

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ НАСЕКОМЫХ: ИСТОРИЧЕСКИЙ ЭКСКУРС, СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ, ПРОБЛЕМЫ

Фролов А.Н.

Всероссийский НИИ защиты растений, С.-Петербург — Пушкин

Анализ динамики численности насекомых, как самостоятельное направление, оформился в начале 20 века. Помимо накопления информации уже на раннем этапе выдвигались первые гипотезы о причинах колебаний численности (Howard, Fiske, 1911; Nicholson, 1933; Гаузе, Витт, 1934; Thompson, 1939). Впоследствии сбор фактов осуществлялся целенаправленно и их интерпретация была нацелена на обоснование той или иной концепции. В итоге столкновение разных точек зрения на природу динамики численности стало неизбежным. Период 50-70-х гг. часто называют временем «великого противостояния» (Bergman, 2000), когда одни авторы доказывали, что в изменениях численности главными являются зависимые от плотности факторы (Utida, 1941; Solomon, 1957; Milne, 1957; Викторов, 1962; Huffaker, Messenger, 1964), а другие обосновывали первостепенную роль внешних, действующих независимо от плотности факторов (Thompson, 1939; Andrewartha, Birch, 1954; Поляков, 1962; den Boer, 1968). Монография Г.А.Викторова (1967) «Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки», оказывающая и в наши дни огромное влияние на развитие отечественной энтомологии, пронизана духом дискуссий того времени. Их важнейшим итогом стало осознание необходимости выработать более объективные критерии и адекватные методы изучения динамики численности. В 60-70 гг. стало широко практиковаться составление таблиц выживаемости; основное внимание уделялось анализу причин смертности, поиску «ключевых» факторов, изучению природы регуляции (Morris, 1959; Varley, Gradwell, 1960; Varley et al., 1973; Royama, 1981; Manly, 1988). ВИЗР внес весомый вклад как в изучение и осмысление природы динамики численности фитофагов (Щепетильникова 1942-1958; Григорьева, 1960, 1965; Каменкова, 1958, 1970; Танский, 1959, 1975; Буров 1962, 1971; Дружелюбова, 1962-1980; Поляков, 1963-1978; Хомякова, 1968-1972; Шапиро, Вилкова, 1969, 1976; Шапиро и др., 1979; Макарова, Доронина, 1980, 1985; Сухорученко и др., 1985), так и в разработку методических принципов анализа и сбора данных (Васильев и др., 1973; Сергеев, 1970; Вирноградова, Косенков, 1976; Маршаков, 1987; Саулич, 1988).

К началу 90-х гг. было накоплено огромное количество фактов, подтверждающих значимость как зависимых от плотности (регулирующих Г.А.Викторову (1967)), так и независимых от плотности (модифицирующих) факторов. При этом, хотя численность многих природных популяций большую часть времени находится под воздействием регулирующих факторов, в одних случаях плотность сохраняется постоянно низкой, тогда как в других растет экспоненциально, пока не достигнет пределов, ограниченных объемом жизненно важного ресурса, обычно кормового. В итоге сакраментальный вопрос T. Royama (1992) “why do animal populations fluctuate as they do?” остается открытым (Liebhold et al., 2004).

На современном этапе исследователи все меньше задаются вопросом, какова природа фактора, ответственного за регуляцию, т.к. у разных видов и даже популяций одного вида в качестве регулирующих могут выступать совершенно разные факторы. Более актуальным стало выяснение обстоятельств, почему те или иные факторы являются регулируемыми (Bergman, 2000). Кроме того наметился спад интереса к изучению явления регуляции *per se* (Turchin, 1999). Все больше появляется работ, посвященных строгому описанию поведения численности во времени и пространстве (Sutcliffe et al., 1996; Hunter et al., 1997; Kendall et al., 1999; Bjørnstad et al., 2002; Buonaccorsi et al., 2001; Peltonen et al., 2002; Raimondo et al., 2004). Особую ценность приобретают многолетние исследования, «поскольку многие особенности динамики становятся очевидными лишь спустя 20 и более лет сбора данных» (Liebhold, Kamata, 2000). Благодаря бурному развитию компьютерной техники и программного обеспечения стали широко применяться

более информативные и корректные методы анализа — временные и пространственные автокорреляции и кросс-корреляции, геоинформационные технологии (Liebhold et al., 1993) и геостатистика (Sharov, 1996).

Одной из наиболее дискуссионных остается проблема периодичности колебаний численности (Begon et al., 1987; Berryman, Turchin, 1997; Williams, Liebhold, 1997; Turchin, Berryman, 2000; Hunter, Price 2000). Известно, что у многих видов она закономерно меняется в ряду последовательных поколений, обнаруживая более или менее предсказуемые максимумы с регулярностью той или иной степени строгости, например, у стадных саранчовых, сосновой пяденицы *Bupalus piniarius* L., кольчатого шелкопряда *Malacosoma disstria* (Hbn.), листовичной листовертки *Zeiraphera diniana* Gn., еловой листовертки *Choristoneura fumiferana* (Clem.) и др.

Регулярность колебаний численности может индуцироваться эндогенно, являясь результатом взаимодействий организмов, как это предсказывали еще A.J. Nicholson и V.A. Bailey (1935). Например, установлено, что гибель насекомых от микробных заболеваний часто носит циклический характер (Гулий, Голосова, 1975; Anderson, May, 1980). Полагают, что обуславливающий цикличность динамики популяций фактор должен действовать как замедленно зависящий от плотности, а именно так и могут действовать паразитоиды (Berryman, 1996).

С другой стороны, цикличность может вызываться экзогенным по отношению к биоценозам фактором. Развивая идеи А.Л.Чижевского (1976), сделаны неоднократные попытки связать цикличность динамики численности с периодичностью изменений солнечной активности (Щербиновский, 1960; Ханисламов, 1963; Кондаков, 1974; Белецкий, 1986; Амшеев, 2003, Шелестова, Бобяк, 2004). Против универсальности такой точки зрения выступали многие авторы, указывая на непостоянство интервалов между вспышками размножения, их асинхронность в пределах ареала одного вида и у разных видов, а также на отсутствие детального статистического анализа и основательных доказательств, проясняющих причинно-следственные связи (Викторов, 1967). В настоящее время с первыми двумя возражениями уже можно спорить, т.к. пространственная синхронность колебаний численности популяций насекомых, в том числе таксономически далеких, вполне доказанный факт (Raimondo et al., 2004). Отрицательное отношение к роли «солнечных пятен» в динамике численности насекомых сформировалось под влиянием итогов дискуссий о природе популяционных циклов североамериканских позвоночных, когда гипотеза солнечной активности была отвергнута (McLulich 1937; Elton, Nicholson 1942; Moran 1949, 1953). Однако постепенно накапливаемая информация вносит коррективы и в эти представления, заставляя отнестись к гипотезе «солнечных пятен» более серьезно. Так, при тщательном анализе флуктуаций численности североамериканского дикобраза *Erethizon dorsatum* L. был сделан вывод, что изменения солнечной активности могут провоцировать, по крайней мере, в некоторых экосистемах каскадные эффекты (Klvana et al., 2004). Метеорологи давно отмечают, что состояние атмосферы Земли закономерно меняется в зависимости от уровня солнечной активности, о чем, например, писал еще Л.С. Берг (1927) в «Основах климатологии». Сегодня такой информации имеется неизмеримо больше (Пудовкин, Морозова, 1997-2000; Mann et al., 1998; Crowley, 2000; Hodell et al. 2001).

Скорее всего, периодичность массовых размножений является результатом специфических взаимодействий модифицирующих и регулирующих факторов. Повидимому, подъемы численности в очередных циклах индуцируются в первую очередь эффектами модифицирующих факторов (ими же, вероятно, также определяется синхронизация колебаний численности локальных популяций в пространстве), тогда как продолжительность периода и амплитуда колебаний главным образом определяются регулируемыми факторами — энтомофагами и/или энтомопатогенными микроорганизмами. Проявления как регулирующих, так и модифицирующих факторов в той или иной степени зависят от регулярных колебаний солнечной активности.

Накопленные в ВИЗР многолетние материалы по динамике численности кукурузного *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) и лугового мотыльков *Loxostege sticticalis* L. не противоречат выдвинутой модели.

Работа выполнена при частичном финансировании грантами РФФИ №№ 94-04-11328, 97-04-48015, 00-04-48010 и 03-04-49269.