

УДК. 574.4 : 595.7

© 2017 Е. Н. Белецкий<sup>1</sup>, С. В. Станкевич<sup>1</sup>, Л. В. Немерицкая<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Харьковский национальный аграрный университет им. В. В. Докучаева

<sup>2</sup>Житомирский национальный агроэкологический университет

## СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ДИНАМИКЕ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ: ПРОШЛОЕ, НАСТОЯЩЕЕ, БУДУЩЕЕ. СИНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД

*Белецкий Е. Н., Станкевич С. В., Немерицкая Л. В. Современные представления о динамике популяций насекомых: прошлое, настоящее, будущее. Синергетический подход. Авторами рассмотрены теории, объясняющие закономерности популяционных циклов насекомых. Произведён теоретический синтез информации о закономерностях популяционной динамики наиболее распространённых насекомых-вредителей сельскохозяйственных растений, лесных и плодово-ягодных насаждений на основании прошлого и настоящего, проведен анализ современных представлений о динамике популяций насекомых и теорий, объясняющих сезонные и годовые изменения численности насекомых.....34 назв.*

**Ключевые слова:** динамика популяций, популяционные циклы, численность насекомых, синергетический подход.

*Білецький Є. М., Станкевич С. В., Немерицька Л. В. Сучасні уявлення про динаміку популяцій комах: минуле, сучасне, майбутнє. Синергетичний підхід. Авторами розглянуто теорії, що пояснюють закономірності популяційних циклів комах. Зроблено теоретичний синтез інформації про закономірності популяційної динаміки найбільш поширених комах-шкідників сільськогосподарських рослин, лісових і плодово-ягідних насаджень на підставі минулого і сьогодення, проведено аналіз сучасних уявлень про динаміку популяцій комах і теорій, що пояснюють сезонні й річні зміни чисельності комах.....34 назв.*

**Ключові слова:** динаміка популяцій, популяційні цикли, чисельність комах, синергетичний підхід.

*Beletskii Ye. N., Stankevich S. V., Nemeritskaya L. V. Modern ideas about insect population dynamics: the past, the present, and the future. Synergetic approach. The authors examined the theories explaining the patterns of insects' population cycles. The theoretical synthesis of information on the regularities of population dynamics of the most widespread insect-pests of agricultural crops, forest and fruit and berries plantations has been carried out on the basis of the past and present. An analysis of contemporary ideas on insect population dynamics and theories explaining seasonal and annual changes in insect populations has been carried out.....34 Ref*

**Key words:** population dynamics, population cycles, insect abundance, synergetic approach.

Проблема динамики популяций — одна из центральных в экологии. Она возникла с появлением сельскохозяйственной деятельности человека и определяется с временными измерениями: прошедшее, настоящее, будущее. Поэтому прогнозирование — это история, которая ориентирована из прошлого в будущее. Такое сравнение имеет определённый смысл, так как между будущим и прошлым имеет место симметрия, осью которой является настоящее, а прогнозирование массовых размножений насекомых — это отображение истории или хронологической последовательности динамики их популяций во времени. Более того, хроника массовых размножений насекомых уже включает в себе информацию о взаимодействии популяций со всеми факторами внешней среды [19].

Насекомые, как одна из древнейших и многочисленных групп животных, появившихся на Земле около 400 млн лет тому назад, имеют «генетическую память» в прошлом и передают генетическую информацию от поколения к поколению при помощи генетического кода согласно эволюционной триады: наследственность, изменчивость и естественный отбор [19]. Последний особенно усиливается во время массовых размножений, повторяющихся циклически, то есть через разные промежутки времени между началами очередных или так называемых популяционных циклов [1]. Однако, как ныне известно, популяционные циклы не являются точным повторением прошлого в будущем. Они включают в себе информацию прошлого, но при этом уже закономерно изменяются генетическая и экологическая структура (организация) популяции.

Теория — это обобщенная система научного знания. Она должна выполнять следующие основные функции: описательную, объяснительную, синтезирующую и прогностическую (главная функция). Теория прогнозирования должна показать, как возможно синтезировать сценарий будущего при весьма слабом знании механизма тех процессов, которые обусловлены вмешательством человека в природу [20].

Динамика популяции — это сумма факторов средовых и популяционных, которые оказывают непосредственное или опосредованное влияние на динамику ее плотности и численности. В реальных природных популяциях в любой момент времени одновременно наличествуют и взаимодействуют все основные факторы популяционной динамики: мутационный процесс, популяционные циклы, изоляция и естественный отбор, то есть дарвинская эволюционная триада [19].

**Материалы и методика исследований.** Путём выполнения теоретического синтеза информации о закономерностях популяционной динамики наиболее распространённых насекомых-вредителей сельскохозяйственных растений, лесных и плодово-ягодных насаждений на основании прошлого и настоящего проведен анализ современных представлений о динамике популяций насекомых и теорий, объясняющих сезонные и годичные изменения численности насекомых.

#### **Результаты исследований.**

***Динамика численности популяций как элементарный фактор микроэволюции.*** На всеобщий характер колебаний численности особей в природных популяциях и возможное эволюционное значение этого явления впервые указал С. С. Четвериков [26] на примере «волн жизни» насекомых.

Впоследствии генетики и эволюционисты показали, что популяционные волны являются элементарным фактором микроэволюции. Они приводят к ослаблению естественного отбора при увеличении численности особей в естественных популяциях и усилению его при снижении численности.

Спустя два десятилетия С. С. Четвериков в работе «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» выполнил теоретический синтез дарвинизма и генетики и заложил основы популяционной генетики и генетической теории видообразования [27].

Благодаря названным работам в биологии твердо утвердилось фундаментальное значение популяций, из которых состоит население любого вида. Стало ясно, что именно на популяционном уровне происходят все эволюционные изменения, названные в 1938–1939 гг. Н. В. Тимофеевым-Ресовским микроэволюцией [25].

Детальные исследования по генетике популяций на примере насекомых были выполнены в 30-х годах XX столетия Н. П. Дубининым и Д. Д. Ромашовым. Они обосновали теорию генетико-автоматических процессов, которые объясняют закономерности массовых появлений насекомых. Проведенные авторами анализы показали, что в течение всей жизни популяций в них совершаются генетико-

автоматические процессы (ГАП) [11]. Они протекают в популяциях с постоянной численностью, но особенно интенсивны в период снижения численности, когда происходит перестройка генетической структуры популяций. При нарастании численности течение генетико-автоматических процессов чрезвычайно медленное, но, тем не менее, продолжается непрерывная дифференциация генетического состава популяций.

Генетико-автоматические процессы могут оказывать значительное влияние на ход динамики численности, изменяя плодовитость и жизнеспособность особей в популяциях, особенно в тот момент, когда та или иная возникшая мутация попадает под давление естественного отбора. Изменения численности популяций являются выражением многообразных экологических зависимостей между средой и организмом. Посредством этих зависимостей внешняя среда реализует часть своего воздействия на генетическое строение вида и на его эволюционный процесс. Таким образом, теория генетико-автоматических процессов вскрыла некоторые причины колебаний численности насекомых, в основе которых лежит динамика генетического состава популяций.

Вопросы динамики популяций вредных насекомых и грызунов как ограниченные панмиксии были широко представлены в работах известного биолога-эволюциониста И. И. Шмальгаузена. Для теории динамики популяций в методологическом аспекте важны выводы И. И. Шмальгаузена [30] о четырех фазах изменения численности и вытекающих из них последствиях.

Первая фаза — рост численности в благоприятных условиях при ослаблении действия естественного отбора — связана с накоплением и комбинированием мутаций (увеличение индивидуальной изменчивости).

Вторая фаза — относительная стабилизация, сопровождающаяся усилением конкуренции, а также прямой борьбы за существование — связана с эффективным отбором наиболее благоприятных комбинаций и сокращением изменчивости.

Третья фаза — более или менее резкое сокращение численности под давлением мощных элиминирующих факторов — связана с дальнейшим сокращением изменчивости и, частью, со случайным переживанием некоторых более благоприятных комбинаций.

Четвертая фаза — новое размножение — связана с быстрым распространением выживших комбинаций и дальнейшим накоплением новых мутаций.

И. И. Шмальгаузен считал, что циклические изменения численности популяций вносят лишь частичное ограничение панмиксии в периоды депрессии, однако их эволюционное значение не подлежит сомнению.

Для познания закономерностей динамики популяций насекомых важны следующие выводы:

– популяции способны поддерживать свою численность в состоянии динамического равновесия, несмотря на постоянные изменения факторов внешней среды; это достигается адаптивными гомеостатическими реакциями отдельных особей, динамикой экологической структуры популяции и изменением ее генетического состава;

– колебания качества популяции — столь же характерный её атрибут, что и колебания численности.

Непременным условием поддержания жизнеспособности популяции в изменяющихся условиях среды, как считал автор, является высокая степень ее генетической разнородности, которая обеспечивается экологическими механизмами: различны образом жизни разных внутривидовых групп животных, строгими закономерностями формирования пар, разной скоростью полового созревания самцов и самок, разным соотношением полов в разных возрастных группах и другими.

По С. С. Шварцу [29] экологические механизмы эволюционного процесса проявляются в трех важнейших формах, основанных на изменении возрастной структуры

популяції (возрастной отбор), изменении численности (неизбирательная элиминация) и изменении пространственной структуры популяции.

Резкие изменения численности — важнейший фактор преобразования популяции, причем, вопреки общепризнанным представлениям, этот фактор (неизбирательная элиминация) оказывает на экологическую структуру популяции, как правило, строго избирательное действие, преобразуя её в определенных направлениях, соответствующих изменениям среды. Резкие колебания численности популяций, подобно возрастному отбору, содействуют быстрой мобилизации резервов популяции и, как правило, являются одним из факторов ее адаптивной эволюции [29].

В настоящее время имеется много фактов, показывающих, что обогащение генетического фонда популяций имеет фундаментальное значение. Поэтому, естественно, должны существовать специальные механизмы поддержания гетерогенности популяций. Один из таких механизмов — повышенная жизнеспособность гетерозигот. Гетерозиготность в популяциях достигается за счет перемешивания особей особенно в периоды миграций, когда увеличивается вероятность спаривания особей из популяций, разных по генетической структуре. Миграции и перемешивания являются для насекомых одним из основных механизмов поддержания генетической гетерогенности популяций и предотвращением обеднения общего генетического фонда.

Генетическая разнородность популяций является одной из предпосылок микроэволюционных преобразований. Однако, как справедливо указывал С. С. Шварц [29], «... Естественный отбор не может работать в кредит. Это значит, что генетическая разнородность популяций является не только предпосылкой их преобразований, но и повышает жизнестойкость популяции в текущий момент её истории».

Благодаря исследованиям С. С. Шварца [29] и других экологов-эволюционистов намечилось сближение эволюционных и экологических представлений. Положено начало новому этапу изучения экологических механизмов микроэволюционного процесса в развитии современной синтетической теории эволюции. Для этого этапа исследований было характерно познание экологического своеобразия популяций, соотношения между уровнем и типом динамики численности, плодовитостью, продолжительностью жизни и др., их экологической и генетической структуры. Изменение экологической структуры популяции, в том числе изменение ее численности, ведет не только к генетическому дрейфу, то есть к случайному изменению частоты встречаемости разных генотипов, но и к направленному преобразованию генетического состава популяций (экологические механизмы эволюционного процесса). Всестороннее изучение этих закономерностей создает предпосылки к разработке теории управления качественным составом популяции.

Синтез эволюционных и экологических представлений, создание единого эволюционно-экологического подхода в изучении проблем жизни способствовало выходу биологического познания за рамки эмпирической конкретности и знаменовало собой новый этап теоретизации биологии.

**Теории, объясняющие закономерности популяционных циклов.** Проблема массовых размножений насекомых в течение многих десятилетий занимает одно из центральных мест в экологических исследованиях во всем мире. Однако до настоящего времени повторяемость всплесков массовых размножений некоторых видов вредных насекомых остается предметом размышлений, а закономерности их почти не изучены [1].

Давно была замечена многолетняя повторяемость массовых размножений насекомых и других животных, которые интересовали Реомюра, Дарвина и Уоллеса, но закономерный характер этого явления впервые показал Ф. П. Кеппен [13] на примере анализа массовых появлений и миграций вредных саранчовых в России и странах Европы в период с 592 по 1866 гг.

На основе анализа исторических данных в середине двадцатых – начале тридцатых годов XX века экологами были выдвинуты теоретические представления о периодичности массовых размножений (грызунов и насекомых), их связи и взаимодействии с циклами солнечной активности, климата и естественных врагов (зоофагов и энтомофагов). Для объяснения причин циклических колебаний численности было предложено несколько различных теорий: метеорологическая, случайных колебаний, теория взаимодействия популяций (хищник – жертва, паразит – хозяин) и теория трофических уровней [21].

Однако все попытки связать циклические колебания численности с климатическими факторами пока остаются безуспешными [21].

В отечественной и зарубежной экологической литературе давно дискутируется вопрос о связи популяционных циклов насекомых и других животных с многолетней динамикой солнечной активности.

Этот вопрос, выросший в теоретическую проблему о возможности использования показателей последней в качестве критерия для прогнозирования появления вредителей сельскохозяйственных культур, всегда затрагивал основы теории динамики популяций [1].

Первая попытка установления связи массовых размножений насекомых принадлежала Ф. П. Кеппену [13]. Проанализировав массовые размножения и миграции вредных саранчовых в России и странах Европы почти за 1300-летний исторический период, он сопоставил их с многолетней динамикой солнечных пятен и сделал вывод о том, что периоды с особенно сильными размножениями и дальними миграциями саранчовых в подавляющем большинстве случаев начинались в эпохи минимумов солнечной активности, через год после минимума или же за год до него.

Согласно его данным грандиозные вспышки численности саранчовых имели место в 1333–1339, 1689–1693, 1800–1806, 1822–1829, 1855–1862 гг. Эти периоды, продолжались несколько лет и заканчивались на шестой или седьмой год после минимума солнечных пятен [13].

Спустя полвека к этой проблеме вновь обратился Н. М. Кулагин [15]. Систематизировав исторические материалы массовых размножений саранчовых в России и некоторых странах Европы в XVIII и XIX столетиях и сопоставив их с динамикой солнечных пятен, он пришел к выводу, что периодичность в динамике численности саранчовых отсутствует. Это объясняется сложностью тех факторов, которые обуславливают динамику их популяций. Массовые размножения саранчовых чаще наблюдаются в теплые годы, чем в холодные, хотя бывают и исключения [15].

Обобщив в 1930 г. хроники массовых размножений лугового мотылька в ЦЧО за 1854–1929 гг., Н. Н. Конаков также констатировал их совпадения с динамикой солнечной активности. В течение 61 года, с 1854 по 1915 гг., вспышки численности этого вредителя имели место пять раз — 1855, 1867, 1889, 1901 и 1912 гг. со строгой приуроченностью к минимуму солнечных пятен или в год, предшествующий ему. Только в 1878 г. (год минимума) лугового мотылька не было, но зато в массе появились саранчовые, хлебные жуки, совка-гамма, непарный и сосновый шелкопряды. Начиная же с 1916 по 1922 гг. вспышки численности лугового мотылька и азиатской саранчи наблюдались ежегодно, а в 1922 г. отмечено массовое размножение совки-гаммы и яблонной моли [14].

Со середины 50-х годов XX века проблема солнечно обусловленных вспышек численности насекомых особенно интенсивно разрабатывалась Н. С. Щербиновским для пустынной саранчи шистоцерки [31]. Цикличность, как указывал Н. С. Щербиновский, одна из характерных сторон в жизни и размножении пустынной саранчи. Согласно его данным, вспышки размножения этого вредителя за 150 лет имели место 13 раз и повторялись со средними промежутками между максимумами вспышек в 11,5 года. Кроме того, отмечена синхронность в началах, течении и затухании вспышек численности

саранчи на громаднейшей территории двух материков, от Индии до Марокко. Эти факты указывают, что размножение шистоцерки зависит не только от экологических условий мест ее обитания, но и каких-то процессов, охватывающих целые континенты и обуславливающих более или менее аналогичные изменения экологической среды в постоянных резервациях вредителя, удаленных друг от друга на десятки тысяч километров. Основная причина цикличности массовых размножений пустынной саранчи по Н. С. Щербиновскому [31] изменение солнечной активности, оказывающей влияние на динамику и циркуляционный режим атмосферы и, соответственно, погоду в зоне первичных очагов размножения этого вредителя. Именно на эти изменения шистоцерка реагирует цикличностью размножения и миграциями стай, улетающих на тысячи километров от своих первичных очагов. Автор считал, что в условиях саванн, пустынь и полупустынь эволюционно изменялась форма существования шистоцерки и миграции ее стай как в течение каждого года, так и во время циклов массовых ее размножений, которые могут быть оценены как реакция вида на геологический ход ритмов погодных условий в пустынных зонах основного ее обитания.

В период муссонов, писал Н. С. Щербиновский [31] в засушливых районах тропической зоны начинается бурный рост растительности, а это в свою очередь приводит к резкому увеличению численности саранчи, образованию последней стадной формы, которая совершает далекие миграции. Он доказал, что миграциям присущи те же циклы, что и солнечной активности. При этом решительным образом отметал все антинаучные объяснения причин временных массовых размножений и вымираний насекомых, как саморегулирование видовой жизни организмов или «подвижное равновесие» между «хозяевами» и их паразитами и стремился диалектическими методами вскрыть существующие в природе материальные причины наблюдаемых явлений, поднимая глаза от земной поверхности в воздушную среду, в которой трансформируется энергия, идущая к нам от единственного, источника энергии нашей планетной системы — Солнца [31].

Позднее Н. С. Щербиновский в 60-х гг. XX века развил представление о солнечно обусловленных вспышках численности всех вредных насекомых, а для улучшения методов прогноза их массовых размножений рекомендовал учитывать трехчленную зависимость и обусловленность:

- ритмику переменной солнечной активности;
- режим циркуляции атмосферы, подчиненный не только вращению Земли вокруг оси, но и импульсам волновой и корпускулярной радиации Солнца;
- экологические изменения в биоценозах, вызываемые меняющимися в пространстве и во времени сезонными изменениями режима погоды под влиянием солнечной активности и деятельности человека.

Основополагающие работы Н. С. Щербиновского явились весомым вкладом в обоснование проблемы «Солнце – биосфера». Они в своё время по достоинству были оценены А. Л. Чижевским [28].

Однако среди энтомологов эти работы в то время не получили признания, главным образом потому, что естествознание ещё не располагало убедительными доказательствами реальности связей между Землёй и космическим пространством — проблемой очень сложной и мало знакомой экологам [2].

Детальные исследования закономерностей изменений численности непарного шелкопряда были выполнены В. И. Бенкевичем [2]. Он проанализировал хроники массовых размножений этого вредителя в европейской части СССР за последние 100 лет и показал их связь с солнечной активностью, циркуляционным режимом атмосферы, погодой и климатом. Большинство вспышек численности непарного шелкопряда, как установил автор, имели место на ветви спада и в минимуме 11-летних циклов солнечной

активности или же через 2, 3, 4 года после максимума индекса рекуррентности и максимума развития меридиальных процессов атмосферной циркуляции в мае, июне или ноябре – марте. Солнечная активность создает циклический фон массовых размножений непарного шелкопряда, причем она не является рядовым модифицирующим фактором. Регулирующая роль активности Солнца проявляется в упорядочении мощности воздействия прочих модифицирующих факторов и придании им свойственной цикличности [2].

Акридолог А. Н. Добрецов [10] также считал, что между популяционными циклами саранчовых и солнечными циклами имеется тесная связь. Так, анализируя цикличность вспышек численности нестатных саранчовых в Красноярском крае, он пришел к выводу о связи их с засухами, которые в этом регионе приходится в основном на девятый или десятый годы одиннадцатилетнего солнечного цикла.

С цикличностью солнечной активности связывали вспышки массовых размножении вредных насекомых многие зарубежные экологи [1].

Тем не менее, гипотезу Солнечно-Земных связей массовых размножений насекомых с солнечной активностью не признавал известный японский эколог Мияшита. Он отрицал периодичность массовых размножений вредных насекомых и их солнечную обусловленность. Показательны его результаты исследований с детальным анализом многолетних (за 60–70 лет) изменений численности 12 видов вредителей сельского и лесного хозяйства в различных регионах Японии [34]. Основной вывод автора: для большинства видов вредителей вспышки массовых размножений нерегулярны, продолжительность их неодинакова. Исключение составляют лишь стадные саранчовые, динамика численности которых совпадает с многолетними изменениями солнечной активности. Массовые размножения вредителей леса и динамика активности Солнца в различных областях Германии асинхронны — таков вывод немецкого эколога Климетцека [35].

Главная причина скепсиса, как нам представляется, заключается в устаревшем методологическом подходе к оценке цикличности динамики популяций, состоящем в однозначном объяснении этого сложного экологического процесса, в попытке свести изменения численности к одному или нескольким средовым факторам, выделить из них главный, которого, с точки зрения системного подхода, быть не может!

Не менее важной причиной противоречий, имеющихся в экологической литературе, является линейный подход объяснения характеристик солнечной активности и её земных проявлений, а нередко и непонимание факта наличия у самоорганизующихся систем, каковыми являются популяции, биогеоценозы и биосфера, прямых и обратных связей, обеспечивающих иерархичность, взаимодействие, синхронизацию и гомеостаз. Согласно современным представлениям, солнечная активность это сложная открытая система со странными аттракторами и хаосом, она обладает чувствительностью к начальным условиям, а её показатель  $W$  (число Вольфа) измеряется довольно грубо, поэтому можно рассчитывать только на прогноз нескольких долговременных колебаний солнечной активности [18].

Поэтому справедливы указания оппонентов на отсутствие анализа и подтверждения сопряженности солнечно-экологических связей [4].

В этой связи, Г. А. Викторов [4] писал, что «установление связи между колебаниями численности и ритмикой солнечной активности требует более основательных доказательств, основанных на выяснении причинных зависимостей, а не на простой констатации цикличности с определенным средним периодом колебаний». Это обстоятельство вызывало, естественно, определенный скептицизм у части отечественных

и зарубежных экологов, даже в тех случаях, когда солнечно-экологическая синхронизация была установлена на основании качественной модели.

Ситуацию в гелиобиологии в свое время удачно охарактеризовал Ю. И. Витинский [5] указав, что в настоящее время скептиков по отношению к реальности влияния солнечной активности на биосферу, особенно среди биологов и медиков, пока не меньше, чем сторонников этой точки зрения.

По нашему мнению, это в какой-то мере объясняется и тем, что нередко исследователи солнечно земных связей отождествляют термины периодичность, ритмичность и цикличность [6]. В целях четкого разграничения этих понятий и необходимости теоретического обоснования закономерностей массовых размножений насекомых мы считаем необходимым в своих обобщениях и исследованиях использовать следующие термины и понятия.

Цикл — законченный или незаконченный (прерванный) процесс, элементы которого (фазы, стадии, этапы и т. д.), следуя друг за другом или чередуясь, составляют единый ряд, единое целое.

Цикличность — наличие, существование цикла или циклов в развитии (или строении) чего-либо.

Ритм — закономерное (равномерное) чередование, следование (соотношение) и (или) повторение каких-либо элементов, присущее развитию, течению какой-либо системы в пространстве и во времени.

Ритмичность — наличие ритма в развитии (или строении) чего-либо. Ритм и ритмичность проявляются не только в сочетании, чередовании и повторении циклов, но и в самих циклах, внутри них. Не совсем правильно значение термина ритм сводить только к равномерной повторяемости, периодичности, ибо последняя, хотя и широко распространенный, но всего лишь частный случай ритмичности. Таким образом, ритм — это наиболее общее свойство организации неживой и живой материи, а проявление его закономерностей беспредельно.

Период — промежуток времени (или иного измерения), в течение которого что-нибудь происходит (начинается, развивается и заканчивается). Следовательно, период цикла — это промежуток времени, в течение которого он протекает (от его начала до окончания).

Периодичность — закономерная (в том числе равномерная) повторяемость каких-либо (законченных) явлений, процессов (циклов) во времени и (или) в пространстве через определенные, но обязательно равные единицы какой-либо системы измерения. Различие понятий цикла, ритма и периода авторы кратко сформулировали так: цикл — это процесс, явление; ритм — его характеристика, внутренняя организация, структура; период — мера (в любых единицах измерения) процесса, явления от начала до конца.

Такая характеристика процессов и явлений, протекающих в неорганическом и органическом мире, во многом созвучна диалектической концепции развития, согласно которой повторяемость (цикличность) — это необходимый признак всякого закона, наличие у процессов и явлений внутренней закономерности, носящей объективный характер.

По мнению учёных, биологические процессы и явления цикличны. Цикличность их объясняется, с одной стороны, постоянным воздействием внешних космических факторов, с другой — автоколебаниями, присущими любой материальной системе [12, 28].

**Теории, объясняющие сезонные и годичные изменения численности насекомых.** Исторические сведения о закономерностях динамики численности насекомых немногочисленны и фрагментарны. Самые ранние исследования экологии насекомых выполнены французским натуралистом Р. Реомюром. В работе, изданной в 1735 г.,



приведены оригинальные наблюдения о влиянии некоторых факторов среды на развитие насекомых. В том же году Реомюр впервые описал массовое появление совки-гаммы во Франции, а в последующие несколько лет выполнил целый ряд наблюдений за развитием насекомых при разных режимах температуры. Реомюру принадлежат классические исследования паразитизма у насекомых, его по праву считают основоположником паразитарной и метеорологической концепций динамики популяций насекомых.

С изобретением термометра температура явилась наиболее очевидным фактором внешней среды, поэтому, естественно, первые исследования в области экологии насекомых прежде всего касались этого фактора.

Наиболее ранние наблюдения влияния верхних температурных пределов на онтогенез и выживаемость насекомых были выполнены Николе в 1841 г., Бютчли в 1874 г. и Грабером в 1887 г.

Выявление реакции насекомых на различные изменения температуры, осадков, относительной влажности воздуха и различных сочетаний последних послужило основой для формирования в начале девятнадцатого века климатической концепции регуляций численности насекомых.

В середине девятнадцатого столетия одновременно были сформулированы две теоретических концепции динамики численности популяций: «подвижного равновесия» [35] и трофоклиматическая К. Ф. Рулье (1814–1858). Их сущность и концептуальные основы изложены в обзорной работе И. Я. Полякова, показавшего в историческом аспекте становление основных теоретических представлений о динамике популяций.

Подлинно научной явилась теория эволюции Чарльза Дарвина [9]. В свете представлений Ч. Дарвина, численность животных и растительных организмов колеблется в естественных условиях более или менее регулярно, в зависимости от средовых и популяционных изменений, а в основе этих колебаний — саморегуляция популяций, как и любых биологических систем. Несмотря на то, что Дарвин разделял взгляды Мальтуса по вопросу о колебаниях численности популяций, он подчеркнул закономерный характер этого процесса и заложил основы для развития современной популяционной экологии и биологии в целом. «Эта теория, позднее модифицированная и истолкованная на основе положений генетики, служит сейчас тем стержнем, вокруг которого строится вся современная биология» [33].

Основные положения дарвиновской теории эволюции, прежде всего динамики популяций, явились мощным стимулом дальнейших исследований популяционной экологии, разработки и совершенствования теоретических представлений о динамике численности животных. Проблема динамики популяций быстро выдвинулась на одно из ведущих мест в экологических исследованиях.

В конце тридцатых — начале сороковых годов текущего столетия отечественными и зарубежными учеными одновременно были сформулированы факториальные теории динамики популяций: паразитарная, биоценотическая и климатическая. Не ссылаясь на отдельные работы, посвященные основным положениям и критическому анализу названных теорий, укажем на детальный обзор, выполненный в монографии [1].

Характерной особенностью этих теоретических представлений была негласная попытка полностью объяснить причины колебаний численности каких-либо организмов их реакцией на те или иные абиотические факторы. Подобного рода подход в экологии А. М. Гиляров [7] квалифицировал как «аутэкологический редуционизм». Последний, как указывает автор, был прогрессивной методологией и господствовал в экологии примерно до шестидесятых годов.

В начале и середине пятидесятых годов прошлого столетия И. Я. Поляков на примере мышевидных грызунов сформулировал теоретическую концепцию изменения

жизненности популяций в процессе градаций их численности. Сущность её заключается в том, что жизненность популяции в данный период (её структура, физиологическое состояние отдельных возрастных групп, темпы развития, интенсивность размножения, выживаемость, устойчивость к различным неблагоприятным факторам) определяется теми условиями, в которых развивались в прошлом те возрастные группы, из которых она состоит. Автор этой концепции считает, что популяции различаются не только по возрастному составу, соотношению полов, размерам тела, но и по характеру реакций на одни и те же факторы среды. Эта изменчивость формируется под непосредственным влиянием условий питания и климатических факторов, в которых проходят отдельные этапы онтогенеза особи или соответствующих возрастных фракций популяций. Он считает, что вредители сельскохозяйственных культур относятся к таким группам животных, для которых решающее значение в динамике популяций имеют физические факторы и кормовые ресурсы среды. Под влиянием этих факторов формируются морфофизиологические свойства популяций, их реакции на энергетические ресурсы и климатические факторы, характер внутривидовых и межвидовых отношений и значение последних для тенденций изменения численности. Основное и принципиально новое положение этой теории состоит в том, что она позволяет заблаговременно судить о динамике численности и о вероятных факторах, способных на нее воздействовать, по состоянию кормовой базы, физической среды и морфофизиологическим свойствам популяции, это делает её приемлемой для решения задач прогноза [22].

В последние годы 20-го столетия среди отечественных и зарубежных экологов были популярны теоретические концепции, названные Г. А. Викторовым [4] стохастизмом и регуляционизмом, а современный этап исследования популяционной динамики поиском механизмов регуляции численности.

Сторонники первого направления считали воздействия факторов внешней среды на популяции случайными. Комбинации различных факторов определяют изменения численности насекомых (подъемы и спады), причем благоприятное сочетание условий, определяющих подъемы численности, наблюдается в природе гораздо реже, чем неблагоприятное.

Представители второго направления рассматривают колебания численности как регулируемый процесс. Они считают, что случайные изменения её, вызванные прямым или косвенным воздействием абиотических (главным образом физических) факторов, компенсируются деятельностью регуляторных механизмов, которые управляются изменениями плотности популяций по принципу отрицательной обратной связи. По мнению сторонников регуляционизма, в этой роли могут выступать биотические факторы среды, реагирующие на изменения численности других организмов.

Согласно представлениям большинства современных экологов, изменение численности насекомых рассматривается как взаимодействие различных механизмов. Г. А. Викторов подразделил их на модифицирующие и регулирующие. К модифицирующим он отнес климатические и другие географические факторы среды, к регулирующим — естественных врагов (паразиты, хищники, возбудители болезней), внутривидовые отношения (конкуренция), а также трофические факторы (количество, качество и доступность пищи).

Более семи десятилетий тому назад на примере лесных насекомых сформулирована трофическая теория динамики популяций. Ее основоположник Д. Ф. Руднев считал главным фактором динамики численности стволовых и хвоегрызущих насекомых количество и качество пищи. Погода и другие экологические факторы, по его мнению, оказывают опосредованное влияние на численность популяций через состояние кормовых

растений, «... они могут лишь ускорить или замедлить темпы роста численности, основное направление которого определяется физиологическим состоянием самих растений».

В конце шестидесятых, начале семидесятых годов прошлого столетия П. М. Рафес обосновал биогеоэкологическую теорию динамики популяции лесных насекомых. Ее концептуальная основа — зависимость формирования и величины, а также изменений популяции от биогеоценоза как надсистемы, взаимозависимости предыдущего (растения) и последующего (фитофага) звеньев в цепях питания. Согласно этой теории, популяция в совокупности с регулируемыми ее численность факторами представляет собой не самостоятельную систему, а отдельный элемент в биогеоценозе. При этом состояние популяции и изменения, которые она претерпевает, определяются потоком вещества, проходящим через нее по цепям питания и осуществляющим круговорот вещества в данном биогеоценозе [24]. П. М. Рафес на примере непарного шелкопряда сделал вывод о том, что массовые размножения каких-либо растительноядных насекомых — это признак того, что скорость поступления его пищевого ресурса возросла, поскольку улучшилось качество корма, и увеличилась (например, благодаря погоде) возможность его потребления. Следовательно, считает автор, круговорот вещества и поток энергии в биогеоценозе детерминирует продуктивность (величину) каждой популяции, а тем самым и соотношение численности партнеров по трофическим связям.

Оценивая биогеоэкологическую теорию П. М. Рафеса как попытку системного подхода к анализу динамики популяций, следует признать, что она являлась одним из вариантов трофической теории [1].

**Выводы.** Появление паразитарной, климатической, трофической и других теорий явилось закономерным историческим этапом экологических исследований, они соответственно отражали методологию того или иного периода развития экологии популяций.

Существование теорий, объясняющих динамику популяций на основе их взаимодействия с одним-двумя факторами среды, может быть лишь временным, ибо непрерывно накапливаются факты, которые не укладываются в рамки этих теорий.

В экологии насекомых назрела необходимость теоретического синтеза, предполагающего появление новой теории, в которой диалектически сняты ограниченности прежних [3].

Любая подлинно научная теория должна выполнять описательную, объяснительную, синтезирующую, а главное, прогностическую функцию, и этому требованию не отвечают названные теории динамики популяций.

Для создания теории, объясняющей повторяемость и цикличность массового размножения насекомых, нужен синергетический синтез с учетом системных закономерностей их развития и взаимодействия с системами более высокого уровня организации, нелинейности популяционной динамики и хаоса, режимов с обострением и ограниченности прогнозов [8, 16, 17, 18, 23].

**Библиографический список:** 1. Белецкий Е. Н. Массовые размножения насекомых. История, теория, прогнозирование: монография. Харьков: Майдан, 2011. 172 с. 2. Бенкевич В. И. Массовые появления непарного шелкопряда в Европейской части СССР. Москва: Наука, 1984. 143 с. 3. Бестужев-Лада И. В. Впереди XXI век: перспектива, прогнозы, футурологи. Антология современной классической прогностики. 1952–1999. Москва: Academia, 2000. 480 с. 4. Виктор Г. А. Проблемы динамики численности насекомых (на примере вредной черепашки). Москва: Наука, 1967. 271 с. 5. Витинский Ю. И. Солнечная активность. Москва: Наука, 1983. 192 с. 6. Возовик Ю. И. О повторяемости событий в процессе развития ландшафтов во времени.

*Вопросы географии. Ритмы и цикличность в природе.* Москва: Мысль, 1970. С. 30–31.

**7. Гиляров А. М.** Методологические проблемы современной экологии. Смена ведущих концепций. *Природа.* 1981. № 9. С. 96–103. **8. Глушков А. В., Серга Э. Н., Бунякова Ю. Я.** Хаос во временных рядах концентрации загрязняющих веществ в атмосфере. (г. Одесса). *Вісник Одеського державного екологічного університету.* 2009. Вип. 8. С. 223–238. **9. Дарвин Ч.** Происхождение видов. Москва: Сельхозгиз, 1937. 608 с.

**10. Добрецов А. Н.** Закономерности размножения нестадных саранчовых и прогноз их появления в Красноярском крае. *Тр. Красноярского НИИСХ.* 1967. Т. 4. С. 168–179.

**11. Дубинин Н. П.** Генетическое строение вида и его эволюция. Генетико–автоматические процессы и проблема экогенотипов. *Биол. жизнь.* 1932. Т. 1. Вып. 5–6. С. 52–95.

**12. Иваницкий Г. В.** Как активная автоволновая среда предсказывает будущее. *Пределы предсказуемости.* Москва: Центр Ком, 1997. С. 41–69. **13. Кеппен Ф.** О саранче и других вредных прямокрылых из сем. Acridiodes преимущественно по отношению к России. *Тр. Русск. энтомол. об-ва.* 1870. Т. 5. 352 с. **14. Конаков Н. Н.** Исторические сведения о размножениях лугового мотылька в Центрально-Черноземной области. *Метод. по изучению лугового мотылька в ЦЧО.* Воронеж, 1930. С. 3–38. **15. Кулагин Н. М.** О появлении саранчи в Европе в 18–19 столетиях. *Тр. 2-го Всеросс. энтомо-фитопатол. съезда.* Москва, 1921. С. 109–122. **16. Курдюмов С. П., Малинецкий Г. Г.** Нелинейная динамика и проблемы прогноза. *Вестник РАН.* 2001. Т. II. №3. С. 210–232.

**17. Малинецкий Г. Г.** Новый облик нелинейной динамики. URL: <http://spkurdumov.ru/forecas-foresas-ting/novy-oblik-nelinejnoj-dinamiki/>

**18. Малинецкий Г. Г.** Синергетика, предсказуемость и детерминированный хаос. *Пределы предсказуемости.* Москва: Центр Ком, 1997. С. 68–130. **19. Моисеев Н. Н.** Универсум. Информация. Общество. Москва: Устойчивый мир, 2001. 200 с.

**20. Налимов В. В.** Анализ оснований экологического прогноза (Паттерн-анализ как ослабленный вариант прогноза). *Вопросы философии.* 1983. № 1. С. 108–117. **21. Одум Ю.** Основы экологии. Москва: Мир, 1986. Т. 2. 376 с. **22. Поляков И. Я.** Логика этапов разработки проблемы прогнозов в защите растений. *Тр. ВИЗР.* 1976. Вып. 50. С. 5–23.

**23. Пригожин И., Стенгерс И.** Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. Москва: Прогресс, 1986. 432 с. **24. Рафес П. М.** Биогенотическая теория динамики популяций растительоядных лесных насекомых *Матем. моделирования в экологии.* М.: Наука, 1978. С.34–61. **25. Тимофеев-Ресовский Н. В.** Микроэволюция. Элементарные явления, материалы и факторы микрореволюционного процесса. *Ботанич. журн.* 1958. Т. 43. Вып. 3. С. 317–356. **26. Четвериков С. С.** Волны жизни (из лепидоптерологических наблюдений 1903 г.). *Дневник зоол. отд. Импер. об-ва любит. естеств.* Москва, 1905. Т. 3. Вып. 6. С. 106–110. **27. Четвериков С. С.** О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. *Журн. exper. биол.* 1926. Сер. А. Вып. 2. С. 3–54.

**28. Чижевский А. Л.** Космический пульс жизни. Земля в объятиях Солнца. Гелиотараксия. Москва: Мысль, 1995. 768 с. **29. Шварц С. С.** Экологические закономерности эволюции. Москва: Наука, 1980. 278 с. **30. Шмальгаузен И. И.** Факторы эволюции. Москва-Ленинград: Изд-во АН СССР, 1946. 396 с. **31. Щербиновский Н. С.** Пустынная саранча пистоцерка. М.: Сельхозиздат, 1952. 416 с. **32. Klimetzek D.** Insektenvermehrungen und Sonnen flecken. *Forst. Wissensch. Cenbriff.* 1976. S. 226–238. **33. Mayr E.** The growth of biological thought. Cambridge: Harvard University Press, 1982. 975 p. **34. Miyashita K.** Outbreaks and population fluctuau – tions of insects, with special reference to agricultural insect pest i Japan. *Bull. Wat., just. Agric. Sci.* 1963. № 15. S. 19–50. **35. Spencer H.** A theory of population, deduced from the general law of animal fertility. *Westminster.* 1852. № 57. S. 468–501.

Одержано редколегією 15.10.2017 р. E-mail: sergejstankevich1986@gmail.com