

УДК 595.7:574.3](091)

DOI <https://doi.org/10.32782/2226-0099.2025.142.2.14>

СУЧАСНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ДИНАМІКУ ПОПУЛЯЦІЙ КОМАХ: МИНУЛЕ, ТЕПЕРІШНЄ, МАЙБУТНЄ. СИНЕРГЕТИЧНИЙ ПІДХІД

Станкевич С.В. – к.с.-г.н.,

доцент кафедри зоології, ентомології, фітопатології, інтегрованого захисту
і карантину рослин імені Б.М. Литвинова,

Державний біотехнологічний університет

Забродіна І.В. – к.с.-г.н.,

доцент кафедри зоології, ентомології, фітопатології, інтегрованого захисту
і карантину рослин імені Б.М. Литвинова,

Державний біотехнологічний університет

Меленті В.О. – PhD,

старший викладач кафедри зоології, ентомології, фітопатології, інтегрованого
захисту і карантину рослин імені Б.М. Литвинова,

Державний біотехнологічний університет

Проблема динаміки популяцій – одна із центральних проблем екології. Комахи, як одна із найбільш давніх і найбільш численних груп тварин, що з'явилися на Землі понад 400 млн років тому, мають «генетичну пам'ять» минулого і, відповідно, передають генетичну інформацію від покоління до покоління за допомогою генетичного коду згідно з еволюційною тріадою: спадковість, мінливість і природний відбір, котрий особливо посилюється під час масових розмножень, які повторюються циклічно, тобто через різні часові проміжки між початками чергових або так званих популяційних циклів. Авторами статті шляхом аналізу досліджень вітчизняних і зарубіжних учених виконано теоретичний синтез інформації щодо закономірностей популяційної динаміки найбільш поширених комах-шкідників сільськогосподарських рослин, лісових і плодово-ягідних насаджень на основі минулого та теперішнього, проведено аналіз сучасних уявлень щодо динаміки популяцій комах і теорій, які пояснюють сезонні та річні зміни їхньої чисельності. Авторами статті обґрунтовано, що поява паразитарної, кліматичної, трофічної та інших теорій – закономірний історичний етап екологічних досліджень, які відображали методологію того чи іншого періоду розвитку екології популяцій. Існування теорій, які пояснюють динаміку популяцій на основі їхньої взаємодії з одним-двома чинниками середовища, може бути лише тимчасовим, бо безперервно накопичуються факти, які не вкладаються в рамки цих теорій. В екології комах назріла необхідність теоретичного синтезу, що передбачає появу нової теорії, в якій буде діалектично знято обмеженість попередніх теорій. Будь-яка істинно наукова теорія повинна виконувати описову, пояснювальну, синтезуючу, а головне, прогностичну функції, і цій вимозі не відповідають існуючі нині теорії динаміки популяцій. Для створення теорії, що пояснює повторюваність і циклічність масового розмноження комах, необхідний синергетичний синтез з урахуванням системних закономірностей їх розвитку та взаємодії з системами вищого рівня організації, нелінійності популяційної динаміки та хаосу, режимів із заго-стренням та обмеженістю прогнозів.

Ключові слова: комахи, шкідники, теорії, динаміка популяцій, циклічність, прогноз, синергетика.

Stankevych S.V., Zabrodina I.V., Melenti V.O. Modern concepts of insect population dynamics: past, present, future. A synergetic approach

The problem of population dynamics is one of the central problems of ecology. Insects, as one of the oldest and most numerous groups of animals that appeared on Earth more than 400 million years ago, have a "genetic memory" of the past and, accordingly, transmit genetic information from generation to generation using the genetic code according to the evolutionary triad: heredity,

variability and natural selection, which is especially amplified during mass reproductions that are repeated cyclically, that is, at different time intervals between the beginnings of successive or so-called population cycles. The authors of the article, by analyzing the research of domestic and foreign scientists, have performed a theoretical synthesis of information on the patterns of population dynamics of the most common insect pests of agricultural plants, forest and fruit and berry plantations based on the past and present, and have analyzed modern ideas about the dynamics of insect populations and theories that explain seasonal and annual changes in their numbers. The authors of the article substantiate that the emergence of parasitic, climatic, trophic and other theories is a natural historical stage of ecological research, which reflected the methodology of a particular period of development of population ecology. The existence of theories that explain population dynamics based on their interaction with one or two environmental factors can only be temporary, because facts are constantly accumulating that do not fit into the framework of these theories. In insect ecology, the need for theoretical synthesis has become urgent, which involves the emergence of a new theory in which the limitations of previous theories will be dialectically removed. Any truly scientific theory must perform descriptive, explanatory, synthesizing, and most importantly, predictive functions, and the currently existing theories of population dynamics do not meet this requirement. To create a theory that explains the repeatability and cyclicity of mass insect reproduction, a synergistic synthesis is necessary, taking into account the systemic patterns of their development and interaction with higher-level organizational systems, the nonlinearity of population dynamics and chaos, and regimes with exacerbation and limited forecasts.

Key words: *insects, pests, theories, population dynamics, cyclicity, forecast, synergy.*

Проблема динаміки популяцій – одна із центральних проблем екології. Вона виникла ще з появою людства, особливо з розвитком сільськогосподарської діяльності, та визначається з часовими вимірами: минуле, сьогодення, майбутнє. Тому прогнозування – це історія, орієнтована з минулого у майбутнє. Таке порівняння має певний сенс, оскільки між прогнозуванням і минулим має місце певна симетрія, вісню якої є теперішнє, а прогнозування масових розмножень комах – це відображення історії чи хронологічної послідовності динаміки їх популяцій у часі. Хроніка масових розмножень комах уже містить у собі інформацію про результати взаємодії популяцій з усіма чинниками довкілля [4, 5, 35, 37].

Комахи, як одна із найбільш давніх і найбільш численних груп тварин, що з'явилися на Землі понад 400 млн років тому, мають «генетичну пам'ять» минулого і, відповідно, передають генетичну інформацію від покоління до покоління за допомогою генетичного коду згідно з еволюційною тріадою: спадковість, мінливість і природний відбір, котрий особливо посилюється під час масових розмножень, які повторюються циклічно, тобто через різні часові проміжки між початками чергових або так званих популяційних циклів [35]. Однак, як нині відомо, популяційні цикли не є точним повторенням минулого у майбутньому. Вони містять у собі інформацію минулого, але разом із тим уже закономірно змінюються генетична та екологічна структура (організація) популяції.

Теорія – це узагальнена система наукового знання. Вона має виконувати такі основні функції: описову, пояснювальну, синтезуючу та прогностичну (це головна функція). Теорія прогнозування має показати, як можна синтезувати сценарій майбутнього за умови дуже слабкого знання механізму тих процесів, які зумовлені втручанням людини у природу [1, 2, 3, 4, 5, 6].

Динаміка популяції – це сума взаємодії чинників середовища і популяції, які безпосередньо чи опосередковано впливають на динаміку її щільності і чисельності. У реальних природних популяціях одночасно існують і взаємодіють усі основні фактори популяційної динаміки: популяційні цикли, мутаційний процес, ізоляція та природний відбір, тобто еволюційна тріада Дарвіна [36, 37, 38, 39].

Матеріали та методика. Шляхом аналізу досліджень вітчизняних і зарубіжних учених виконано теоретичний синтез інформації щодо закономірностей популяційної динаміки найбільш поширених комах-шкідників сільськогосподарських рослин, лісових і плодово-ягідних насаджень на основі минулого та теперішнього, проведено аналіз сучасних уявлень щодо динаміки популяцій комах і теорій, які пояснюють сезонні та річні зміни їхньої чисельності.

Результати досліджень. На загальний характер коливань чисельності особин у природних популяціях і можливе еволюційне значення цього явища вперше вказав ще С.С. Четвериков [35] на прикладі так званих «хвиль життя» комах. Згодом генетики та еволюціоністи показали, що популяційні хвилі є елементарним фактором мікроеволюції. Вони призводять до послаблення природного відбору з одночасним збільшенням чисельності особин у природних популяціях і посилення природного відбору під час зниження чисельності особин у природних популяціях. У роботі «Про деякі моменти еволюційного процесу з погляду сучасної генетики» С.С. Четвериков виконав теоретичний синтез дарвінізму та генетики і фактично заклав основи популяційної генетики та генетичної теорії видоутворення. Завдяки роботам С.С. Четверикова у біології затвердилося фундаментальне значення популяцій, з яких складається будь-який вид. Стало зрозуміло, що саме на рівні популяції відбуваються всі еволюційні зміни, котрі у кінці 30-х рр. XX ст. Н.В. Тимофєєв-Ресовський назвав мікроеволюцією [35].

Детальні дослідження генетики популяцій на прикладі комах було виконано у 30-х рр. XX ст. вченими Н.П. Дубініним та Д.Д. Ромашовим, котрі обґрунтували теорію генетико-автоматичних процесів, які пояснювали закономірності масових розмножень комах. Виконаний авторами аналіз показав, що протягом існування популяцій у них відбуваються генетико-автоматичні процеси [35]. Ці процеси перебігають у популяціях із постійною чисельністю, але особливо інтенсивні вони у період зниження чисельності, коли відбувається розбудова генетичної структури популяцій. Під час наростання чисельності перебіг генетико-автоматичних процесів є надзвичайно повільним, але триває безперервна диференціація генетичного складу популяцій. Генетико-автоматичні процеси можуть впливати на перебіг динаміки чисельності, змінюючи плодючість та життєздатність особин у популяціях, особливо в той час, коли та чи інша мутація, потрапляє під тиск природного відбору. Зміни чисельності популяцій є вираженням різноманітних екологічних залежностей між середовищем та організмом. За їх допомогою зовнішнє середовище реалізує частину свого впливу на генетичну будову виду та його еволюційний процес. Отже, теорія генетико-автоматичних процесів розкрила деякі причини коливань чисельності комах, в основі яких лежить динаміка генетичного складу популяцій.

Питання динаміки популяцій шкідливих комах і гризунів як обмеження панміксії було представлено у роботах всесвітньовідомого українського біолога-еволюціоніста І.І. Шмальгаузена [35]. Для теорії динаміки популяцій у методологічному аспекті важливі висновки вченого про чотири фази змін чисельності та наслідки, що з них випливають.

Фаза I – зростання чисельності за сприятливих умов, під час ослаблення дії природного відбору – пов'язані з накопиченням і комбінуванням мутацій (збільшення індивідуальної мінливості).

Фаза II – відносна стабілізація, що супроводжується посиленням конкуренції, а також прямої боротьби за існування – пов'язана з ефективним відбором найбільш сприятливих комбінацій та скороченням мінливості.

Фаза III – більш-менш різке скорочення чисельності під тиском потужних елімінуючих чинників – пов'язані з подальшим скороченням мінливості і, частково, з випадковим переживанням деяких сприятливіших комбінацій.

Фаза IV – нове розмноження – пов'язана зі швидким поширенням комбінацій, які вижили, і подальшим накопиченням нових мутацій.

І.І. Шмальгаузен вважав, що циклічні зміни чисельності популяцій вносять лише часткове обмеження панміксії у періоди депресії, проте їхнє еволюційне значення не підлягає сумніву.

Для пізнання закономірностей динаміки популяцій комах важливі такі висновки:

1) популяції здатні підтримувати свою чисельність у стані динамічної рівноваги, незважаючи на постійні зміни факторів довкілля, що досягається адаптивними гомеостатичними реакціями окремих особин, динамікою екологічної структури популяції та зміною її генетичного складу;

2) коливання якості популяції – такий же характерний її атрибут, як і коливання чисельності.

Неодмінною умовою підтримки життєздатності популяції в умовах середовища, як вважав І.І. Шмальгаузен, є високий ступінь її генетичної різноманітності, що забезпечується екологічними механізмами: різним способом життя різних внутрішньопопуляційних груп тварин, суворими закономірностями формування пар, різною швидкістю статевого дозрівання самців і самиць, різним співвідношенням статей у різних вікових групах та ін.

За С.С. Шварцом [35] екологічні механізми еволюційного процесу проявляються у 3-х найважливіших формах, які засновані на зміні вікової структури популяції (віковий відбір), зміні чисельності (невибіркова елімінація) та зміні просторової структури популяції.

Різкі зміни чисельності – найважливіший чинник перетворення популяції, причому, всупереч загальноновизнанім уявленню, цей чинник (невибіркова елімінація) впливає на екологічну структуру популяції, зазвичай, суворо вибірково, перетворюючи їх у певних напрямках, відповідно до змін середовища. Різкі коливання чисельності популяцій, подібно до вікового відбору, сприяють швидкій мобілізації резервів популяції і, як правило, є одним з чинників її адаптивної еволюції [35, 36, 40].

Нині існує багато фактів, які свідчать, що збагачення генетичного фонду популяцій має фундаментальне значення, тому мають існувати спеціальні механізми підтримки гетерогенності популяцій. Один із таких механізмів – підвищена життєздатність гетерозигот. Гетерозиготність у популяціях досягається за рахунок перемішування особин особливо у періоди міграцій, коли збільшується ймовірність парування особин із популяцій, різних за генетичною структурою. Міграції та перемішування є для комах одним з основних механізмів підтримки генетичної гетерогенності популяцій та запобігання збіднення загального генофонду.

Генетична різноманітність популяцій є однією із передумов мікроеволюційних перетворень. Проте, як слушно вказував С.С. Шварц: «... Природний відбір неспроможний працювати в кредит. Це означає, що генетична різноманітність популяцій не лише спричинює їхні перетворення, а й підвищує життєстійкість популяції в даний момент її історії».

Завдяки дослідженням С.С. Шварца [35] та інших екологів-еволюціоністів намітилося зближення еволюційних та екологічних уявлень. Було започатковано новий етап вивчення екологічних механізмів мікроеволюційного процесу

у розвитку сучасної синтетичної теорії еволюції. Для цього етапу досліджень було характерним пізнання екологічної своєрідності популяцій, співвідношення між рівнем і типом динаміки чисельності, плодючістю, тривалістю життя, їхніми екологічною та генетичною структурами. Зміна екологічної структури популяції, зокрема і зміна її чисельності, веде як до генетичного дрейфу, тобто до випадкової зміни частоти трапляння різних генотипів, до спрямованого перетворення генетичного складу популяцій (екологічні механізми еволюційного процесу). Всебічне вивчення цих закономірностей створює передумови розробки теорії управління якісним складом популяції.

Синтез еволюційних та екологічних уявлень, створення єдиного еволюційно-екологічного підходу до вивчення проблем життя сприяло виходу біологічного пізнання за рамки емпіричної конкретності та ознаменувало новий етап теоретизації біології.

Проблема масових розмножень комах протягом багатьох десятиліть займає одне із центральних місць в екологічних дослідженнях. Однак повторюваність спалахів масових розмножень деяких видів шкідливих комах залишається предметом роздумів і понині, а їхні закономірності майже не вивчені [21].

Вже давно дослідники помітили багаторічну повторюваність масових розмножень комах та інших тварин. Цим питанням займалися ще Реомюр, Дарвін і Уоллес, але закономірний характер цього явища вперше було показано Федором Кеппеном [35] на прикладі аналізу масових появ і міграцій шкідливих саранових в Європі у період з 592 по 1866 рр. Аналізуючи історичні дані, у сер. 20-х – на поч. 30-х рр. XX ст. екологами були висунуті теоретичні уявлення щодо періодичності масових розмножень гризунів і комах, їхній зв'язок і взаємодію з циклами сонячної активності, кліматом і природними ворогами (зоофагами та ентомофагами). Для пояснення причин циклічних коливань чисельності було запропоновано кілька різних теорій: метеорологічна теорія, теорія випадкових коливань, теорія взаємодії популяцій (хижак – жертва, паразит – господар) і теорія трофічних рівнів. Але всі спроби пов'язати циклічні коливання чисельності з кліматичними факторами поки що залишаються безуспішними [35].

У вітчизняній та зарубіжній екологічній літературі давно дискутується питання зв'язку популяційних циклів комах та інших тварин із багаторічною динамікою сонячної активності. Це питання, яке виросло в теоретичну проблему щодо можливості використання показників останньої як критерію для прогнозування появи шкідників сільськогосподарських культур, завжди зачіпало основи теорії динаміки популяцій [22].

Згаданий вище Федор Кеппен, проаналізувавши масові розмноження і міграції шкідливих саранових у Європі майже за 1300 років, зіставив їх з багаторічною динамікою сонячних плям і зробив висновок про те, що періоди з особливо сильними розмноженнями і далекими міграціями саранових у переважній більшості випадків починалися в епоху мінімумів сонячної активності, за рік до мінімуму, або через рік після нього. Так, за його даними, грандіозні спалахи чисельності саранових мали місце у 1333–1339, 1689–1693, 1800–1806, 1822–1829, 1855–1862 рр. Ці періоди тривали кілька років і закінчувалися на шостий чи сьомий рік після мінімуму сонячних плям [11, 35, 36, 40].

Через півстоліття до цієї проблеми знову повернувся М.М. Кулагін. систематизувавши історичні матеріали масових розмножень саранових у Європі у XVIII–XIX ст. і зіставивши їх з динамікою сонячних плям. Таким чином він дійшов висновку, що періодичність у динаміці чисельності саранових відсутня.

Це пояснюється складністю тих чинників, котрі зумовлюють динаміку їхніх популяцій. Загалом же масові розмноження саранових частіше спостерігалися у теплі роки, ніж у холодні, хоча бували і винятки [11, 35].

У 1930 р. М.М. Конаков узагальнив хроніку масових розмножень лучного метелика в центральній чорноземній смузі за 1854–1929 рр. і констатував їхні збіги з динамікою сонячної активності. Протягом 61 року, з 1854 по 1915 рр., спалахи чисельності цього шкідника відмічені 5 разів (1855, 1867, 1889, 1901 і 1912 рр.) і були приурочені до мінімуму сонячних плям або до року, що передує йому. Тільки в 1878 р. (рік мінімуму) лучного метелика не було, зате в масі з'явилися саранові, хлібні жуки, совка-гама, непарний і сосновий шовкопряди. Починаючи з 1916 по 1922 рр. спалахи чисельності лучного метелика та сарани азіатської спостерігалися щорічно, а в 1922 р. відмічене масове розмноження совки-гами та яблуневої молі [11, 35].

З середини 50-х рр. XX ст. проблема обумовлених сонцем спалахів чисельності комах особливо інтенсивно розроблялася М.С. Щербиновським для пустельної сарани (шистоцерки) [11, 35]. Він зазначав, що циклічність – одна з характерних рис життя і розмноження пустельної сарани. За його даними, спалахи розмноження цього шкідника за 150 років спостерігалися 13 разів і повторювалися із середніми проміжками між максимумами спалахів 11,5 року. Крім того, спостерігалася синхронність у початках, перебігу та згасанні спалахів чисельності пустельної сарани на величезній території двох материків, від Індії до Марокко. Ці факти вказують на те, що розмноження шистоцерки залежить не тільки від екологічних умов місць її існування, а й від якихось процесів, котрі охоплюють цілі континенти і зумовлюють більш-менш аналогічні зміни екологічного середовища у постійних резерваціях шкідника, віддалених одна від одної на десятки тисяч кілометрів. Основна причина циклічності масових розмножень пустельної сарани на думку М.С. Щербиновського – зміна сонячної активності, що впливає на динаміку та циркуляційний режим атмосфери і, відповідно, погоду в зоні первинних осередків розмноження цього шкідника. Саме на ці зміни шистоцерка реагує циклічністю розмноження та міграціями зграй, що відлітають на тисячі кілометрів від своїх первинних осередків. Автор вважав, що в умовах саван, пустель і напівпустель еволюційно змінювалася форма існування шистоцерки та міграції її зграй як кожного року, так і під час циклів її масових розмножень, які можуть бути оцінені як реакція виду на геологічний перебіг ритмів погодних умов у пустельних зонах основного її існування. У період мусонів у посушливих районах тропічної зони починається бурхливе зростання рослинності, а це, у свою чергу, призводить до різкого збільшення чисельності сарани, утворення нею стадної форми, яка здійснює далекі міграції. Він довів, що міграціям властиві ті самі цикли, що і сонячній активності. При цьому учений рішучо відкидав усі антинаукові пояснення причин тимчасових масових розмножень і вимирань комах, як саморегулювання видового життя організмів або «рухлива рівновага» між «господарями» та їхніми паразитами і прагнув діалектичними методами розкрити існуючі у природі матеріальні причини спостережуваних явищ, що йде до нас від єдиного, джерела енергії нашої планетної системи – Сонця» [11, 35].

Пізніше, вже у 60-х рр. XX ст. М.С. Щербиновський розвинув уявлення про сонячно обумовлені спалахи чисельності всіх шкідливих комах, а для покращення методів прогнозу їхніх масових розмножень рекомендував враховувати тричленну залежність та обумовленість:

– ритміку змінної сонячної активності;

– режим циркуляції атмосфери, підпорядкований як обертанню Землі навколо осі, а й імпульсам хвильової і корпускулярної радіації Сонця;

– екологічні зміни в біоценозах, які викликаються мінливими у просторі та часі сезонними змінами режиму погоди під впливом сонячної активності та діяльності людини.

Основні роботи М.С. Щербиновського стали вагомим внеском в обґрунтування проблеми «Сонце – біосфера», які свого часу гідно були оцінені О.Л. Чижевським [16].

Однак, на той час, ці роботи не отримали визнання серед ентомологів, головним чином тому, що природознавство ще не мало переконливих доказів реальності зв'язків між Землею і космічним простором – проблемою дуже складною і мало знайомою екологам [17].

Детальні дослідження закономірностей змін чисельності непарного шовкопряда було виконано В.І. Бенкевичем [35]. Він проаналізував хроніки масових розмножень цього шкідника у європейській частині СРСР за останні 100 років і показав їхній зв'язок із сонячною активністю, циркуляційним режимом атмосфери, погодою та кліматом. Так, більшість спалахів чисельності непарного шовкопряда, як установив автор, мали місце на гілці спаду і в мінімумі 11-річних циклів сонячної активності або через 2, 3, 4 роки після максимуму індексу рекурентності і максимуму розвитку меридіальних процесів атмосферної циркуляції в травні – червні, чи у лютому – березні. Сонячна активність створює циклічний фон масових розмножень непарного шовкопряда, причому вона є рядовим модифікуючим чинником. Регулююча роль активності Сонця проявляється у впорядкуванні потужності впливу інших модифікуючих факторів та наданні їм властивої циклічності [35].

Акридолог О.М. Добрецов [35] також вважав, що між популяційними циклами сарачових та сонячними циклами є тісний зв'язок. Так, аналізуючи циклічність спалахів чисельності нестадних саранових у Красноярському краї, він дійшов висновку про їхній зв'язок із посухами, які в цьому регіоні припадають в основному на 9-й або 10-й роки 11-річного сонячного циклу.

З циклічністю сонячної активності пов'язували спалахи масових розмножень шкідливих комах багато зарубіжних екологів [5, 6].

Проте гіпотезу Сонячно-Земних зв'язків масових розмножень комах із сонячною активністю не визнавав відомий японський еколог Міяшита. Він заперечував періодичність масових розмножень шкідливих комах та його сонячну обумовленість. Показовими є результати його досліджень із детальним аналізом багаторічних (за 60–70 років) змін чисельності 12 видів шкідників сільського та лісового господарства у різних регіонах Японії [31]. Основний висновок автора: спалахи масових розмножень більшості видів шкідників нерегулярні, а їхня тривалість неоднакова. Виняток становлять лише стадні саранові, динаміка чисельності яких збігається з багаторічними змінами сонячної активності. Масові розмноження шкідників лісу та динаміка активності Сонця в різних областях Німеччини асинхронні – такий висновок німецького еколога Кліметцека [29].

Головна причина скепсису, на нашу думку, полягає в застарілому методологічному підході до оцінки циклічності динаміки популяцій, що полягає в однозначному поясненні цього складного екологічного процесу, у спробі звести зміни чисельності до одного або кількох чинників середовища, виділити з них головний, якого, з точки зору системного підходу, бути не може!

Не менш важливою причиною протиріч, що є в екологічній літературі, є лінійний підхід пояснення характеристик сонячної активності та її земних проявів,

а нерідко і незрозуміння факту про наявність у самоорганізованих системах, якими є популяції, біогеоценози та біосфера, прямих і зворотних зв'язків і взаємозв'язків, що забезпечують ієрархічність, взаємодію, синхронізацію та гомеостаз. Згідно із сучасними уявленнями, сонячна активність це складна відкрита система з дивними атрactorами і хаосом, вона має чутливість до початкових умов, а її показник W (число Вольфа) вимірюється досить грубо, тому можна розраховувати тільки на прогноз кількох довготривалих коливань сонячної активності. Тому справедливі вказівки опонентів на відсутність аналізу та підтвердження сполученості сонячно-екологічних зв'язків [8, 9, 10, 12].

У зв'язку з цим, Г.О. Вікторов [35]. писав, що «встановлення зв'язку між коливаннями чисельності та ритмікою сонячної активності вимагає більш ґрунтовних доказів, заснованих на з'ясуванні причинних залежностей, а не на простій констатації циклічності з певним середнім періодом коливань».

Ця обставина, цілком природно, викликала певний скептицизм серед частини вітчизняних та зарубіжних екологів, навіть у тих випадках, коли сонячно-екологічна синхронізація була встановлена на основі якісної моделі.

Ситуацію в геліобіології свого часу успішно охарактеризував Ю.І. Вітінський [35] указавши, що в даний час скептиків відносно реальності впливу сонячної активності на біосферу, особливо серед біологів та медиків, поки що не менше, ніж прихильників цієї точки зору.

На нашу думку, це певною мірою пояснюється і тим, що нерідко дослідники сонячно-земних зв'язків ототожнюють терміни періодичність, ритмічність і циклічність. З метою чіткого розмежування цих понять та необхідності теоретичного обґрунтування закономірностей масових розмножень комах, ми вважаємо за необхідне у своїх узагальненнях та дослідженнях використовувати такі терміни та поняття.

Цикл – закінчений або незакінчений (перерваний) процес, елементи якого (фази, стадії, етапи і т. д.), слідуючи один за одним або чергуючись, становлять єдиний ряд, єдине ціле [35].

Циклічність – наявність, існування циклу чи циклів у розвитку (чи будові) чогось [35].

Ритм – закономірне (рівномірне) чергування, слідування (співвідношення) та (або) повторення будь-яких елементів, властиве розвитку, перебігу будь-якої системи у просторі та в часі [35].

Ритмічність – наявність ритму у розвитку (чи будові) чогось. Ритм і ритмічність проявляються у поєднанні, чергуванні та повторенні циклів, а й у самих циклах, усередині них. Не зовсім правильно зводити значення терміну «ритм» лише до рівномірної повторюваності, періодичності, бо остання, хоч і поширений, але лише окремий випадок ритмічності. Таким чином, ритм – це найбільш загальна властивість організації неживої та живої матерії, а прояв його закономірностей безмежний [35].

Період – проміжок часу (або іншого виміру), протягом якого щось відбувається (починається, розвивається та закінчується). Отже, період циклу – це проміжок часу, протягом якого він протікає (від початку до закінчення) [35].

Періодичність – закономірна (у тому числі рівномірна) повторюваність будь-яких (закінчених) явищ, процесів (циклів) у часі та (або) у просторі через певні, але обов'язково рівні одиниці будь-якої системи вимірювання. Відмінність понять циклу, ритму та періоду ми коротко сформулювали так: цикл – це процес, явище; ритм – його характеристика, внутрішня організація, структура; період – міра (у будь-яких одиницях виміру) процесу, явища від початку остаточно [35].

Така характеристика процесів та явищ, що протікають у неорганічному та органічному світі, багато в чому співзвучна діалектичній концепції розвитку, згідно з якою повторюваність (циклічність) – це необхідна ознака будь-якого закону, наявність у процесів та явищ внутрішньої закономірності, що носить об'єктивний характер.

На думку вчених біологічні процеси та явища циклічні. Їхня циклічність пояснюється, з одного боку, постійним впливом зовнішніх космічних чинників, а з іншого – автоколиваннями, властивими будь-якій матеріальній системі [26, 27, 28, 32].

Історичні відомості про закономірності динаміки чисельності комах є нечисленними та фрагментарними. Найбільш ранні дослідження екології комах виконані французьким натуралістом Р. Реомюром. У роботі, виданій 1735 р., наведено оригінальні спостереження впливу деяких чинників середовища в розвитку комах. У тому ж році Реомюр вперше описав масову появу совки-гами у Франції, а в наступні кілька років виконав цілу низку спостережень за розвитком комах за різних режимів температури. Реомюру належать класичні дослідження паразитизму серед комах. Його по праву вважають засновником паразитарної та метеорологічної концепцій динаміки популяцій комах.

З винаходом термометра температура стала найбільш очевидним фактором зовнішнього середовища, тому, цілком природно, перші дослідження в галузі екології комах передусім стосувалися саме цього чинника. Найбільш ранні спостереження впливу верхніх температурних меж на онтогенез і виживання комах були виконані ще Ніколі у 1841 р., Бютчлі в 1874 р. і Грабер в 1887 р.

Виявлення реакції комах на різні зміни температури, опадів, відносної вологості повітря та їхніх різних поєднань слугувало основою для формування на початку XIX ст. кліматичної концепції регуляції чисельності комах. Одночасно було сформульовано дві теоретичні концепції динаміки чисельності популяцій: «рухомої рівноваги» [35] і трофокліматична К.Ф. Рульє (1814–1858). Їхня сутність та концептуальні основи були викладені в оглядовій роботі І.Я. Полякова, який в історичному аспекті показав становлення основних теоретичних уявлень про динаміку популяцій [33].

По справжньому науковою стала теорія еволюції Чарльза Дарвіна. У світлі його уявлень, чисельність тварин і рослинних організмів коливається в природних умовах більш менш регулярно, залежно від середовищних і популяційних змін, а в основі цих коливань – саморегуляція популяцій, як і будь-яких інших біологічних систем. Незважаючи на те, що Дарвін поділяв погляди Мальтуса щодо питання коливання чисельності популяцій, він підкреслив закономірний характер цього процесу і заклав основи для розвитку сучасної популяційної екології та біології в цілому. «Ця теорія, пізніше модифікована і витлумачена на основі положень генетики, служить зараз тим стрижнем, навколо якого будується вся сучасна біологія» [30, 34, 45].

Основні положення дарвінівської теорії еволюції, насамперед динаміки популяцій, стали потужним стимулом подальших досліджень популяційної екології, розробки та вдосконалення теоретичних уявлень про динаміку чисельності тварин. Проблема динаміки популяцій швидко висунулася одне з чільних місць у екологічних дослідженнях.

Наприкінці 30-х – на початку 40-х рр. XX ст. вітчизняними та зарубіжними вченими одночасно були сформульовані факторіальні теорії динаміки популяцій: паразитарна, біоценотична та кліматична [35]. Характерною особливістю цих

теоретичних уявлень була негласна спроба повністю пояснити причини коливання чисельності будь-яких організмів їхньою реакцією на ті чи інші абіотичні фактори. Подібного роду підхід в екології О.М. Гіляров [35]. кваліфікував як «аутекологічний редукціонізм». Останній, як зазначає автор, був прогресивною методологією і панував в екології приблизно до 60-х рр. XX ст.

На початку та в середині 50-х років XX ст. І.Я. Поляков на прикладі мишоподібних гризунів сформулював теоретичну концепцію зміни життєздатності популяцій у процесі градацій їхньої чисельності. Її сутність полягає в тому, що життєвість популяції в даний період (її структура, фізіологічний стан окремих вікових груп, темпи розвитку, інтенсивність розмноження, виживання, стійкість до різних несприятливих факторів) визначається тими умовами, в яких розвивалися ті вікові групи, з яких вона складається. Автор цієї концепції вважав, що популяції розрізняються як за віковим складом, співвідношенням статей, розмірами тіла, а й за характером реакцій на одні й самі чинники середовища. Ця мінливість формується під безпосереднім впливом умов харчування та кліматичних факторів, у яких відбуваються окремі етапи онтогенезу особини або відповідних вікових фракцій популяцій. Він вважав, що шкідники сільськогосподарських культур відносяться до таких груп тварин, для котрих вирішальне значення у поступовій динаміці популяцій мають фізичні чинники і кормові ресурси середовища. Під впливом цих факторів формуються морфофізіологічні властивості популяцій, їхні реакції на енергетичні ресурси і кліматичні чинники, характер внутрішньопопуляційних і міжвидових відносин і значення останніх для тенденцій зміни чисельності. Основне і принципово нове становище цієї теорії полягало в тому, що вона дозволяла заздалегідь судити про динаміку чисельності і про можливі чинники, здатні на неї впливати, за станом кормової бази, фізичного середовища та морфофізіологічних властивостей популяції. Це робить її прийнятною для вирішення завдань прогнозу [10, 35].

Наприкінці XX ст. серед вітчизняних і зарубіжних екологів були популярними теоретичні концепції, названі Г.О. Вікторовим [35] стохастизмом і регуляціонізмом, а сучасний етап дослідження популяційної динаміки пошуком механізмів регуляції чисельності.

Прибічники першого напрямку вважали вплив чинників довкілля на популяції випадковим. Комбінації різних чинників визначають зміни чисельності комах (підйоми і спади), причому сприятливе поєднання умов, які визначають підйоми чисельності, спостерігається у природі набагато рідше, ніж несприятливе.

Представники другого напрямку розглядають коливання чисельності як регульований процес. Вони вважають, що її випадкові зміни, викликані прямим чи непрямим впливом абіотичних (переважно фізичних) чинників, компенсуються діяльністю регуляторних механізмів, які керуються змінами щільності популяцій за принципом негативного зворотнього зв'язку. На думку прихильників регуляціонізму, у цій ролі можуть бути біотичні чинники середовища, які реагують зміни чисельності інших організмів.

Відповідно до уявлень більшості сучасних екологів, зміна чисельності комах сприймається як взаємодія різних механізмів. Г.О. Вікторов підрозділив їх на модифікуючі та регулюючі. До модифікуючих він відніс кліматичні та інші географічні чинники середовища, а до регулюючих – природних ворогів (паразити, хижаки, збудники хвороб), внутрішньовидові відносини (конкуренція), а також трофічні чинники (кількість, якість та доступність їжі).

Понад 80 років тому на прикладі лісових комах було сформульовано трофічну теорію динаміки популяцій. Засновник цієї теорії Д.Ф. Руднев вважав головним

чинником динаміки чисельності стовбурових і хвогризучих комах кількість та якість корму. Погода та інші екологічні чинники, на думку цього автора, опосередковано впливають на чисельність популяцій через стан кормових рослин, «... можуть лише прискорити чи уповільнити темпи зростання чисельності, основний напрям якого визначається фізіологічним станом самих рослин».

Наприкінці 60-х, на початку 70-х рр. XX ст. П.М. Рафес обґрунтував біогеоценотичну теорію динаміки популяції лісових комах. Її концептуальна основа – залежність формування та величини, а також змін популяції від біогеоценозу як надсистеми, взаємозалежності попередньої (рослини) та подальшої (фітофага) ланок у ланцюгах живлення. Відповідно до цієї теорії, популяція разом із регулюючими її чисельність чинниками є не самостійною системою, а окремим елементом у біогеоценозі. При цьому стан популяції та зміни, які вона зазнає, визначаються потоком речовини, що проходить через неї ланцюгами живлення і здійснює кругообіг речовини в даному біогеоценозі [33, 35]. П.М. Рафес на прикладі непарного шовкопряда зробив висновок про те, що масові розмноження будь-яких рослиноїдних комах – це ознака того, що швидкість надходження його кормового ресурсу зростає, оскільки покращилася якість корму та збільшилася (наприклад, завдяки погоді) можливість його споживання. Отже, кругообіг речовини та потік енергії в біогеоценозі детермінує продуктивність (величину) кожної популяції, а тим самим і співвідношення чисельності партнерів по трофічним зв'язкам. Оцінюючи біогеоценотичну теорію П.М. Рафеса, як спробу системного підходу до аналізу динаміки популяцій, слід визнати, що вона була одним з варіантів трофічної теорії.

Висновки

1. Поява паразитарної, кліматичної, трофічної та інших теорій – закономірний історичний етап екологічних досліджень, які відображали методологію того чи іншого періоду розвитку екології популяцій.

2. Існування теорій, які пояснюють динаміку популяцій на основі їхньої взаємодії з одним-двома чинниками середовища, може бути лише тимчасовим, бо безперервно накопичуються факти, які не вкладаються в рамки цих теорій.

3. В екології комах назріла необхідність теоретичного синтезу, що передбачає появу нової теорії, в якій буде діалектично знято обмеженість попередніх теорій.

4. Будь-яка істинно наукова теорія повинна виконувати описову, пояснювальну, синтезуючу, а головне, прогностичну функції, і цій вимозі не відповідають існуючі нині теорії динаміки популяцій.

5. Для створення теорії, що пояснює повторюваність і циклічність масового розмноження комах, необхідний синергетичний синтез з урахуванням системних закономірностей їх розвитку та взаємодії з системами вищого рівня організації, нелінійності популяційної динаміки та хаосу, режимів із загостренням та обмеженістю прогнозів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Білецький Є.М., Туренко В.П. Методологія прогнозу. *Захист рослин*. 2002. № 7. С. 2–4.
2. Білецька Н.С. Закономірності і прогноз масового розмноження локальних популяцій шкідливої черепашки. *Захист рослин*. 2003. № 1. С. 6–8.
3. Білецький Є.М. Закономірності прогнозу масового розмноження лучного метелика. *Карантин і захист рослин*. 2004. № 9. С. 11–13.
4. Білецький Є.М. Теорія і технологія багаторічного прогнозу. *Інтегрований захист рослин на початку XXI століття: матер. Міжнар. наук.-практ. конф.* Київ: Аспект-Поліграф, 2004. С. 29–36.

5. Білецький Є. Теорія і технологія багаторічного прогнозу в захисті рослин. *Науковий вісник АНВШУ*. Київ, 2005. № 3 (29). С. 57–70.
6. Білецький Є.М. Харківські екологи – засновники фітосанітарного прогнозування. *Вісник ХНАУ. Серія «Фітопатологія та ентомологія»*. 2013. № 10. С. 33–45.
7. Білецький Є.М., Малюкіна Д.І. Про екологічний та фітосанітарний стан агроценозів в Україні. *Економіка АПК: міжнародний науково-виробничий журнал*. 2015. № 11. С. 30–35.
8. Білецький Є.М., Станкевич С.В. Нелінійна динаміка популяцій комах. Режими із загостренням і можливістю прогнозування. *Міжнародна науково-практична конференція, присвячена 85-річчю факультету захисту рослин (1932–2017) Харківського національного аграрного університету ім. В. В. Докучаєва «Фундаментальні і прикладні проблеми сучасної екології та захисту рослин»*. 14–15 вересня 2017 р. Харків: ХНАУ, 2017. С. 16–18.
9. Білецький Є.М., Станкевич С.В. Теорія циклічності динаміки популяцій комах. *Перші Сазановські читання: матер. Всеукр. наук.-практич. Конф., присвяченій 100-річчю заснування Полтавської державної аграрної академії, м. Полтава, 27 листопада 2020 р.* Полтава: ПДАА, 2020. С. 115–119.
10. Довгань С.В. Моделі прогнозу розвитку та розмноження фітофагів: монографія. Херсон: Айлант, 2009. 208 с.
11. Кравченко В.П., Чайка В.М. Стан популяції лугового метелика в Україні. *Захист і карантин рослин: міжвід. темат. наук. зб.* 2002. Вип. 48. С. 17–25.
12. Станкевич С.В. Динаміка чисельності популяцій комах як елементарний фактор мікроеволюції. *Наукове мислення: Збірник статей учасників вісімнадцятої всеукраїнської практично-пізнавальної інтернет-конференції «Наукова думка сучасності і майбутнього»*. 28 лютого по 11 березня 2018р. Дніпро: Видавництво НМ., 2018. С. 35–37.
13. Станкевич С.В. Нелінійність масових розмножень комах як аналоги режимів із загостренням і можливий механізм їхньої катастрофічної чисельності з позиції синергетики. *The international research and practical conference «The development of nature sciences: problems and solutions». Proceedings of the Conference Flora i Vegetation, Zoology, Medico-biological research. April 27-28, 2018. Czech Republic, Brno*, 2018. С. 115–119.
14. Станкевич С.В., Забродіна І.А. Моніторинг шкідників сільськогосподарських культур. Харків: Бровін О.В., 2016. 216 с.
15. Станкевич С.В. Управління чисельністю комах-фітофагів. Харків: ФОП Бровін О.В., 2015. 178 с.
16. Станкевич С.В., Забродіна І.В., Немерицька Л.В. Популяційні цикли комах (у просторі та часі). *Таврійський науковий вісник*. 2022. № 127. С. 3–19. <https://doi.org/10.32851/2226-0099.2022.127.19>
17. Станкевич С.В., Немерицька Л.В., Журавська І.А. Просторово-часова синхронізація масових розмножень комах. *Таврійський науковий вісник*. 2022. № 128. С. 210–220. <https://doi.org/10.32851/2226-0099.2022.128.29>
18. Стригун О.О. Вплив метеорологічних умов на багаторічну динаміку чисельності звичайного бурякового довгоносик. *Захист і карантин рослин: міжвід. темат. наук. зб.* 2002. Вип. 48. С. 128–139.
19. Трибель С., Стригун О. Увага – небезпека! Спалах масового розмноження лучного метелика. *Пропозиція*. 2012. № 7. С. 76–80. (Початок).
20. Трибель С., Стригун О. Увага – небезпека! Спалах масового розмноження лучного метелика. *Пропозиція*. 2012. № 9. С. 18–71. (Закінчення).
21. Чайка В.М. Екологічне обґрунтування прогнозу розповсюдження основних шкідників польових культур в агроценозах України. *Інтегрований захист рослин на початку ХХІ століття: матер. Міжнар. наук.-практ. конф.* Київ: Аспект-Поліграф, 2004. С. 119–125.

22. Чайка В.М. Еколого-фізіологічні аспекти динаміки популяцій комах фітофагів. *Захист і карантин рослин: міжвід. темат. наук. зб.* 2000. Вип. 48. С. 3–10.
23. Чайка В.М. Моніторинг фітосанітарного стану агроценозів. Стратегія і тактика захисту рослин. Т.1. Стратегія. Київ: Альфа-стевія, 2012. Р. 10. С. 409–416.
24. Чайка В.М., Бакланова О.В., Сердюк І.С. Поширення саранових. Екологічні закономірності на території України. *Карантин і захист рослин.* 2010. № 8. С. 2–5.
25. Чайка В.М., Мельничук М.Д., Бакланова О.В., Сердюк І.С. Саранові. Екологія популяцій, моніторинг, прогноз. Київ, 2009. 246 с.
26. Constanito R.F., Deshamais R.A., Cushing J.M., Brian D. Caetic dynamics in an insect population. *Scntence.* 1997. V. 275, № 5298. P. 389–391.
27. Cushing J. Nonliner dynamics in insect populations From egulibna to chaos, from mathematical models to laboratory experiments. *Tagungsber. Math. Forsehun, Oberwolttach.* 1996. № 40. P. 4–5.
28. Logan J.A., Allen I.S. Nonlinear dynamics and chaos in insect populations. *Arn. Rov. Entomol.* 1992. V. 37. P. 455–477.
29. Klimetzek D. Insektenvermehrungen und Sonnen – flecken. *Forst. Wissensch. Cenbriff.* 1976. S. 226–238.
30. Mayr E. The growth of biological thought. Cambridge: Harvard University Press, 1982. 975 p.
31. 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.
32. Spencer H. A theory of population, deducted from the general law of animal fertility. *Westminster.* 1852. № 57. S. 468–501.
33. Stankevych S., Zabrodina I., Zhukova L., Bezpalko V., Nemerytska L. Mass breeding technology of the predatory mite phytoseiulus by the box method and its application in plant protection. *Ecology, Biotechnology, Agriculture and Forestry in the 21st century: problems and solutions.* Monograph. Edited by S. Stankevych, O. Mandych. Tallinn: Teadmus OÜ, 2024. P. 170–176.
34. Stankevych S.V. Algorithms of forecasting beginning of the next mass reproduction of some. *Austria science.* 2018. № 17. P. 17–21.
35. Stankevych S.V., Biletskyj Ye.M., Golovan L.V. Polycyclic character, synchronism and nonlinearity of insect population dynamics and prognostication problem: monograph. Kharkiv: Publishing House I. Ivanchenko, 2020. 133 p
36. Stankevych, S.V., Baidyk, H.V., Lezhenina, I.P. et al. Wandering of mass reproduction of harmful insects within the natural habitat. *Ukrainian Journal of Ecology,* 2019. 9(4), 578–583. 10.15421/2019_793
37. Stankevych, S.V., Biletskyj, Ye.M., Zabrodina, I.V. et al. Cycle populations dynamics of harmful insects. *Ukrainian Journal of Ecology,* 2020. 10(3), 147–161. 10.15421/2020_148
38. Stankevych, S.V., Biletskyj, Ye.M., Zabrodina, I.V. et al. Prognostication algorithms and predictability ranges of mass reproduction of harmful insects according to the method of nonliner dynamics. *Ukrainian Journal of Ecology,* 2020. 10(1), 37–42. 10.15421/2020_8
39. Stankevych, S.V., Biletskyj, Ye.M., Zabrodina, I.V. et al. Prognostication in plant protection. Review of the past, present and future of nonliner dynamics method. *Ukrainian Journal of Ecology,* 2020. 10(4), 225–234. 10.15421/2020_192
40. Stankevych, S.V., Vasylieva, Yu.V., Golovan, L.V. et al. Chronicle of insect pests massive reproduction. *Ukrainian Journal of Ecology,* 2019. 9(1), 262–274.