртутных ламп, свидетельствуют о совершенно ином репродуктивном поведении бабочек местной моновольтинной Z-расы – здесь до 90 % самок перезимовавшего поколения спаривались в местах, где происходила перезимовка насекомых или же поблизости от них, т.е. до полета, ориентированного на поиск растения-хозяина. Принципиальным отличием этой репродуктивной тактики, которую обозначим как «расселение после спаривания», является то обстоятельство, что на поиски посева кукурузы текущего года летят оплодотворенные, а не виргинные самки. Более того, численность самцов в местах отрождения имаго после зимовки оказывается существенно выше таковой самок (77 %), а на кукурузных полях текущего года, наоборот, их доля гораздо ниже (40 %) (Cordillot, 1987; Cordillot, Duelli, 1989).

Очевидно, что тактика поведения «расселение до спаривания» имеет перед тактикой «расселение после спаривания» ряд очевидных преимуществ, т.к. обеспечивает 1) экономию расхода энергоресурсов самками на лётную активность (масса сперматофора существенно увеличивает вес тела самки), 2) на участках агрегаций осуществляются повторные спаривания, способствующие повышению плодовитости (Fadamiro, Baker, 1999), и 3) благодаря повышению вероятности половых контактов в агрегациях у имаго, перелетевших из разных мест зимовки, снижается вероятность инбридинга. Если плотность популяции не слишком мала, а пищевой ресурс встречается в изобилии, то риск у виргинной самки не встретить полового партнера в местах расселения будет невысоким, хотя, конечно, он всегда оказывается выше нуля. А вот если либо плотность популяции оказывается слишком низкой, либо пищевой ресурс встречается очень редко, то при тактике «расселение до спаривания» риск не встретить полового партнера и, соответственно, остаться без потомства может оказаться для самки слишком высоким, поэтому при определенных обстоятельствах тактика «расселение после спаривания» вполне может получить селекционное преимущество. Так или иначе, в литературе имеются данные, свидетельствующие о том, что вариация обилия кормового ресурса во времени и пространстве является основанием для формирования альтернативных репродуктивных тактик у фитофагов (см. обзор Moreau et al., 2017). Что касается значимости для защиты растений, то очевидно, что репродуктивная тактика «расселение до спаривания», способствуя поддержанию высокого уровня обмена генами внутри и между популяциями, облегчает адаптацию вредителя к действию тех или иных защитных мероприятий (Corrêa et al., 2019). С другой стороны, следование насекомыми репродуктивной тактики «расселение после спаривания» создает вполне определенные проблемы для мониторинга с использованием половых феромонов.

Синтетические половые феромоны издавна используют в ловушках для мониторинга вредных насекомых, включая кукурузного мотылька. Начиная с 70-х годов прошлого века, была проведена огромная работа по совершенствованию технологий применения ловушек, снабженных синтетическими аттрактантами, модификации их конструкций и оптимизации размещения во времени и пространстве (Durant et al., 1986; Webster et al., 1986; Derrick et al., 1992; Bartels et al., 1997; Mason et al., 1997; Reardon et al., 2006; Pélozuelo, Frérot, 2007; Kárpáti et al., 2016 и др.). Тем не менее, нередко сообщения о том, что стандартные феромонные композиции далеко не всегда обеспечивают эффективный мониторинг имаго вредителя (Szócs, Babendreier, 2011), в т.ч. из-за их низкой привлекательности для самцов (Rak Cizej, 2013; Rak Cizej et al., 2014; Грушевая и др., 2015). Явление слабой аттрактивности феромонных ловушек удалось изучить в условиях новых очагов массового размножения кукурузного мотылька на кукурузе, возникших в Беларуси и Центральном Черноземье Российской Федерации (Фролов, Рябчинская, 2018).

Примерно до 1970–80-х годов кукуруза не повреждалась кукурузным мотыльком севернее линии, проходящей через Житомир – Белгород – Саратов, однако в связи с потеплением климата и успехами в селекции на раннеспелость посевы кукурузы на зерно продвинулись на многие сотни километров к северу. В результате существенно расширилась и зона вредоносности кукурузного мотылька. С 2010 г. он превратился в одного из опасных вредителей кукурузы в Беларуси (Трепашко, Быковская, 2015). В Центральном Черноземье России (Орловская, Брянская, Курская, Липецкая и Воронежская области) также зафиксировано резкое нарастание вредной деятельности этого насекомого на посевах кукурузы (Фролов и др., 2016). При этом, в отличие от давно известных южных очагов размножения кукурузного мотылька на Северном Кавказе, феромонные ловушки в новых северных очагах вредоносности на кукурузе обнаружили весьма низкую аттрактивность для самцов вредителя. Примечательно, что и для соседней с Беларусью Польши подобное явление также отмечалось: самцов вредителя не слишком активно привлекают здесь феромонные ловушки (Bereś, 2012).

Кукуруза в этом регионе повреждается моновольтинной феромонной Z-расой *O. nubilalis* (Фролов, Рябчинская, 2018), причем большая часть имаго в популяции придерживается репродуктивной тактики «расселение после спаривания», а не «расселение до спаривания». Соответственно, при условии пространственного удаления посева кукурузы текущего года (где размещают феромонные ловушки) на полтора и более километров от посева прошлого года (источника расселения имаго вредителя после зимовки), ловушки отлавливают совсем немного самцов, но не потому, что феромон не подходящий по составу, а потому, что самцы до этих ловушек просто не долетают (Фролов, Рябчинская, 2018). Но на таких посевах, несмотря на отсутствие самцов в феромонных ловушках, нередко отмечается значительная поврежденность растений, что свидетельствует о прилете сюда оплодотворенных самок из мест зимовки для откладки яиц (Фролов, Рябчинская, 2018).

Таким образом, становится понятным, что основной недостаток синтетического полового феромона кукурузного мотылька (как и, собственно, остальных чешуекрылых) с точки зрения прогнозиста заключается в том, что он привлекает исключительно самцов (Witzgall et al., 2010), тогда как вредящее растениям поколение появляется из яиц, откладываемых самками. Если бы распределения самцов и самок в пространстве совпадали во всех случаях, то по численности выловленных в точках размещения ловушек самцов вредителя можно было бы судить о численности самок и, соответственно, прогнозировать плотность отложенных ими яиц. Решение проблемы неэффективного мониторинга вредителя с помощью полового феромона лежит в области использования в ловушках таких приманок, которые были бы аттрактивны для самок. Испытания семиохемиков растительного происхождения (фенилацетальдегида в смеси с 4-метокси-2-фенэтиловым спиртом) и УФ-светодиодов в ловушках продемонстрировали гораздо более высокую эффективность мониторинга кукурузного мотылька в сравнении с половыми феромонами, причем не только в новых очагах вредоносности, но и в старых (Tóth et al., 2017; Frolov et al., 2020; Фролов и др., 2021; Фролов, 2022).

Важно отметить, что в ловушках, снабженных семиохемиками растительного происхождения или светодиодами и установленных на посевах кукурузы текущего года, процент самцов кукурузного мотылька в отловах в случае популяции, придерживающейся репродуктивной тактики «расселение до спаривания», оказывался выше 50 %. В тех регионах, где насекомые характеризовались

альтернативной репродуктивной тактикой «расселение после спаривания», доля самцов в отловах была всегда ниже 50 %. По всей видимости, обнаруженное явление не случайно – лётная активность самцов из популяций, следующих тактике «расселение после спаривания», относительно невысока, т.к. они реже покидают места выплода, где поджидают отрождения новых самок. В популяциях же, придерживающихся репродуктивной тактики «расселение до спаривания», лётная активность самцов оказывается гораздо более высокой: ведь чтобы отыскать самок, самцам следует облетать как можно больше пригодных для агрегации бабочек участков. Вероятно, процент самцов (более или менее 50 %) в отловах ловушками, снабженными бисексуальными приманками, является своего рода индикатором, указывающим на то, какой репродуктивной тактики придерживается популяция, что, впрочем, требует более детального изучения. Так или иначе, опубликованные материалы о соотношениях полов в отловах имаго кукурузного мотылька с помощью бисексуальной приманки свидетельствуют о весьма значительной межпопуляционной вариации доли самок в ловушках, установленных на разных культурах в 5 разных странах (Tóth et al., 2017), что дает основание предполагать разноразличность популяций по их репродуктивным тактикам, причем даже обитающих по соседству, например, в Словении на хмеле и в Венгрии на кукурузе.

Об обстоятельствах, которые способствовали закреплению в популяции тактики «расселение после спаривания» в новых северных очагах вредоносности кукурузного мотылька на кукурузе в Беларуси и в российском Центральном Черноземье, пока известно немного. Понятно, что до того момента, как посевы кукурузы на зерно существенно продвинулись к северу, основным кормовым ресурсом для местных особей *O. nubilalis* здесь служили посевы проса (Shpanev et al., 2019), с которым это насекомое имеет давнюю и тесную пищевую связь (Caffrey, Worthley, 1927; Anderson et al., 2003). Во II–III тысячелетии до н.э. оба введенных в культуру видов проса (обыкновенное *Panicum miliaceum* L. и щетинистое *Setaria italica* P. Beauv.) возделывали в Европе чрезвычайно широко (Лысов, 1968; De Wet et al., 1979), но в современную эпоху площади под ними неуклонно сокращаются, уступая территорию более продуктивным зернокупульным культурам (Anderson, Martin, 1949; Лысов, 1968; Patil, 2016), в т.ч. и в зерновом клине России (Марьина, 2020; АБ Экспертно-аналитический центр агробизнеса, 2021).

Рост площадей под кукурузу в новых северных областях ее выращивания, очевидно, должен способствовать переходу местных популяций вредителя на использование репродуктивной тактики «расселение до спаривания». Однако сопоставление данных отловов имаго кукурузного мотылька в Польше с помощью светоловушек, произведенных в середине 1950-х годов (Pieprzyk, Romankow, 1960), когда кукурузу только начали здесь культивировать, и спустя более чем 50-летний промежуток времени (Bereś, 2012), свидетельствует о том, что имаго местных популяций все еще свойственна характерная черта репродуктивной тактики «расселение после спаривания» – более слабый отлов самцов ловушками в сравнении с самками. Поэтому, скорее всего, репродуктивная тактика имаго кукурузного мотылька является весьма консервативным, генетически стойко закрепленным признаком.

Вместо заключения

В настоящей статье рассмотрена система взаимоувязанных адаптаций кукурузного мотылька, реализующихся в виде стратегий и тактик, обеспечивающих максимально возможную эффективность при использовании ресурсов окружающей среды. Уровень знаний о многих аспектах этой системы пока еще недостаточен и требует дальнейшего изучения и несомненной коррекции. Впрочем, основное предназначение статьи и состоит в том, чтобы наметить перспективные направления дальнейшего изучения адаптациогенеза в группе видов рода *Ostrinia*.

Представленный в статье материал свидетельствует о том, что в случае обитающих в Европе *O. scapularis* и *O. nubilalis* мы сталкиваемся с весьма сложно организованной системой популяций, которые в одних случаях разделены барьерами половой изоляции, а в других – объединены панмиксией, обеспечивающий поддержание адаптивного потенциала насекомых в широком географическом пространстве. Таким образом, эти насекомые, изменчивые по широкому спектру морфологических,

генетических, поведенческих и экологических свойств, образуют целостную популяционную систему, позволяющую им занимать широкое жизненное пространство, формируя сложный таксономический континуум *O. nubilalis* sensu lato, в рамках которого в качестве полувидов выделяются *O. nubilalis* sensu stricto и *O. scapularis*.

Для кукурузного мотылька и близких к нему форм выявлены 3 основных типа популяционных адаптаций: к тепловым условиям зоны, к различиям по увлажненности и к барьерам устойчивости кормовых растений. Все эти адаптации тесно взаимосвязаны (Frolov, 1998). Дифференциация популяций по трофическим связям логично объясняется существованием альтернативных стратегий эксплуатации растений-хозяев: генерализованной по видам растений, но специализированной по генеративной фазе их онтогенеза или специализированной по виду растения (например, кукурузе), но генерализованной по фазам онтогенеза (т.е. как генеративной, так и ювенильной фазе развития). При этом адаптации насекомых к воздействиям физических факторов среды и условиям аграрного производства тесно взаимоувязаны. Вероятнее всего, эволюция насекомых, связанная с дифференциацией по феромонному сигналу самок, протекала не одновременно, имела разную направленность, причем сначала могла идти в условиях аллопатрии и лишь потом – симпатрии.

Характеризующие проявление эволюционных стратегий и репродуктивных тактик в популяциях *Ostrinia* spp. материалы наглядно демонстрируют важнейшую роль кормового растения в эволюционной экологии растительноядного насекомого, которая определяется, в первую очередь, объемом пригодного для использования кормового ресурса и его вариацией во времени и пространстве (Southwood, 1977).

Благодарности

За ценные советы и замечания автор благодарит С.Я. Резника (ЗИН РАН) и Е.Е. Радченко (ВИР).

Вспоминая прошлое, не могу не отметить, что первый детальный анализ популяционной изменчивости представителей рода *Ostrinia* в России был опубликован именно в Трудах Всесоюзного энтомологического общества, который вышел в 1984 г. (т. 66) под редакцией замечательного ученого, профессора В.И. Тобиаса. Примечательно, что почти 30 лет спустя обзор эволюционной биологии этой интереснейшей группы насекомых выходит под редакцией продолжателя дела В.И. Тобиаса – его ученика, доктора наук С.А. Белокобыльского, в Трудах вернувшего историческое название Русского энтомологического общества.

Литература

- АБ Экспертно-аналитический центр агробизнеса. 2021. Рынок проса и пшеницы – ключевые тенденции в 2020–2021 гг. <https://ab-centre.ru/news/rynok-prosa-i-pshena-klyuchevye-tendencii-v-2020-2021-gg> (дата обращения: 23.V.2022).
- Артохин К.С., Иващенко В.Г. 2018. Особенности диагностики фитофагов, патогенов и сорных растений в системе защиты посевов кукурузы (методологические и практические аспекты). *Вестник защиты растений*, 4: 5–12.
- Грушечная И.В., Фролов А.Н., Рябчинская Т.А., Трепашко Л.И., Быковская А.В. 2015. Феромониторинг *Ostrinia nubilalis* Hbn.: проблема с аттрактивностью известных композиций. *Образование, наука и производство*, 3(12): 107–110.
- Дмитриева Т.В. 2020. Климат в Японии. *Вектор ГеоНаук*, 3(1): 79–82. <https://doi.org/10.24411/2619-0761-2020-10009>
- Калашников К.Я., Шапиро И.Д. 1962. *Вредители и болезни кукурузы*. Л.–М.: Издательство сельскохозяйственной литературы, журналов и плакатов. 192 с.
- Кожанчиков И.В. 1937. Экспериментальное исследование влияния влажности на развитие стеблевого (кукурузного) мотылька. *Итоги научно-исследовательских работ ВИЗР за 1936 г.* Л.: 361–363.
- Кожанчиков И.В. 1938. Географическое распространение и физиологические признаки *Pyrausta nubilalis* Hbn. *Зоологический журнал*, 17(2): 246–259.
- Ладыженская Л.А. 1935. Влияние температуры и влажности на динамику окукливания и вылета бабочек кукурузного мотылька. *Защита растений*, 4: 79–87.
- Ладыженская Л.А. 1937. Влияние экологических условий на выживаемость гусениц стеблевого мотылька на конопле. *Итоги научно-исследовательских работ ВИЗР за 1936 г.* Л.: 366–388.

- Лысов В.Н. 1968. *Просо*. Л.: Колос. 224 с.
- Марьина Т. 2020. Ниша для бывшего фаворита. Как выращивают просо? *Санкт-Петербургские ведомости*, 089(6687) от 27.05.2020. https://spbvedomosti.ru/news/country_and_world/nisha-dlya-byvshego-favorita-kak-vyrashchivayut-proso/ (дата обращения: 23.VI.2022).
- Мончадский А.С. 1935. О роли контактной влажности после зимней диапаузы у гусениц кукурузного мотылька. *Защита растений*, 3: 39–50.
- Насекомые, вредящие кукурузе в СССР. Справочник. 1960. М.–Л.: Издательство Академии наук СССР. 222 с.
- Павлюшин В.А. 2010. Научное обеспечение защиты растений и продовольственная безопасность России. *Защита и карантин растений*, 2: 11–15.
- Павлюшин В.А. 2018. Фитосанитарная безопасность агроэкосистем. *Применение средств дистанционного зондирования Земли в сельском хозяйстве*. СПб: ФГБНУ АФИ: 45–51. <https://doi.org/10.25695/agrophysica.2018.2.18675>
- Стоковская Т.М. 1966. *Экологические особенности размножения стеблевого мотылька на кукурузе в Черновицкой области и эффективные меры борьбы с ним*. Автореферат диссертации... кандидата биологических наук. Ростов-на-Дону. 19 с.
- Ткалич П.П. 1973. *Стеблевой мотылек и меры борьбы с ним на конопле*. Автореферат диссертации... кандидата биологических наук. Киев. 23 с.
- Трепашко Л.И., Быковская А.В. 2015. Целесообразность защиты кукурузы от стеблевого кукурузного мотылька в Беларуси. *Защита и карантин растений*, 7: 38–41.
- Трибель С.О., Стригун О.О., Бахмут О.О., Бойко М.Г. 2009. *Шкідники кукурудзи*. Київ: Колобiг. 51 с.
- Фролов А.Н. 1981. Генетический анализ «крупной» голени – таксономического признака щетконового мотылька *Ostrinia scapularis* Wlk. (Lepidoptera, Pyraustidae). *Генетика*, 17(12): 2160–2166.
- Фролов А.Н. 1982a. Репродуктивная изоляция между видами рода *Ostrinia* (Lepidoptera, Pyraustidae) как критерий их дифференциации. 1. Анализ прекопуляционных барьеров. *Зоологический журнал*, 61(3): 364–376.
- Фролов А.Н. 1982b. Репродуктивная изоляция между видами рода *Ostrinia* (Lepidoptera, Pyraustidae) как критерий их дифференциации. 2. Поиск посткопуляционных механизмов. *Зоологический журнал*, 61(4): 540–547.
- Фролов А.Н. 1982с. К истории вредной деятельности кукурузного мотылька на кукурузе в СССР. *Бюллетень ВИЗР*, 52: 15–20.
- Фролов А.Н. 1984. Биотаксономический анализ вредных видов рода *Ostrinia* Hbn. *Этология насекомых. Труды Всесоюзного энтомологического общества*, 66: 4–100.
- Фролов А.Н. 1987. Проблемы биологических форм растительноядных насекомых в связи с пищевой специализацией. *Журнал общей биологии*, 48(2): 222–229.
- Фролов А.Н. 1989a. Дифференциация видов и форм рода *Ostrinia* по способности развиваться на кукурузе. *Зоологический журнал*, 68(2): 206–217.
- Фролов А.Н. 1989b. Популяционная структура не повреждающих злаки видов рода *Ostrinia* на Украине, Северном Кавказе и в Закавказье. *Зоологический журнал*, 68(11): 71–79.
- Фролов А.Н. 1991a. Анализ трофических связей кукурузного и щетконового мотыльков (Lepidoptera, Pyraustidae) на краю кукурузного поля, заросшего полынью. *Экология*, 3: 63–69.
- Фролов А.Н. 1991b. Дифференциация видов и форм рода *Ostrinia* по способности развиваться на растениях-хозяевах: различия в физиологии или поведении при питании. *Зоологический журнал*, 70(3): 38–45.
- Фролов А.Н. 1994a. Формирование барьеров половой изоляции у кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis*: различия в стратегиях использования растений-хозяев. *Журнал общей биологии*, 55(2): 189–197.
- Фролов А.Н. 1994b. Закономерности расообразования растительноядных насекомых: *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera, Pyralidae) как модель. *Журнал общей биологии*, 55(4–5): 464–476.
- Фролов А.Н. 1994с. Географическая изменчивость популяционной структуры стеблевых мотыльков (*Ostrinia* spp.) на двудольных растениях-хозяевах и факторы, ее определяющие. *Зоологический журнал*, 73(3): 47–59.
- Фролов А.Н. 1994d. Популяционная структура и особенности эволюции в роде *Ostrinia*. *Зоологический журнал*, 73(3): 60–71.
- Фролов А.Н. 1997a. Кукурузный мотылек: факторы, влияющие на динамику численности. *Защита и карантин растений*, 1: 35–36.
- Фролов А.Н. 1997b. Кукурузный мотылек: система мероприятий и их эффективность. *Защита и карантин растений*, 6: 32–33.
- Фролов А.Н. 2022. Управление поведением вредных насекомых: световые, химические сигналы и их совместное действие. *Энтомологическое обозрение*, 101(3): 453–502.

- Фролов А.Н., Берим М.Н., Грушевая И.В., Малыш Ю.М., Рябчинская Т.А., Трепашко Л.И., Быковская А.В. 2016. Диапауза у *Ostrinia nubilalis* Hbn. из северного очага размножения на кукурузе в условиях длинного дня. *Вестник защиты растений*, 4: 89–91.
- Фролов А.Н., Грушевая И.В., Конончук А.Г. 2021. *Современные типы ловушек для мониторинга чешуекрылых на примере кукурузного мотылька. Монография*. СПб: «Наукоемкие технологии». 120 с.
- Фролов А.Н., Кузнецова Т.Л. 1983. Морфология голеней средних ног самцов *Ostrinia scapularis* (Lepidoptera, Pyraustidae) и диагностика видов рода *Ostrinia*. *Зоологический журнал*, 62(5): 714–724.
- 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: 5–11.
- Фролов А.Н., Тришкин Д.С. 1992. Факторы, влияющие на концентрацию бабочек кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera, Pyraustidae) перезимовавшего поколения в местах спаривания в Краснодарском крае. *Зоологический журнал*, 71(10): 144–148.
- Фролов А.Н., Тришкин Д.С., Дятлова К.Д., Чумаков М.А. 1996. Пространственное распределение имаго кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* в зоне развития двух поколений. *Зоологический журнал*, 75(11): 1644–1652.
- Хомякова В.О. 1962. *Кукурузный мотылек*. Л.–М.: Сельхозиздат. 35 с.
- Хомякова В.О. 1971. *Факторы, влияющие на развития, численность и вредоносность стеблевого (кукурузного) мотылька в степных районах Ставрополя*. Автореферат диссертации... кандидата биологических наук. Л. 20 с.
- Хомякова В.О. 1972. Влияние погодных условий на сроки сезонного развития и динамику численности стеблевого мотылька. *Агроклиматические критерии прогноза развития вредителей и болезней сельскохозяйственных культур*. Л.: 124–129.
- Чернышев В.Б. 2012. *Сельскохозяйственная энтомология (экологические основы): курс лекций*. М.: Издательство Триумф. 232 с.
- Шварц С.С. 1980. *Экологические закономерности эволюции*. М.: Наука. 280 с.
- Щеголев В.Н. 1934. *Кукурузный мотылек Pyrausta nubilalis* Hbn. Хозяйственное значение, экология, системы мероприятий. Л.: ВИЗР. 64 с.
- Agrawal A.A. 2000. Host-range evolution: adaptation and trade-offs in fitness of mites on alternative hosts. *Ecology*, 81(2): 500–508. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081%5B0500:HREAAT%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081%5B0500:HREAAT%5D2.0.CO;2)
- Alexandre H., Ponsard S., Bourguet D., Vitalis R., Audiot P., Cros-Arteil S., Streiff R. 2013. When history repeats itself: exploring the genetic architecture of host-plant adaptation in two closely related lepidopteran species. *PLoS one*, 8(7): e69211. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069211>
- Allison J.D., Cardé R.T. 2016. Pheromones: reproductive isolation and evolution in moths. Chapter 2. *Pheromone Communication in Moths: Evolution, Behavior, and Application*. Oakland: University of California Press: 11–23.
- Anderson E., Martin J.H. 1949. World production and consumption of millet and sorghum. *Economic Botany*, 3(3): 265–288. <https://doi.org/10.1007/BF02859097>
- Anderson P.L., Weiss M.J., Hellmich R.L., Hoffmann M.P., Wright M.G. 2003. Millet preference, effects of planting date on infestation, and adult and larval use of proso millet by *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Journal of Economic Entomology*, 96(2): 361–369. <https://doi.org/10.1093/jee/96.2.361>
- Anderson T.E., Kennedy G.G., Stinner R.E. 1984. Distribution of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae), as related to oviposition preference of the spring-colonizing generation in eastern North Carolina. *Environment Entomology*, 13(1): 248–251. <https://doi.org/10.1093/ee/13.1.248>
- Ando T., Saito O., Arai K., Takahashi N. 1980. (Z)- and (E)-12-Tetradecenyl acetates: sex pheromone components of oriental corn borer (Lepidoptera: Pyralidae). *Agricultural and Biological Chemistry*, 44: 2643–2649. <https://doi.org/10.1271/bbb1961.44.2643>
- Anglade P., Stockel J., Cooperators IWGO. 1984. Intraspecific sex-pheromone variability in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lepidoptera, Pyralidae). *Agronomie*, 4(2): 183–187. <https://doi.org/10.1051/AGRO%3A19840209>
- Arbuthnot K.D. 1944. Strains of the European corn borer in the United States. *US Department of Agriculture Technical Bulletin*, 869: 1–20.
- Austad S.N. 1984. A classification of alternative reproductive behaviors and methods for field-testing ESS models. *American Zoologist*, 24(2): 309–319. <https://doi.org/10.1093/icb/24.2.309>
- Bailey R.L., Bourguet D., Le Pallec A.H., Ponsard S. 2007. Dispersal propensity and settling preferences of European corn borers in maize field borders. *Journal of Applied Ecology*, 44(2): 385–394. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01275.x>
- Barlow C.A., Mutchmor J.A. 1963. Some effects of rainfall on the population dynamics of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) (Pyraustidae: Lepidoptera) 1. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 6(1): 21–36.

- Bartels D.W., Hutchison W.D., Udayagiri S.** 1997. Pheromone trap monitoring of Z-strain European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae): optimum pheromone blend, comparison with blacklight traps, and trap number requirements. *Journal of Economic Entomology*, **90**(2): 449–457. <https://doi.org/10.1093/jee/90.2.449>
- Beall G.** 1943. Multiple generation *Pyrausta nubilalis* Hübn. on plants other than corn in Ontario. *74th Annual Report of the Entomological Society of Ontario*: 13–15.
- Beck S.D.** 1956. Nutrition of the European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (Hbn.). IV Feeding reactions of first instar larvae. *Annals of the Entomological Society of America*, **49**(4): 399–405. <https://doi.org/10.1093/aesa/49.4.399>
- Beck S.D.** 1987. Developmental and seasonal biology of *Ostrinia nubilalis*. *Agricultural Zoology Reviews*, **2**: 59–96.
- Bell W.J.** 1990. Searching behavior patterns in insects. *Annual Review of Entomology*, **35**(1): 447–467. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.35.010190.002311>
- Bereś P.K.** 2012. Flight dynamics of *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lep., Crambidae) based on the light and pheromone trap catches in Nienadówka (south-eastern Poland) in 2006–2008. *Journal of Plant Protection Research*, **52**(1): 130–138.
- Berlocher S.H., Feder J.L.** 2002. Sympatric speciation in phytophagous insects: moving beyond controversy? *Annual Review of Entomology*, **47**: 773–815. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145312>
- Bernays E.A.** 2001. Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annual Review of Entomology*, **46**: 703–727. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.703>
- Bernays E.A., Chapman R.F.** 2007. *Host-plant selection by phytophagous insects. Contemporary topics in entomology, Vol. 2*. Springer Science & Business Media. 312 pp.
- Bethenod M.T., Thomas Y., Rousset F., Frérot B., Pélozuelo L., Genestier G., Bourguet D.** 2005. Genetic isolation between two sympatric host plant races of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hübner. II: Assortative mating and host-plant preferences for oviposition. *Heredity*, **94**(2): 264–270. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800611>
- Boo K.S., Park J.W.** 1998. Sex pheromone composition of the Asian corn borer moth, *Ostrinia furnacalis* (Guenée) (Lepidoptera: Pyralidae) in South Korea. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, **1**(1): 77–84. [https://doi.org/10.1016/S1226-8615\(08\)60008-4](https://doi.org/10.1016/S1226-8615(08)60008-4)
- Boserup E.** 2005. *The conditions of agricultural growth*. New York: Routledge. 137 pp. <https://doi.org/10.4324/9781315131450>
- Bourguet D., Bethenod M.T., Pasteur N., Viard F.** 2000. Gene flow in the European corn borer *Ostrinia nubilalis*: implications for the sustainability of transgenic insecticidal maize. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **267**(1439): 117–122. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.0975>
- Bourguet D., Ponsard S., Streiff R., Meusnier S., Audiot P., Li J., Wang Z.Y.** 2014. ‘Becoming a species by becoming a pest’ or how two maize pests of the genus *Ostrinia* possibly evolved through parallel ecological speciation events. *Molecular Ecology*, **23**: 325–342. <https://doi.org/10.1111/mec.12608>
- Bozsik G., Lakatos A., Szocs G., Tobias I.** 2019. Screening some common molecular markers and a desaturase marker, linked to sex pheromone biosynthesis, in three Z-strain and an E-strain populations of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, occurring in Central Europe. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, **54**(1): 127–136. <https://doi.org/10.1556/038.54.2019.911>
- Brindley T.A., Dicke F.F.** 1963. Significant developments in European corn borer research. *Annual Review of Entomology*, **8**: 155–176. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.08.010163.001103>
- Brockmann H.J.** 2001. The evolution of alternative strategies and tactics. *Advances in the Study of Behavior*, **30**: 1–51.
- Bush G.L.** 1994. Sympatric speciation in animals: new wine in old bottles. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**(8): 285–288. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90031-0](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90031-0)
- Buske M.C., Witkowski J.F.** 1985. Leaf feeding resistance and 1st-brood European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hubner (Lepidoptera, Pyralidae), larval mortality. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **58**(3): 373–377.
- Caffrey D.J., Worthley L.H.** 1927. A progress report on the investigations of the European corn borer. *US Department of Agriculture Department Bulletin*, **1476**: 1–155.
- Calcagno V., Bonhomme V., Thomas Y., Singer M.C., Bourguet D.** 2010. Divergence in behaviour between the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, and its sibling species *Ostrinia scapularis*: adaptation to human harvesting? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**(1694): 2703–2709. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0433>
- Calcagno V., Thomas Y., Bourguet D.** 2007. Sympatric host races of the European corn borer: adaptation to host plants and hybrid performance. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**(5): 1720–1729. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01391.x>
- Campos F., Atkinson J., Arnason J.T., Philogène B.J.R., Morand P., Werstiuk N.H., Timmins G.** 1989. Toxicokinetics of 2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one (DIMBOA) in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hübner). *Journal of Chemical Ecology*, **15**: 1989–2001. <https://doi.org/10.1007/BF01207432>
- Capinera J.** 2005. European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hubner) (Insecta: Lepidoptera: Pyralidae). *EDIS*, **2002**(8): EENY–156. <https://doi.org/10.32473/edis-in313-2000>

- Cardé R.T., Haynes K.F. 2004. Structure of the pheromone communication. *Advances in Insect Chemical Ecology*. Cambridge: 283–332.
- Cardé R.T., Kochansky J., Stimmel J.F., Wheeler A.G., Roelofs W.L. 1975. Sex pheromone of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*): cis- and trans-responding males in Pennsylvania. *Environmental Entomology*, **4**(3): 413–414. <https://doi.org/10.1093/ee/4.3.413>
- Cardé R.T., Roelofs W.L., Harrison R.G., Vawter A.T., Brussard P.F., Mutuura A., Munroe E. 1978. European corn borer: pheromone polymorphism or sibling species? *Science*, **199**(4328): 555–556. <https://doi.org/10.1126/science.199.4328.555>
- Caro T.M., Bateson P. 1986. Organization and ontogeny of alternative tactics. *Animal Behaviour*, **34**(5): 1483–1499. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80219-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80219-6)
- Chen Y.H., Schoville S.D. 2018. Editorial overview: Ecology: Ecological adaptation in agroecosystems: novel opportunities to integrate evolutionary biology and agricultural entomology. *Current Opinion in Insect Science*, **26**: iv–viii. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.03.003>
- Cheng Z.Q., Xiao J.C., Huang X.T., Chen D.L., Li J.Q., He Y.S., Huang S.R., Luo Q.C., Yang C.M., Yang T.H. 1981. Sex pheromone components isolated from China corn borer, *Ostrinia furnacalis* Guenee (Lepidoptera: Pyralidae), (E)- and (Z)-12-tetradecenyl acetates. *Journal of Chemical Ecology*, **7**(5): 841–851. <https://doi.org/10.1007/BF00992382>
- Chiang H.C. 1978. Pest management in corn. *Annual Review of Entomology*, **23**: 101–123. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.23.010178.000533>
- Chiang H.C., Hodson A.C. 1972. Population fluctuation of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, at Waseca, Minnesota, 1948–70. *Environmental Entomology*, **1**(1): 7–16. <https://doi.org/10.1093/ee/1.1.7>
- Cianchi R., Maini S., Bullini L. 1980. Genetic distance between pheromone strains of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*: different contribution of variable substrate, regulatory and nonregulatory enzymes. *Heredity*, **45**(3): 383–388. <https://doi.org/10.1038/hdy.1980.80>
- Clark C.A. 1939. Host plants and seasonal development of the European corn borer in New Jersey. *Journal of Economic Entomology*, **32**(4): 516–520. <https://doi.org/10.1093/jee/32.4.516>
- Coates B.S., Dopman E.B., Wanner K.W., Sappington T.W. 2018. Genomic mechanisms of sympatric ecological and sexual divergence in a model agricultural pest, the European corn borer. *Current Opinion in Insect Science*, **26**: 50–56. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.01.005>
- Coates B.S., Kozak G.M., Kim K.S., Sun J., Wang Y., Fleischer S.J., Dopman E.B., Sappington T.W. 2019. Influence of host plant, geography and pheromone strain on genomic differentiation in sympatric populations of *Ostrinia nubilalis*. *Molecular Ecology*, **28**: 4439–4452. <https://doi.org/10.1111/mec.15234>
- Cooper W.S., Kaplan R.H. 1982. Adaptive “coin-flipping”: a decision-theoretic examination of natural selection for random individual variation. *Journal of Theoretical Biology*, **94**(1): 135–151. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(82\)90336-8](https://doi.org/10.1016/0022-5193(82)90336-8)
- Cordillot F. 1987. Population movements and oviposition flights of European corn borer (*Ostrinia nubilalis* Hbn.; Lep.: Pyralidae) in maize. Working Group “Use of Pheromones and Other Semiochemicals in Integrated Control”. Neustadt, 8–12 Sept. 1986, IOBC WPRS Bulletin, **10**(3): 61–62.
- Cordillot F., Duelli P. 1989. Adaptive dispersal in the European corn borer *Ostrinia nubilalis* (Lep.: Pyralidae) in northwestern Switzerland. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, **24**(1–2): 65–71.
- Corrêa A.S., Cordeiro E.M., Omoto C. 2019. Agricultural insect hybridization and implications for pest management. *Pest Management Science*, **75**(11): 2857–2864. <https://doi.org/10.1002/ps.5495>
- Dalecky A., Ponsard S., Bailey R.I., Péliissier C., Bourguet D. 2006. Resistance evolution to Bt crops: predispersal mating of European corn borers. *PLoS Biology*, **4**(6): e181. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040181>
- De Pasqual C., Groot A.T., Mappes J., Burdfield-Steel E. 2021. Evolutionary importance of intraspecific variation in sex pheromones. *Trends in Ecology & Evolution*, **36**(9): 848–859. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.05.005>
- De Wet J.M.J., Oestry-Stidd L.L., Cubero J.I. 1979. Origins and evolution of foxtail millets (*Setaria italica*). *Journal d'Agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée*, **26**(1): 53–64.
- Dekker T., Kárpáti Z. 2020. Coding and evolution of pheromone preference in moths. *Insect Sex Pheromone Research and Beyond*. Singapore: Springer: 265–286.
- Dent D., Binks R.H. 2020. *Insect pest management*. 3rd edition. Ascot, UK: CABI. 378 pp.
- DeRozari M.B., Showers W.B., Shaw R.H. 1977. Environment and the sexual activity of the European corn borer. *Environmental Entomology*, **6**(5): 657–665. <https://doi.org/10.1093/ee/6.5.657>
- Derrick M.E., Van Duyn J.W., Sorenson C.E., Kennedy G.G. 1992. Effect of pheromone trap placement on capture of male European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) in three North Carolina crops. *Environmental Entomology*, **21**(2): 240–246. <https://doi.org/10.1093/ee/21.2.240>
- Dicke F.F. 1932. Studies on the host plants of the European corn borer, *Pyrausta nubilalis* Hübner, in southeastern Michigan. *Journal of Economic Entomology*, **25**(4): 868–878. <https://doi.org/10.1093/jee/25.4.868>

- Diehl S.R., Bush G.L. 1984. An evolutionary and applied perspective of insect biotypes. *Annual Review of Entomology*, **29**: 471–504. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.29.010184.002351>
- Dively G.P., Venugopal P.D., Bean D., Whalen J., Holmstrom K., Kuhar T.P., Doughty H.B., Patton T., Cissel W., Hutchison W.D. 2018. Regional pest suppression associated with widespread Bt maize adoption benefits vegetable growers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **115**(13): 3320–3325. <https://doi.org/10.1073/pnas.1720692115>
- Dobzhansky T. 1941. *Genetics and the origin of species*. 2nd edition. New York: Columbia University Press. xvii + 446 pp.
- Dominey W.J. 1984. Alternative mating tactics and evolutionarily stable strategies. *American Zoologist*, **24**(2): 385–396. <https://doi.org/10.1093/icb/24.2.385>
- Dopman E.B. 2011. Genetic hitchhiking associated with life history divergence and colonization of North America in the European corn borer moth. *Genetica*, **139**: 565–573. <https://doi.org/10.1007/s10709-010-9514-4>
- Dopman E.B., Bogdanowicz S.M., Harrison R.G. 2004. Genetic mapping of sexual isolation between E and Z pheromone strains of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*). *Genetics*, **167**(1): 301–309. <https://doi.org/10.1534/genetics.167.1.301>
- Dopman E.B., Pérez L., Bogdanowicz S.M., Harrison R.G. 2005. Consequences of reproductive barriers for genealogical discordance in the European corn borer. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **102**(41): 14706–14711. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502054102>
- Dopman E.B., Robbins P.S., Seaman A. 2010. Components of reproductive isolation between North American pheromone strains of the European corn borer. *Evolution*, **64**(4): 881–902. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00883.x>
- Dorhout D.L., Sappington T.W., Rice M.E. 2008. Evidence for obligate migratory flight behavior in young European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) females. *Environmental Entomology*, **37**(5): 1280–1290. <https://doi.org/10.1093/ee/37.5.1280>
- Drès M., Mallet J. 2002. Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **357**(1420): 471–492. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1059>
- Dunbar R.I.M. 1982. Intraspecific variations in mating strategy. *Perspectives in ethology*, Vol. V. New York: Plenum: 385–431. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7578-8_9
- Durant J.A., Manley D.G., Cardé R.T. 1986. Monitoring of the European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) in South Carolina using pheromone traps. *Journal of Economic Entomology*, **79**(6): 1539–1543. <https://doi.org/10.1093/jee/79.6.1539>
- Eltahlawy H.S., Buckner J.S., Foster S.P. 2007. Regulation of pheromone biosynthesis in the “Z strain” of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, **65**(1): 29–38. <https://doi.org/10.1002/arch.20175>
- Enos A.N., Kozak G.M. 2021. Elevated temperature increases reproductive investment in less preferred mates in the invasive European corn borer moth. *Ecology and Evolution*, **11**(17): 12064–12074. <https://doi.org/10.1002/ece3.7972>
- Fadamiro H.Y., Baker T.C. 1999. Reproductive performance and longevity of female European corn borer, *Ostrinia nubilalis*: effects of multiple mating, delay in mating, and adult feeding. *Journal of Insect Physiology*, **45**(4): 385–392. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(98\)00137-1](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(98)00137-1)
- Foster S.P. 2004. Fatty acid and sex pheromone changes and the role of glandular lipids in the Z-strain of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hübner). *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, **56**(2): 73–83. <https://doi.org/10.1002/arch.10146>
- Frolov A.N. 1998. Variation in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, and allies (Lepidoptera, Pyralidae). *Mémoires de la Société royale belge d'Entomologie*, **38**: 71–105.
- Frolov A.N., Audiot P., Bourguet D., Kononchuk A.G., Malysh J.M., Ponsard S., Streiff R., Tokarev Y.S. 2012. From Russia with love: genetic differentiation in trilobed uncus *Ostrinia* spp. follows food plant, not hairy legs. *Heredity*, **108**(2): 147–156. <https://doi.org/10.1038/hdy.2011.58>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00779.x>
- Frolov A.N., Grushevaya I.V. 2019. Non-randomness of fluctuations in the European corn borer *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) (Lepidoptera, Crambidae) long-term population dynamics in Krasnodar Territory. *Entomological Review*, **99**(1): 33–44. <https://doi.org/10.1134/S0013873818090056>
- Frolov A.N., Grushevaya I.V. 2020. Role of meteorological factor in long-term population dynamics of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hbn., in Krasnodar Area: the analysis of life tables. *Agricultural Biology*, **55**(1): 184–193. <https://doi.org/10.15389/agrobiol.2020.1.184eng>
- Frolov A.N., Grushevaya I.V., Kononchuk A.G. 2020. LEDS and semiochemicals vs. sex pheromones: tests of the European corn borer attractivity in the Krasnodar territory. *Plant Protection News*, **4**: 270–274. <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-4-13989>

- Fry J.D. 2003. Detecting ecological trade-offs using selection experiments. *Ecology*, **84**(7): 1672–1678. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084%5B1672:DETUSE%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084%5B1672:DETUSE%5D2.0.CO;2)
- Fu X., Tabata J., Takanashi T., Ohno S., Tatsuki S., Ishikawa Y., Huang Y., Honda H. 2004. Female sex pheromone of *Ostrinia orientalis* – throwing a light on the relationship between *O. orientalis* and the European corn borer, *O. nubilalis*. *Chemoeology*, **14**(3): 175–180. <https://doi.org/10.1007/s00049-004-0273-5>
- Futuyma D.J., Moreno G. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**: 207–233. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.001231>
- Gaspers C. 2010. *The European corn borer (Ostrinia nubilalis, Hbn.), its susceptibility to the Bt-toxin Cry1F, its pheromone races and its gene flow in Europe in view of an insect resistance management*. PhD Thesis, RWTH Aachen. 109 pp.
- Glover T.J., Campbell M.G., Linn C.E., Roelofs W.L. 1991. Unique sex chromosome mediated behavioral response specificity of hybrid male European corn borer moths. *Experientia*, **47**(9): 980–984. <https://doi.org/10.1007/BF01929897>
- Glover T., Campbell M., Robbins P., Roelofs W. 1990. Sex-linked control of sex pheromone behavioral responses in European corn-borer moths (*Ostrinia nubilalis*) confirmed with TPI marker gene. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, **15**(2): 67–77. <https://doi.org/10.1002/arch.940150202>
- Gould F. 1983. Genetics of plant-herbivore systems: interactions between applied and basic study. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. New York: Academic Press: 599–654. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-209160-5.50027-1>
- Green R.E., Cornell S.J., Scharlemann J.P.W., Balmford A. 2005. Farming and the fate of wild nature. *Science*, **307**(5709): 550–555. <https://doi.org/10.1126/science.1106049>
- Gripenberg S., Mayhew P.J., Parnell M., Roslin T. 2010. A meta-analysis of preference–performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters*, **13**(3): 383–393. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01433.x>
- Groot A.T., Marr M., Schöfl G., Lorenz S., Svatos A., Heckel D.G. 2008. Host strain specific sex pheromone variation in *Spodoptera frugiperda*. *Frontiers in Zoology*, **5**: 20. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-5-20>
- Gschloessl B., Beyne E., Audiot P., Bourguet D., Streiff R. 2013. De novo transcriptomic resources for two sibling species of moths: *Ostrinia nubilalis* and *O. scapularis*. *BMC Research Notes*, **6**: 73. <https://doi.org/10.1186/1756-0500-6-73>
- Guthrie W.D., Dicke F.F., Neiswander C.R. 1960. Leaf and sheath feeding resistance to the European corn borer in eight inbred lines of dent corn. *Ohio Agricultural Experiment Station Research Bulletin*, **860**: 1–38.
- Guthrie W.D., Huggans J.L., Chatterji S.M. 1969. Influence of corn pollen on the survival and development of second-brood larvae of the European corn borer. *Iowa State Journal of Science*, **44**(2): 185–192.
- Guthrie W.D., Huggans J.L., Chatterji S.M. 1970. Sheath and collar feeding resistance to the second-brood European corn borer in six inbred lines of dent corn. *Iowa State Journal of Science*, **44**(3): 297–311.
- Guthrie W.D., Tseng C.T., Russell W.A., Coats J.R., Robbins J.C., Tollefson J.J. 1986a. DIMBOA content at seven stages of plant development in a maize synthetic cultivar. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **59**(2): 356–360.
- Guthrie W.D., Wilson R.L., Coats J.R., Robbins J.C., Tseng C.T., Jarvis J.L., Russell W.A. 1986b. European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) leaf-feeding resistance and DIMBOA content in inbred lines of dent maize grown under field versus greenhouse conditions. *Journal of Economic Entomology*, **79**(6): 1492–1496. <https://doi.org/10.1093/jee/79.6.1492>
- Harrison R.G., Vawter A.T. 1977. Allozyme differentiation between pheromone strains of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. *Annals of the Entomological Society of America*, **70**(5): 717–720. <https://doi.org/10.1093/aesa/70.5.717>
- Hedin P.A., Davis F.M., Williams W.P. 1993. 2-hydroxy-4,7-dimethoxy-1,4-benzoxazin-3-one (N-O-Me-DIMBOA), a possible toxic factor in corn to the southwestern corn borer. *Journal of Chemical Ecology*, **19**(3): 531–542. <https://doi.org/10.1007/BF00994323>
- Hodgson B.E. 1928. The host plants of the European corn borer in New England. *US Department of Agriculture Bulletin*, **77**: 1–64.
- Hopper K.R. 1999. Risk-spreading and bet-hedging in insect population biology. *Annual Review of Entomology*, **44**(1): 535–560. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.44.1.535>
- Hopper K.R., Rosenheim J.A., Prout T., Oppenheim S.J. 2003. Within-generation bet hedging: a seductive explanation? *Oikos*, **101**(1): 219–222. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12051.x>
- Huang Y., Takanashi T., Hoshizaki S., Tatsuki S., Ishikawa Y. 2002. Female sex pheromone polymorphism in adzuki bean borer, *Ostrinia scapularis*, is similar to that in European corn borer, *O. nubilalis*. *Journal of Chemical Ecology*, **28**(3): 533–539. <https://doi.org/10.1023/A:1014540011854>
- Huber L.L., Neiswander C.R., Salter R.M. 1928. The European corn borer and its environment. *Ohio Agricultural Experiment Station Bulletin*, **429**: 1–196.
- 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.

- Hutchison W.D., Burkness E.C., Mitchell P.D., Moon R.D., Leslie T.W., Fleischer S.J., Abrahamson M., Hamilton K.L., Steffey K.L., Gray M.E., Hellmich R.L., Kaster L.V., Hunt T.E., Wright R.J., Pecinovsky K., Rabaey T.L., Flood B.R., Raun E.S. 2010. Areawide suppression of European corn borer with Bt maize reaps savings to non-Bt maize growers. *Science*, **330**(6001): 222–225. <https://doi.org/10.1126/science.1190242>
- Ishikawa Y., Fujii T. 2020. Molecular bases for the biosynthesis of species-specific sex pheromones in the genus *Ostrinia* (Lepidoptera: Crambidae). *Insect Sex Pheromone Research and Beyond. Entomology Monographs*. Singapore: Springer: 151–167. https://doi.org/10.1007/978-981-15-3082-1_7
- Ishikawa Y., Takanashi T., Kim C.G., Hoshizaki S., Tatsuki S., Huang Y. 1999. *Ostrinia* spp. in Japan: their host plants and sex pheromones. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **91**: 237–244. https://doi.org/10.1007/978-94-017-1890-5_30
- Jablonowski J. 1897. A kukoricamoly, *Botys nubilalis* Hüb. *Rovartani Lapok*, **4**(10): 10–13.
- Jaenike J. 1990. Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**: 243–273. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.001331>
- Jeger M.J. 1999. Improved understanding of dispersal in crop pest and disease management: current status and future directions. *Agricultural and Forest Meteorology*, **97**(4): 331–349. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(99\)00076-3](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(99)00076-3)
- Jermey T. 1984. Evolution of insect/host plant relationships. *The American Naturalist*, **124**(5): 609–630. <https://doi.org/10.1086/284302>
- Jurenka R.A., Roelofs W.L. 1989. Characterization of the acetyltransferase used in pheromone biosynthesis in moths: specificity for the Z isomer in Tortricidae. *Insect Biochemistry*, **19**(7): 639–644. [https://doi.org/10.1016/0020-1790\(89\)90098-X](https://doi.org/10.1016/0020-1790(89)90098-X)
- Kareiva P. 1983. Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. New York: Academic Press: 259–290.
- Kárpáti Z., Fejes-Tóth A., Bognár C., Szőke C., Bónis P., Marton L.C., Molnár B.P. 2016. Pheromone-based monitoring of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) in Hungary. *Maydica*, **61**(2): 1–7.
- Kárpáti Z., Molnár B., Szőcs G. 2007. Pheromone titer and mating frequency of E- and Z-strains of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*: fluctuation during scotophase and age dependence. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, **42**(2): 331–341. <https://doi.org/10.1556/aphyt.42.2007.2.15>
- Kennedy G.G., Storer N.P. 2000. Life systems of polyphagous arthropod pests in temporally unstable cropping systems. *Annual Review of Entomology*, **45**: 467–493. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.467>
- Kim C.G., Hoshizaki S., Huang Y.P., Tatsuki S., Ishikawa Y. 1999. Usefulness of mitochondrial COII gene sequences in examining phylogenetic relationships in the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis*, and allied species (Lepidoptera: Pyralidae). *Applied Entomology and Zoology*, **34**(4): 405–412. <https://doi.org/10.1303/aez.34.405>
- Kira M.T., Guthrie W.D., Huggans J.L. 1969. Effect of drinking water on production of eggs by the European corn borer. *Journal of Economic Entomology*, **62**(6): 1366–1368. <https://doi.org/10.1093/jee/62.6.1366>
- Klun J.A., Bierl-Leonhardt B.A., Schwarz M., Litsinger J.A., Barrion A.T., Chiang H.C., Zhung X.J. 1980. Sex pheromone of the Asian corn borer moth. *Life Sciences*, **27**(17): 1603–1606. [https://doi.org/10.1016/0024-3205\(80\)90570-6](https://doi.org/10.1016/0024-3205(80)90570-6)
- Klun J.A., Brindley T.A. 1970. Cis-11-tetradecenyl acetate, a sex stimulant of the European corn borer. *Journal of Economic Entomology*, **63**(3): 779–780. <https://doi.org/10.1093/jee/63.3.779>
- Klun J.A., Chapman O.L., Mathes K.C., Wojtkowsky P.W., Beroza M., Sonnet P.E. 1973. Insect sex pheromones: minor amount of opposite geometrical isomer critical to attraction. *Science*, **181**(4100): 661–663. <https://doi.org/10.1126/science.181.4100.661>
- Klun J.A., Cooperators. 1975. Insect sex pheromones: intraspecific pheromonal variability of *Ostrinia nubilalis* in North America and Europe. *Environment Entomology*, **4**(6): 891–894. <https://doi.org/10.1093/ee/4.6.891>
- Klun J.A., Guthrie W.D., Hallauer A.R., Russell W.A. 1970. Genetic nature of the concentration of 2,4-dihydroxy-7-methoxy 2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one and resistance to the European corn borer in a diallel set of eleven maize inbreds. *Crop Science*, **10**(1): 87–90. <https://doi.org/10.2135/CROPSCI1970.0011183X001000010032X>
- Klun J.A., Huettel M.D. 1988. Genetic regulation of sex pheromone production and response: interaction of sympatric pheromonal types of European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Chemical Ecology*, **14**(11): 2047–2061. <https://doi.org/10.1007/BF01014249>
- Klun J.A., Maini S. 1979. Genetic basis of an insect chemical communication system: the European corn borer. *Environmental Entomology*, **8**(3): 423–426. <https://doi.org/10.1093/ee/8.3.423>
- Klun J.A., Robinson J.F. 1969. Concentration of two 1,4-benzoxazinones in dent corn at various stages of development of the plant and its relation to resistance of the host plant to the European corn borer. *Journal of Economic Entomology*, **62**(1): 214–220. <https://doi.org/10.1093/jee/62.1.214>
- Klun J.A., Tipton C.L., Brindley T.A. 1967. 2,4-Dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one (DIMBOA), an active agent in the resistance of maize to the European corn borer. *Journal of Economic Entomology*, **60**(6): 1529–1533. <https://doi.org/10.1093/jee/60.6.1529>

- Kochansky J., Cardé R.T., Liebherr J., Roelofs W.L. 1975. Sex pheromone of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae), in New York. *Journal of Chemical Ecology*, **1**(2): 225–231. <https://doi.org/10.1007/BF00987871>
- Koutroumpa F.A., Groot A.T., Dekker T., Heckel D.G. 2016. Genetic mapping of male pheromone response in the European corn borer identifies candidate genes regulating neurogenesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**(42): E6401–E6408. <https://doi.org/10.1073/pnas.1610515113>
- Landolt P.J., Phillips T.W. 1997. Host plant influences on sex pheromone behavior of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, **42**(1): 371–391. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.42.1.371>
- Lassance J.M. 2010. Journey in the *Ostrinia* world: from pest to model in chemical ecology. *Journal of Chemical Ecology*, **36**(10): 1155–1169. <https://doi.org/10.1007/s10886-010-9856-5>
- Lassance J.M. 2016. The European corn borer *Ostrinia nubilalis*: exotic pest and model system to study pheromone evolution and speciation. *Pheromone Communication in Moths: Evolution, Behavior, and Application*. Oakland, CA.: University of California Press: 233–244. <https://doi.org/10.1525/9780520964433-016>
- Lassance J.M., Groot A.T., Liénard M.A., Antony B., Borgwardt C., Andersson F., Hedenström E., Heckel D.G., Löfstedt C. 2010. Allelic variation in a fatty-acyl reductase gene causes divergence in moth sex pheromones. *Nature*, **466**(7305): 486–489. <https://doi.org/10.1038/nature09058>
- Lassance J.M., Liénard M.A., Antony B., Qian S., Fujii T., Tabata J., Ishikawa Y., Löfstedt C. 2013. Functional consequences of sequence variation in the pheromone biosynthetic gene pgFAR for *Ostrinia* moths. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**(10): 3967–3972. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208706110>
- Lassance J.M., Löfstedt C. 2009. Concerted evolution of male and female display traits in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. *BMC Biology*, **7**: 10. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-7-10>
- Leary G.P., Allen J.E., Bunger P.L., Luginbill J.B., Linn C.E., Macallister I.E., Kavanaugh M.P., Wanner K.W. 2012. Single mutation to a sex pheromone receptor provides adaptive specificity between closely related moth species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**(35): 14081–14086. <https://doi.org/10.1073/pnas.1204661109>
- Lee D.A. 1988. Factors affecting mortality of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hübner), in Alberta. *The Canadian Entomologist*, **120**(10): 841–853. <https://doi.org/10.4039/Ent120841-10>
- Leniaud L., Audiot P., Bourguet D., Frérot B., Genestier G., Lee S.F., Malausa T., Le Pallec A.H., Souqual M.C., Ponsard S. 2006. Genetic structure of European and Mediterranean maize borer populations on several wild and cultivated host plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **120**(1): 51–62. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00427.x>
- Leppik E. 2011. *Reproductive isolation and host plant specialization in European corn borer pheromone strains*. PhD Thesis. Université Paris, France. 178 pp.
- Leppik E., Frérot B. 2012. Volatile organic compounds and host-plant specialization in European corn borer E and Z pheromone races. *Chemoecology*, **22**(2): 119–129. <https://doi.org/10.1007/s00049-012-0104-z>
- Liebherr J., Roelofs W. 1975. Laboratory hybridization and mating period studies using two pheromone strains of *Ostrinia nubilalis*. *Annals of the Entomological Society of America*, **68**(2): 305–309. <https://doi.org/10.1093/aesa/68.2.305>
- Linn C.E., Young M.S., Gendle M., Glover T.J., Roelofs W.L. 1997. Sex pheromone blend discrimination in two races and hybrids of the European corn borer moth, *Ostrinia nubilalis*. *Physiological Entomology*, **22**(3): 212–223. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1997.tb01161.x>
- Lorenz H.N. 1993. *Untersuchungen zur Verbreitung des Maiszünslers (Ostrinia nubilalis Hbn.) in Beifuß (Artemisia vulgaris L.) und Mais (Zea mays L.), zu Überwinterung und Falterschlupf sowie zur Überwachung seiner Z-Rasse mittels Pheromonfallen*. PhD Thesis, Georg-August-Universität Göttingen, Landw. Fak. 210 S.
- Ma P.W.K., Roelofs W.L. 1995a. Anatomy of the neurosecretory cells in the cerebral and subesophageal ganglia of the female European corn borer moth, *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, **24**(3): 343–359. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(94\)00018-L](https://doi.org/10.1016/0020-7322(94)00018-L)
- Ma P.W.K., Roelofs W.L. 1995b. Calcium involvement in the stimulation of sex pheromone production by PBAN in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, **25**(4): 467–473. [https://doi.org/10.1016/0965-1748\(94\)00086-E](https://doi.org/10.1016/0965-1748(94)00086-E)
- Ma P.W.K., Roelofs W.L. 2002. Sex pheromone gland of the female European corn borer moth, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera, Pyralidae): ultrastructural and biochemical evidences. *Zoological Science*, **19**(5): 501–511. <https://doi.org/10.2108/zsj.19.501>
- Malausa T., Bethenod M.T., Bontemps A., Bourguet D., Cornuet J.M., Ponsard S. 2005. Assortative mating in sympatric host races of the European corn borer. *Science*, **308**(5719): 258–260. <https://doi.org/10.1126/science.1107577>
- Malausa T., Dalecky A., Ponsard S., Audiot P., Streiff R., Chaval Y., Bourguet D. 2007a. Genetic structure and gene flow in French populations of two *Ostrinia* taxa: host races or sibling species? *Molecular Ecology*, **16**(20): 4210–4222. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03457.x>

- Malausau T., Leniaud L., Martin J.F., Audiot P., Bourguet D., Ponsard S., Lee S.F., Harrison R.G., Dopman E.** 2007b. Molecular differentiation at nuclear loci in French host races of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*). *Genetics*, **176**(4): 2343–2355. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.072108>
- Malausau T., Péliissié B., Piveteau V., Pelissier C., Bourguet D., Ponsard S.** 2008. Differences in oviposition behaviour of two sympatric sibling species of the genus *Ostrinia*. *Bulletin of Entomological Research*, **98**(2): 193–201. <https://doi.org/10.1017/S0007485307005536>
- Martel C., Réjasse A., Rousset F., Bethenod M.T., Bourguet D.** 2003. Host-plant-associated genetic differentiation in Northern French populations of the European corn borer. *Heredity*, **90**(2): 141–149. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800186>
- Mason C.E., Rice M.E., DiFonzo C.D., Porter R.P.** (Eds). 2018. *European corn borer: ecology, management, association with other corn pests*. North Central Regional Extension Publication No. NCR 0327. Ames, Iowa: Iowa State University. 81 pp.
- Mason C.E., Stromdahl E.Y., Pesek J.D.** 1997. Placement of pheromone traps within the vegetation canopy to enhance capture of male European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Economic Entomology*, **90**(3): 795–800. <https://doi.org/10.1093/jee/90.3.795>
- Matsubayashi K.W., Ohshima I., Nosil P.** 2010. Ecological speciation in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **134**(1): 1–27. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2009.00916.x>
- Mayhew P.J.** 1997. Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos*, **79**(3): 417–428. <https://doi.org/10.2307/3546884>
- Mayhew P.J.** 2001. Herbivore host choice and optimal bad motherhood. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**(4):165–167. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)02099-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02099-1)
- Maynard Smith J.** 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press. 224 pp. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511806292>
- Mayr E.** 1963. *Animal species and evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press. 797 pp.
- Mazzi D., Dorn S.** 2012. Movement of insect pests in agricultural landscapes. *Annals of Applied Biology*, **160**(2): 97–113. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2012.00533.x>
- Michaud J.P.** 1990. Conditions for the evolution of polyphagy in herbivorous insects. *Oikos*, **57**(2): 278–279. <https://doi.org/10.2307/3565951>
- Midamegbe A., Vitalis R., Malausau T., Delava E., Cros-Arteil S., Streiff R.** 2011. Scanning the European corn borer (*Ostrinia* spp.) genome for adaptive divergence between host-affiliated sibling species. *Molecular Ecology*, **20**(7): 1414–1430. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05035.x>
- Mikić S., Ahmad S.** 2018. Benzoxazinoids – protective secondary metabolites in cereals: The role and application. *Ratarstvo i Povrtarstvo*, **55**(1): 49–57. <https://doi.org/10.5937/RATPOV55-12211>
- Milne A.E., Bell J.R., Hutchison W.D., van den Bosch F., Mitchell P.D., Crowder D., Parnell S., Whitmore A.P.** 2015. The effect of farmers' decisions on pest control with Bt crops: a billion dollar game of strategy. *PLoS Computational Biology*, **11**(12): e1004483. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004483>
- Moreau J., Desouhant E., Louâpre P., Goubault M., Rajon E., Jarrige A., Menu F., Thiéry D.** 2017. How host plant and fluctuating environments affect insect reproductive strategies? *Insect-Plant Interactions in a Crop Protection Perspective*: 259–287. <http://doi.org/10.1016/bs.abr.2016.09.008>
- Mutuura A., Munroe E.** 1970. Taxonomy and distribution of the European corn borer and allied species: genus *Ostrinia* (Lepidoptera: Pyralidae). *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, **102** (Supplement S71): 1–112. <https://doi.org/10.4039/entm10271fv>
- Neiswander C.R., Huber L.L.** 1927. The European corn borer in weeds and truck crops in Ohio. *Journal of Economic Entomology*, **20**(2): 344–251. <https://doi.org/10.1093/jee/20.2.344>
- Neiswander C.R., Huber L.L.** 1929. Height and silking as factors influencing European corn borer population. *Annals of the Entomological Society of America*, **22**(3): 527–542. <https://doi.org/10.1093/aesa/22.3.527>
- Niemeyer H.M.** 2009. Hydroxamic acids derived from 2-hydroxy-2 H-1,4-benzoxazin-3 (4 H)-one: key defense chemicals of cereals. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **57**(5): 1677–1696. <https://doi.org/10.1021/jf8034034>
- Niemeyer H.M., Perez F.J.** 1995. Potential of hydroxamic acids in the control of cereal pests, diseases, and weeds. *Allelopathy. Organisms, Processes, and Applications*, **582**(19): 260–270. <https://doi.org/10.1021/bk-1995-0582.ch019>
- Nosil P.** 2012. *Ecological speciation*. Oxford: Oxford University Press. 280 pp.
- Oliveira R.F., Taborsky M., Brockmann H.J.** (Eds). 2008. *Alternative reproductive tactics: an integrative approach*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 507 pp.
- Orsucci M., Audiot P., Dorkeld F., Pommier A., Vabre M., Gschloessl B., Rialle S., Severac D., Bourguet D., Streiff R.** 2018a. Larval transcriptomic response to host plants in two related phytophagous lepidopteran species: implications for host specialization and species divergence. *BMC Genomics*, **19**: 265. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4589-x>

- Orsucci M., Audiot P., Nidelet S., Dorkeld F., Pommier A., Vabre M., Severac D., Rohmer M., Gschloessl B., Streiff R. 2018b. Transcriptomic response of female adult moths to host and non-host plants in two closely related species. *BMC Evolutionary Biology*, **18**: 145. <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1257-3>
- Orsucci M., Audiot P., Pommier A., Raynaud C., Ramora B., Zanetto A., Bourguet D., Streiff R. 2015. Host specialization involving attraction, avoidance and performance, in two phytophagous moth species. *Journal of Evolutionary Biology*, **29**(1): 114–125. <https://doi.org/10.1111/jeb.12766>
- Palmer D.F., Schenk T.C., Chiang H.C. 1985. Dispersal and voltinism adaptation of the European corn borer in North America, 1917–1977. *Agricultural Experiment Station Bulletin AD-SB-2716*. University of Minnesota: 1–31.
- Patch L.H. 1942. Height of corn as a factor in egg laying by the European corn borer moth in the one-generation area. *Journal of Agricultural Research*, **64**(9): 503–517.
- Patil J.V. (ed.). 2016. *Millet and sorghum: biology and genetic improvement*. John Wiley & Sons. 459 pp.
- Pélissier B., Crossley M.S., Cohen Z.P., Schoville S.D. 2018. Rapid evolution in insect pests: the importance of space and time in population genomics studies. *Current Opinion in Insect Science*, **26**: 8–16. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.12.008>
- Pélissier B., Ponsard S., Tokarev Y.S., Audiot P., Pélissier C., Sabatier R., Meusnier S., Chaufaux J., Delos M., Campan E., Malysh J.M., Frolov A.N., Bourguet D. 2010. Did the introduction of maize into Europe provide enemy-free space to *Ostrinia nubilalis*? Parasitism differences between two sibling species of the genus *Ostrinia*. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**(2): 350–361. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01903.x>
- Pélozuelo L., Frérot B. 2007. Monitoring of European corn borer with pheromone-baited traps: review of trapping system basics and remaining problems. *Journal of Economic Entomology*, **100**(6): 1797–1807. <https://doi.org/10.1093/jee/100.6.1797>
- Pélozuelo L., Malosse C., Genestier G., Guenego H., Frérot B. 2004. Host-plant specialization in pheromone strains of the European corn borer *Ostrinia nubilalis* in France. *Journal of Chemical Ecology*, **30**(2): 335–352. <https://doi.org/10.1023/b:joe.0000017981.03762.ed>
- Pélozuelo L., Meusnier S., Audiot P., Bourguet D., Ponsard S. 2007. Assortative mating between European corn borer pheromone races: beyond assortative meeting. *PLoS One*, **2**(6): e555. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000555>
- Peña A., Arn H., Buser H.R., Rauscher S., Bigler F., Brunetti R., Maini S., Tóth M. 1988. Sex pheromone of European corn borer: polymorphism in various laboratory and field strains. *Journal of Chemical Ecology*, **14**(5): 1359–1366. <https://doi.org/10.1007/BF01020140>
- Penny L.H., Dicke F.F. 1959. European corn borer damage in resistant and susceptible dent corn hybrids. *Agronomy Journal*, **51**(6): 323–326. <https://doi.org/10.2134/agronj1959.00021962005100060005x>
- Pieprzyk W., Romankow W. 1960. Wyniki jednorocznych obserwacji nad biologią omacnicy prosowianki (*Pyrausta nubilalis* Hbn., Lepidoptera, Tortricidae). *Biuletyn Instytutu Ochrony Roślin*, **9**: 127–139.
- Piwczyński M., Pabijan M., Grzywacz A., Glinkowski W., Bereś P. K., Buszko J. 2016. High regional genetic diversity and lack of host-specificity in *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) as revealed by mtDNA variation. *Bulletin of Entomological Research*, **106**(4): 512–521. <https://doi.org/10.1017/S0007485316000195>
- Price P.W. 1983. Hypotheses on organization and evolution in herbivorous insect communities. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. New York: 559–596.
- Price P.W., Denno R.F., Eubanks M.D., Finke D.L., Kaplan I. 2011. *Insect ecology: behavior, populations and communities*. Cambridge: Cambridge University Press. 816 pp.
- Qureshi J.A., Buschman L.L., Throne J.E., Ramaswamy S.B. 2005. Adult dispersal of *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lepidoptera: Crambidae) and its implications for resistance management in Bt-maize. *Journal of Applied Entomology*, **129**(6): 281–292. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2005.00966.x>
- Rafaeli A. 2009. Pheromone biosynthesis activating neuropeptide (PBAN): regulatory role and mode of action. *General and Comparative Endocrinology*, **162**(1): 69–78. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2008.04.004>
- Raina A.K., Jaffe H., Kempe T.G., Keim P., Blacher R.W., Fales H.M., Riley C.T., Klun J.A., Ridgway R.L., Hayes D.K. 1989. Identification of a neuropeptide hormone that regulates sex pheromone production in female moths. *Science*, **244**(4906): 796–798. <https://doi.org/10.1126/science.244.4906.796>
- Rak Cizej M. 2013. Spremljanje koruzne večje (*Ostrinia nubilalis* Hübner) na hmelju (*Humulus lupulus* L.) s feromonskimi vabami. *Hmeljarski Bilten*, **20**: 38–47.
- Rak Cizej M., Cilenšek A., Persolja J. 2014. Monitoring the European corn borer (*Ostrinia nubilalis* Hübner) on hops (*Humulus lupulus* L.) with sex pheromone traps in Slovenia. *Proceedings of the IOBC/WPRS Working Group “Pheromones and Other Semiochemicals in Integrated Production”*, Bursa, Turkey, 1–5 Oct. 2012. *IOBC WPRS Bulletin*, **99**: 129–132.
- Ramankutty N., Mehrabi Z., Waha K., Jarvis L., Kremen C., Herrero M., Rieseberg L.H. 2018. Trends in global agricultural land use: implications for environmental health and food security. *Annual Review of Plant Biology*, **69**: 789–815. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040256>

- Reardon B.J., Sumerford D.V., Sappington T.W.** 2006. Impact of trap design, windbreaks, and weather on captures of European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) in pheromone-baited traps. *Journal of Economic Entomology*, **99**(6): 2002–2009. <https://doi.org/10.1093/jee/99.6.2002>
- Reid L., Arnason J.T., Nozzolillo C., Hamilton R.** 1990. Resistance of maize germ plasm to European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, as related to geographical origin. *Canadian Journal of Botany*, **68**(2): 311–316. <https://doi.org/10.1139/b90-042>
- Robin C., Laboulbène A.** 1884. Sur les dégâts causes au maïs et au chanvre par les chenilles du *Botys nubilalis* Hübner. *Annales de la Société Entomologique de France*, **6**: 5–16.
- Roelofs W.L., Cardé R.T., Bartell R.J., Tierney P.G.** 1972. Sex attractant trapping of the European corn borer in New York. *Environment Entomology*, **1**(5): 606–608. <https://doi.org/10.1093/ee/1.5.606>
- Roelofs W.L., Du J.W., Tang X.H., Robbins P.S., Eckenrode C.J.** 1985. Three European corn borer populations in New York based on sex pheromones and voltinism. *Journal of Chemical Ecology*, **11**(7): 829–836. <https://doi.org/10.1007/BF0102071>
- Roelofs W.L., Glover T.J., Tang X.H., Sreng I., Robbins P., Eckenrode C., Löfstedt C., Hansson B.S., Bengtsson B.O.** 1987. Sex pheromone production and perception in European corn borer moths is determined by both autosomal and sex-linked genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **84**(21): 7585–7589. <https://doi.org/10.1073/pnas.84.21.7585>
- Roelofs W.L., Liu W., Hao G., Jiao H., Rooney A.P., Linn C.E.** 2002. Evolution of moth sex pheromones via ancestral genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **99**(21): 13621–13626. <https://doi.org/10.1073/pnas.152445399>
- Ross S.E., Ostlie K.R.** 1990. Dispersal and survival of early instars of European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) in field corn. *Journal of Economic Entomology*, **83**(3): 831–836. <https://doi.org/10.1093/jee/83.3.831>
- Royer L., McNeil J.N.** 1993. Effect of relative humidity conditions on responsiveness of European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) males to female sex pheromone in a wind tunnel. *Journal of Chemical Ecology*, **19**(1): 61–69. <https://doi.org/10.1007/BF00987471>
- Rubenstein D.I.** 1980. On the evolution of alternative mating strategies. *Limits to Action: the Allocation of Individual Behavior*. New York: 65–100.
- Sappington T.W.** 2005. First-flight adult European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) distribution in roadside vegetation relative to cropping patterns and corn phenology. *Environmental Entomology*, **34**(6): 1541–1548. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.6.1541>
- Sappington T.W.** 2018. Migratory flight of insect pests within a year-round distribution: European corn borer as a case study. *Journal of Integrative Agriculture*, **17**(7): 1485–1505. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(18\)61969-0](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(18)61969-0)
- Sappington T.W., Showers W.B.** 1983a. Effects of precipitation and wind on populations of adult European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae). *Environmental Entomology*, **12**(4): 1193–1196. <https://doi.org/10.1093/ee/12.4.1193>
- Sappington T.W., Showers W.B.** 1983b. Adult European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) flight activity in and away from aggregation sites. *Environmental Entomology*, **12**(4): 1154–1158. <https://doi.org/10.1093/ee/12.4.1154>
- Sappington T.W., Showers W.B.** 1983c. Comparison of three sampling methods for monitoring adult European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) population trends. *Journal of Economic Entomology*, **76**(6): 1291–1297. <https://doi.org/10.1093/jee/76.6.1291>
- Scheirs J., De Bruyn L.** 2002. Integrating optimal foraging and optimal oviposition theory in plant–insect research. *Oikos*, **96**(1): 187–191. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.960121.x>
- Schoonhoven L.M., van Loon J.J.A., Dicke M.** 2005. *Insect-plant biology. 2nd edition*. Oxford: Oxford University Press. 440 pp.
- Schurr K., Holdaway F.G.** 1966. Periodicity in oviposition of *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) (Lepidoptera: Pyraustidae). *The Ohio Journal of Science*, **66**(1): 76–80.
- Showers W.B., Reed G.L., Oloumi-Sadeghi H.** 1974. Mating studies of female European corn borer: relationship between deposition of egg masses on corn and captures in light traps. *Journal of Economic Entomology*, **67**(5): 616–619. <https://doi.org/10.1093/jee/67.5.616>
- Showers W.B., Reed G.L., Robinson J.F., DeRozari M.B.** 1976. Flight and sexual activity of the European corn borer. *Environmental Entomology*, **5**(6): 1099–1104. <https://doi.org/10.1093/ee/5.6.1099>
- Shpanev A.M., Laptiev A.B., Baibakova N.Y.** 2019. Development and harmfulness of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hb. (Lepidoptera, Pyralidae), in the Central Chernozem Region. *Entomological Review*, **99**(4): 437–445. <https://doi.org/10.1134/S001387381904002X>
- Sicker D., Frey M., Schulz M., Gierl A.** 2000. Role of natural benzoxazinones in the survival strategy of plants. *International Review of Cytology*, **198**: 319–346. [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(00\)98008-2](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(00)98008-2)
- Siegfried B.D., Hellmich R.L.** 2012. Understanding successful resistance management: the European corn borer and Bt corn in the United States. *GM Crops & Food*, **3**(3): 184–193. <https://doi.org/10.4161/gmcr.20715>

- Simon J.C., Peccoud J. 2018. Rapid evolution of aphid pests in agricultural environments. *Current Opinion in Insect Science*, **26**: 17–24. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.12.009>
- Smith H.E. 1920. Broom corn, the probable host in which *Pyrausta nubilalis* Hubn. reached America. *Journal of Economic Entomology*, **13**(5): 425–430. <https://doi.org/10.1093/jee/13.5.425>
- Southwood T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, **46**(2): 337–365. <https://doi.org/10.2307/3817>
- Southwood T.R.E. 1985. Interactions of plants and animals: patterns and processes. *Oikos*, **44**(1): 5–11. <https://doi.org/10.2307/3544035>
- Sparks A.N. 1963. Preliminary studies of factors influencing mating of the European corn borer. *Proceedings of the North Central Branch of the Entomological Society of America*, **18**: 95.
- 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. 1958–62. *Iowa Agriculture and Home Economics Experiment Station Research Bulletin*, **559**: 66–103.
- Stockel J., De la Messeliere C. 1983. Variations intraspécifiques de la pyrale du maïs en France. *Phytoma*, **352**: 41–42.
- Streiff R., Courtois B., Meusnier S., Bourguet D. 2014. Genetic mapping of two components of reproductive isolation between two sibling species of moths, *Ostrinia nubilalis* and *O. scapularis*. *Heredity*, **112**(4): 370–381. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.113>
- Szöcs G., Babendreier D. 2011. Analysis of questionnaire regarding pheromone traps for the Z-pheromone strain of European corn borer. *IWGO Newsletter*, **31**(1): 4–7.
- Tabata J., Takanashi T., Ishikawa Y. 2003. Pheromone analysis of wild female moths with a PBAN C-terminal peptide injection for an estimation of assortative mating in adzuki bean borer, *Ostrinia scapularis*. *Journal of Chemical Ecology*, **29**(12): 2749–2759. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000008018.52213.65>
- Takanashi T., Huang Y., Takahasi K.R., Hoshizaki S., Tatsuki S., Ishikawa Y. 2005. Genetic analysis and population survey of sex pheromone variation in the adzuki bean borer moth, *Ostrinia scapularis*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **84**(1): 143–160. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00421.x>
- Takanashi T., Nakano R., Surlykke A., Tatsuta H., Tabata J., Ishikawa Y., Skals N. 2010. Variation in courtship ultrasounds of three *Ostrinia* moths with different sex pheromones. *PLoS One*, **5**(10): e13144. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013144>
- Thomas Y., Bethenod M.T., Pélozuelo L., Frérot B., Bourguet D. 2003. Genetic isolation between two sympatric host-plant races of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hubner I. Sex pheromone, moth emergence timing, and parasitism. *Evolution*, **57**(2): 261–273. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00261.x>
- Tóth M., Szarukán I., Nagy A., Furlan L., Benvegnù I., Cizej M.R., Ábri T., Kéki T., Körösi S., Pogonyi A., Tshova T., Velchev D., Atanasova D., Kurtulus A., Kaydan B.M., Signori A. 2017. European corn borer (*Ostrinia nubilalis* Hbn., Lepidoptera: Crambidae): comparing the performance of a new bisexual lure with that of synthetic sex pheromone in five countries. *Pest Management Science*, **73**(12): 2504–2508. <https://doi.org/10.1002/ps.4645>
- Tscharntke T., Clough Y., Wanger T.C., Jackson L., Motzke I., Perfecto I., Vandermeer J., Whitbread A. 2012. Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biological Conservation*, **151**(1): 53–59. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.01.068>
- Unbehend M., Kozak G.M., Koutroumpa F., Coates B.S., Dekker T., Groot A.T., Heckel D.G., Dopman E.B. 2021. Bric à brac controls sex pheromone choice by male European corn borer moths. *Nature Communications*, **12**: 2818. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-23026-x>
- Wadsworth C.B., Li X., Dopman E.B. 2015. A recombination suppressor contributes to ecological speciation in *Ostrinia* moths. *Heredity*, **114**(6): 593–600. <https://doi.org/10.1038/hdy.2014.128>
- Waligóra H., Weber A., Skrzypczak W., Chwastek E. 2014. The effect of weather conditions on corn smut infection and European corn borer infestation in several cultivars of sweet corn. *Romanian Agricultural Research*, **31**: 357–364.
- Wang Y., Kim K.S., Guo W., Li Q., Zhang Y., Wang Z., Coates B.S. 2017. Introgression between divergent corn borer species in a region of sympatry: implications on the evolution and adaptation of pest arthropods. *Molecular Ecology*, **26**(24): 6892–6907. <https://doi.org/10.1111/mec.14387>
- Webster R.P., Cardé R.T. 1982. Influence of relative humidity on calling behaviour of the female European corn borer moth (*Ostrinia nubilalis*). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **32**(2): 181–185. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1982.tb03200.x>
- Webster R.P., Charlton R.E., Schal C., Cardé R.T. 1986. High-efficiency pheromone trap for the European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Economic Entomology*, **79**(4): 1139–1142. <https://doi.org/10.1093/jee/79.4.1139>

- West-Eberhard M.J.** 1986. Alternative adaptations, speciation, and phylogeny (a review). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **83**(5): 1388–1392. <https://doi.org/10.1073/pnas.83.5.1388>
- Witzgall P., Kirsch P., Cork A.** 2010. Sex pheromones and their impact on pest management. *Journal of Chemical Ecology*, **36**(1): 80–100. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9737-y>
- Wolf W.A., Roelofs W.L.** 1987. Reinvestigation confirms action of $\Delta 11$ -desaturases in spruce budworm moth sex pheromone biosynthesis. *Journal of Chemical Ecology*, **13**(5): 1019–1027. <https://doi.org/10.1007/BF01020535>
- Xie Y., Arnason T.J., Philogène B.J., Olechowski H.T., Hamilton R.** 1992. Variation of hydroxamic acid content in maize roots in relation to geographic origin of maize germ plasm and resistance to western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, **85**(6): 2478–2485. <https://doi.org/10.1093/jee/85.6.2478>
- Yang Z., Plotkin D., Landry J. F., Storer C., Kawahara A.Y.** 2021. Revisiting the evolution of *Ostrinia* moths with phylogenomics (Pyraloidea: Crambidae: Pyraustinae). *Systematic Entomology*, **46**(4): 827–838. <https://doi.org/10.1111/syen.12491>
- Yasukochi Y., Miura N., Nakano R., Sahara K., Ishikawa Y.** 2011. Sex-linked pheromone receptor genes of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, are in tandem arrays. *PLoS One*, **6**(4): e18843. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018843>
- Yeh S.F., Lee K.C., Chang K.T., Yen F.C., Hwang J.S.** 1989. Sex pheromone components from Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Hubner) (Lepidoptera: Pyralidae) in Taiwan. *Journal of Chemical Ecology*, **15**(2): 497–505. <https://doi.org/10.1007/BF01014695>
- Zhang D.D.** 2021. Evolution of the sex pheromone communication system in *Ostrinia* moths. *Insects*, **12**(12): 1067. <https://doi.org/10.3390/insects12121067>
- Zhou N., Dong Y., Qiao P., Yang Z.** 2020. Complete mitogenomic structure and phylogenetic implications of the genus *Ostrinia* (Lepidoptera: Crambidae). *Insects*, **11**(4): 232. <https://doi.org/10.3390/insects11040232>
- Zhou S., Richter A., Jander G.** 2018. Beyond defense: multiple functions of benzoxazinoids in maize metabolism. *Plant and Cell Physiology*, **59**(8): 1528–1537. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcy064>
- Zhu J.W., Zhao C.H., Lu F., Bengtsson M., Löfstedt C.** 1996. Reductase specificity and the ratio regulation of E/Z isomers in pheromone biosynthesis of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, **26**(2): 171–176. [https://doi.org/10.1016/0965-1748\(95\)00079-8](https://doi.org/10.1016/0965-1748(95)00079-8)