

## Цикличность в многолетней динамике численности шелкопряда-монашенки (*Lymantria monacha* (L.)) в Зауралье

### Long-term population dynamic cycling of the nun moth (*Lymantria monacha* (L.)) in the Urals, Russia

Е.В. Колтунов\*, А.Н. Ермаков\*\*  
E.V. Koltunov\*, L.N. Erdakov\*\*

\* Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, ул. 8 Марта 202, Екатеринбург 620144 Россия. E-mail: kev@uran.ru, evg\_koltunov@mail.ru

\* Botanical Garden of Ural Branch RAS, 8th March Str. 202, Yekaterinburg 620144 Russia.

\*\* Новосибирский государственный педагогический университет, ул. Вилойская 28, Новосибирск 630126 Россия. E-mail: microtus@yandex.ru.

\*\* Novosibirsk State Pedagogical University, Vilyuiskaya Str. 28, Novosibirsk 630126 Russia.

**Ключевые слова:** шелкопряд-монашенка, *Lymantria monacha*, популяционная динамика, спектральный анализ.

**Key words:** nun moth, *Lymantria monacha*, population dynamics, spectral analysis.

**Резюме.** Проведён спектральный анализ многолетней динамики численности географических популяций шелкопряда-монашенки в Свердловской и Челябинской обл., а также в Восточной Европе. У популяции в Свердловской обл. по мощности доминировал 102,8-летний цикл, субдоминантными были 14,1-летний и 8,6-летний. У популяции в Челябинской обл. наиболее мощными были: 37,8- и 10,4-летний, 16- и 6-летний ритмы. У европейской популяции (157 лет) самым мощным ритмом является более чем столетний (113,3 г.). Субдоминантным служит 16,4-летний, менее мощным 11,8-, затем — 46,8-летний. Все выявленные полосы частот имеют специфические для этого вида ритмы численности. По мощности преобладают наиболее низкочастотные ритмы, реже среднечастотные. Несмотря на близкое сходство спектральных характеристик изученных географических популяций, набор спектров каждой географической популяции уникален. Спектральный анализ эффективно оценивает видоспецифичность популяционной цикличности и динамики численности в целом, а также позволяет выявить набор скрытых циклов.

**Abstract.** The spectral analysis of the long-term dynamics of geographic populations of the nun moth in the Sverdlovsk and Chelyabinsk regions, as well as in Eastern Europe, is presented. In the Sverdlovsk region 102.8-year cycle of population was dominated, 14.1-year and 8.6-year cycles were subdominant. In the Chelyabinsk region 37.8-year, 10.4-year, 16-year and 6-year cycles of population were dominated. In «European» population (157 years), the most powerful rhythm is more than one hundred (113.3 year), 16.4-year, 11.8- and 46.8-year cycles were the subdominant. All frequency bands we have identified are specific for this species of population rhythms. The most of low-frequency rhythms by power parameters were dominated, while less midrange. Despite the close similarity of the spectral characteristics of the studied geographic populations, a set of spectra each geographic population is unique. Spectral

analysis effectively assesses species-specific cycles of population and population dynamics generally, and also allows to identify a suite of latent cycles.

### Введение

Как известно, эндогенные ритмы популяций многочисленны [Ермаков, 1991], и поэтому их суперпозиция обычно представляет достаточно сложную кривую многолетней динамики на временной шкале [Формозов, 1935; Потапов, 1990; Колтунов и др., 2010]. Многочисленные популяционные циклы позволяют подстроиться к близким по значению ритмам внешней среды и таким образом адаптироваться к изменению её условий. Чем больше срок наблюдений, тем полнее использует популяция свои эндогенные цикличности. Увеличение числа таких ритмов происходит по двум причинам. Прежде всего, с ростом продолжительности наблюдений проявляются всё более низкочастотные составляющие колебаний численности, а кроме того увеличение длины ряда данных позволяет точнее и подробнее выявить маломощные периодичности. По ним с удлинением ряда накапливаются повторности, увеличивается статистика. Именно поэтому использованы опубликованные данные длинного ряда [Белецкий, 2011] как ключевые, дающие возможность определить, какие именно циклы популяция этого вида использует для адаптации к среде на разных территориях, при сочетании различных физико-географических условий.

Шелкопряд-монашенка является заметным вредителем хвойных лесов в Зауралье. Особенности популяционной динамики этого фитофага были детально изучены ранее [Колтунов, 1996; Колтунов и

др., 2010]. Эти исследования касались изучения многолетней динамики вспышек массового размножения шелкопряда-монашенки в Зауралье. Собранные материалы позволяют, кроме того, обнаружить скрытые цикличности, а также оценить периодичность и мощность циклов популяционной динамики у этого вида.

В настоящей работе изучены скрытые периодические составляющие в многолетней динамике численности шелкопряда-монашенки как основы популяционных адаптаций этого вида к цикличности воздействий факторов среды; проанализированы хронограммы многолетней динамики численности шелкопряда монашенки, полученные в разных районах; построены спектры ритмов численности на основе этих хронограмм; определены периоды и мощности эндогенных циклов численности для каждого района; оценены различия в цикличности у различных популяций шелкопряда-монашенки, проведено сравнение их с рассчитанными характеристиками для европейского очага этого вида.

## Материал и методика

Исследовалась многолетняя динамика вспышек массового размножения различных географических популяций шелкопряда-монашенки на Урале: в Челябинской и Свердловской области [Колтунов, Ермаков, 2013]. Продолжительность наблюдений составляла 62 года. В качестве объектов для сравнения использовались литературные данные [Turchin, Taylor, 1992] — график динамики численности шелкопряда-монашенки в еловых лесах Европы (42 года наблюдений). Самый длинный ряд данных по динамике вспышек массового размножения «европейской» географической популяции шелкопряда-монашенки составил 157 лет [Белецкий, 2011].

Для выявления скрытых колебаний численности шелкопряда-монашенки был использован анализ временных рядов [Дженкинс, Ваттс, 1971]. Детальное описание методик расчёта биологических ритмов дано А.А. Сорокиным [1981] и Л.Н. Ермаковым [1991]. В качестве эмпирически определяемых параметров выбраны: шаг суммирования, длина автокорреляционной функции, форма и ширина корреляционного окна. В результате на спектре происходит визуализация распределения функции спектральной плотности, в каждой точке которой она соответствует средней мощности в полосе частот определённой ширины — «пик на спектре».

Временные ряды популяционной динамики вспышек исследовались на наличие скрытых гармонических составляющих. Для каждого были построены спектры ритмов, а также рассчитаны периоды и мощности его гармонических составляющих. Данные были обработаны методом Уэлча, окна: 8, 16, 24, с перекрытием 95 %. Отобраны наиболее устойчивые картины распределения спектральной плотности (мощности).

## Результаты и их обсуждение

Проведён анализ многолетней динамики численности в популяциях шелкопряда-монашенки Свердловской и Челябинской областей. Ход численности отображён на шкале времени, по его хронограммам (рис. 1, 2). Представление о скрытых популяционных колебаниях здесь получить трудно, особенно если преобладающими по мощности оказываются низкочастотные ритмы. Так, очаг в Свердловской области (рис. 1) практически не даёт возможности оценить колебания низкой частоты. Вероятно, это обусловлено тем, что они не могли быть идентифицированы в столь коротком ряду наблюдений. Тем не менее, у этого очага можно предположить существование примерно 15–18-летних и очень маломощных 8–9-летних ритмов.

Хронограмма динамики численности этого фитофага в Челябинской области несёт больше информации (рис. 2). Здесь идентифицируются мощные 30–40-летние цикличности, имеются и довольно мощные, примерно, 10-летние ритмы. По-видимому, имеет этот очаг и множество 2–5-летних ритмов небольшой мощности. Сравнивая хронограммы, можно предположить, исходя из географического расположения очагов, что к северу наиболее низкочастотный период колебаний численности увеличивается. Это часто описываемый феномен колебаний, например, у позвоночных животных [Формозов, 1935; Потапов, 1990]. В целом они заметно отличаются друг от друга. В Свердловской области отсутствует вспышка 1959–1962 гг., вспышка 1977–1982 гг. одинакова по площади, а вспышка, начавшаяся в 1986 г. более, чем в 6 раз меньше по площади и короче по продолжительности, чем такая же вспышка в Челябинской области.

Таким образом, выявляется определённая видоспецифичность характера многолетней динамики численности у двух географических популяций шелкопряда-монашенки в Зауралье. Однако полная синхронность хода численности у них отсутствует. Это, в первую очередь, обусловлено разной интенсивностью периодических засух, которые к тому же в этих регионах не всегда наступают одновременно [Колтунов, Ермаков, 2013].

Итак, сведения о цикличности, полученные из анализа хронограмм, хотя и оказались интересными, но дали мало информации о цикличности этих популяций шелкопряда-монашенки. Это ещё одна традиционная оценка популяционной цикличности, когда визуально по графику динамики численности предполагаются эндогенные ритмы приблизительно величины, и по ним проводится не только сравнение, но и делаются выводы об их возможной популяционной или географической изменчивости. Необходимы более точные представления о наборах таких ритмов. Спектральный анализ на основе данных хронограмм дал частотные спектры для хода численности в каждом регионе (рис. 3, 4). Были рассчитаны периоды и мощности всех про-

явившихся на спектрах гармонических составляющих (табл. 1). Это способствовало более точному описанию состава эндогенных ритмов многолетней популяционной динамики численности шелкопряда-монашенки.

Спектральный анализ динамики численности популяций этого фитофага показал, что наиболее мощные ритмы популяций проявлены в низкочастотной зоне. По значению периода они заметно различаются. Так, в динамике численности популяции шелкопряда-монашенки из Свердловской области имеется более чем 100-летний цикл

(рис. 3а, табл. 1). Причём, поскольку данные значительно короче, чем длина цикла, то есть он оценён по фрагменту кривой, то пик у него на спектре сглаженный, более похожий на проявление тренда. В Челябинской области ряд наблюдений точно такой же, как и предыдущий, но наиболее мощный пик здесь хорошо выражен и имеет довольно узкое основание. Его период — менее 50 лет (рис. 3б, табл. 1).

В полосе средних частот колебания численности в динамике популяций близки по периодам между собой и различаются только по мощности. В Челя-

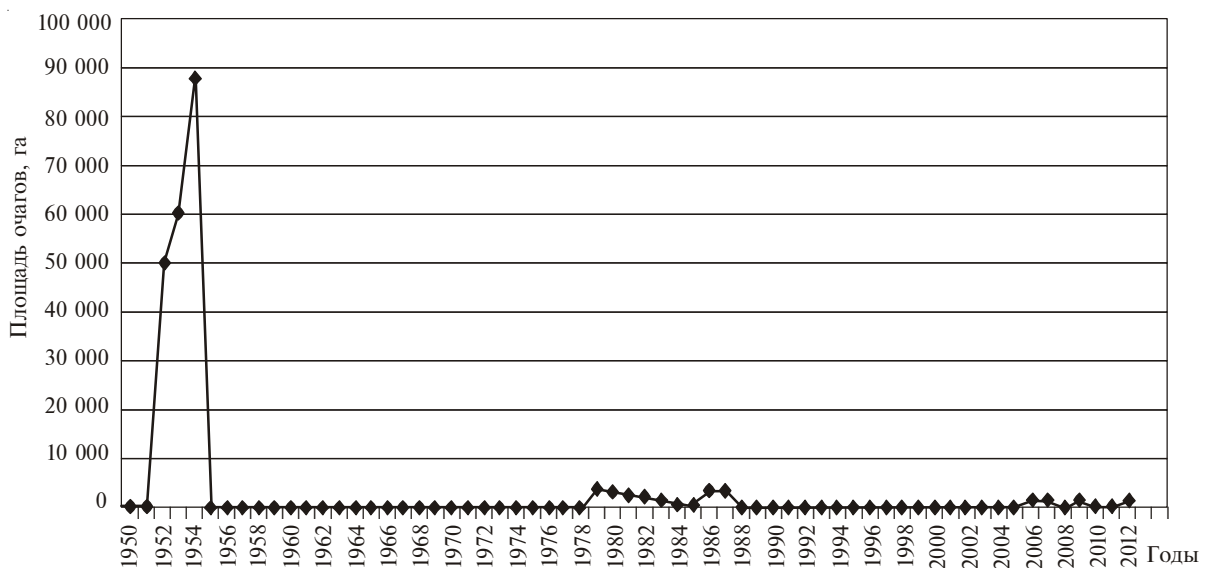


Рис. 1. Многолетняя динамика вспышек массового размножения шелкопряда-монашенки в лесах Свердловской области.  
Fig. 1. Long-term dynamics of nun moth outbreaks in forests of Sverdlovskaya Oblast.

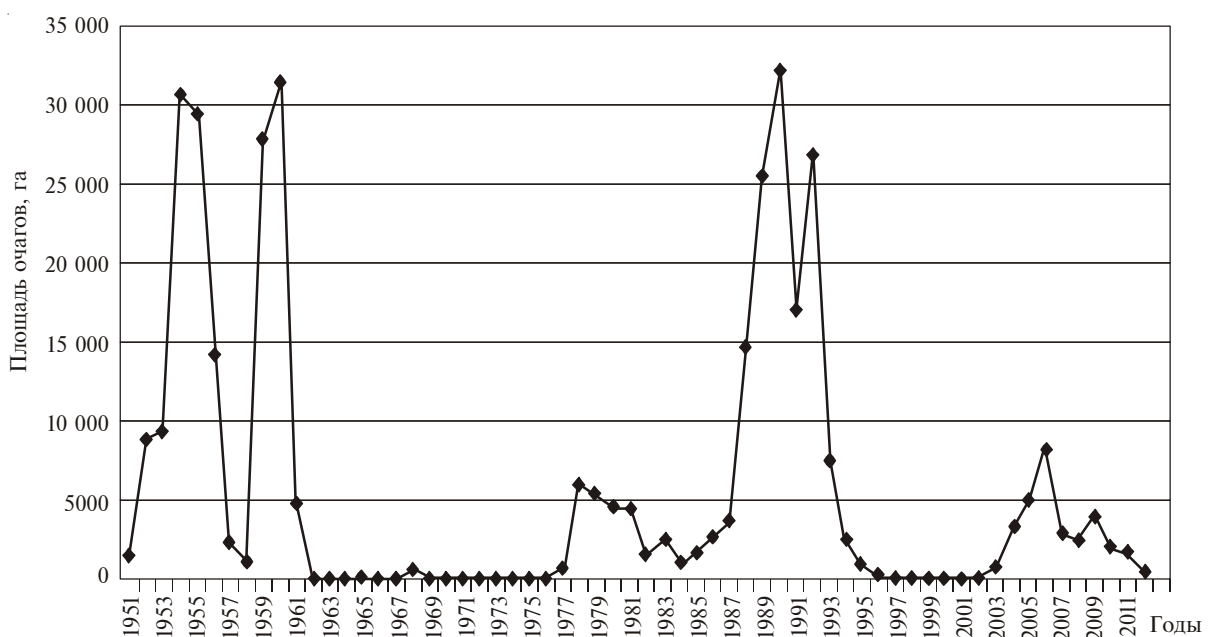


Рис. 2. Многолетняя динамика вспышек массового размножения шелкопряда-монашенки в лесах Челябинской области.  
Fig. 2. Long-term dynamics of nun moth outbreaks in forests of Chelyabinskaya Oblast.

Таблица 1. Соотношение величины (год) и мощности (ед. спектральной плотности) периодических составляющих многолетней динамики очагов непарного шелкопряда в Свердловской, Челябинской областях и в Восточной Европе

Table 1. Value/capacity ratio of periodic components in long-term dynamics of gypsy moth outbreaks in Sverdlovskaya, Chelyabinskaya Oblasts and East Europe

Место	Период (год)																			
	90-120		30-50		14-18		10-12		6,6-9,0		5,1-6,5		3,9-5,0		3,1-3,8		2,4-3,0		2,0-2,3	
	Пе-риод	Мощ-ность	Пе-риод	Мощ-ность	Пе-риод	Мощ-ность	Пе-риод	Мощ-ность	Пе-риод	Мощ-ность	Пе-риод	Мощ-ность	Пе-риод	Мощ-ность	Пе-риод	Мощ-ность	Пе-риод	Мощ-ность	Пе-риод	Мощ-ность
Свердловск	102,8	718	-	-	14,1	78	8,6	77	6,6	69	5,4	45	4,2	20	3,6	17	2,7	8	2,2	15
Челябинск	-	-	37,8	991	16,0	337	10,4	346	7,4	85	6,0	115	4,9	84	3,6	41	2,9	22	2,3	20
													4,1	30	3,2	18	2,7	22	2,1	9
Европа [Вејер, 1988]	-	-	31,2	1,43	-	-	11,3	3,17	-	-	5,7	1,52	4,3	1,02	3,4	3,47	2,4	0,27	-	-
			30,0	0,34	16,4	2,86	10,0	0,87	6,8	1,52	5,1	0,77	3,9	0,39	3,1	0,05	2,6	0,07	2,2	0,15

бинской области они более мощные с более узкими основаниями пиков, что повышает уверенность в их существовании. Основные циклы примерно 10-летние в Свердловской области и 10–20-летние — в Челябинской.

Наборы ритмов в полосе высоких частот самые маломощные на спектрах. Здесь оказываются одинаковыми ритмы и по периоду, и по мощности (рис. 3).

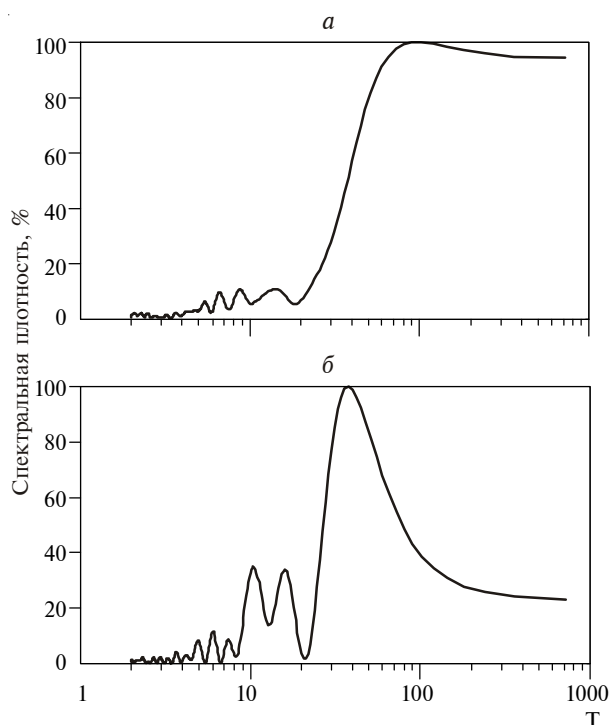


Рис. 3. Спектры ритмов численности в популяционной динамике шелкопряда-монашенки из Свердловской (а) и Челябинской (б) областей.

Fig. 3. Spectra of quantity rhythms in population dynamics of nun moth in Sverdlovskaya (a) and Chelyabinskaya (b) Oblasts.

40-летние наблюдения за ходом численности этого вида были приведены в еловых лесах Европы [Turchin, Taylor, 1992] с учётом данных более ранних данных [Вејер, 1988]. Хронограмма, изображенная на шкале времени, показывает очень резкие изменения численности, даже при переходе на логарифмическую шкалу. Наиболее частый здесь — трёхлетний период изменений численности, но заметен и более продолжительный — 10–14-летний (рис. 4). Для уточнения цикличности численности этой популяции её динамика переведена на частотную шкалу. Для этого рассчитан спектр ритмов популяции на отрезке времени с 1900 до 1942 гг.

Суперпозиция ритмов образовала сложную кривую динамики (рис. 5). Наибольшую мощность имеет примерно 4–3-летний высокочастотный цикл. Вторым по мощности оказывается примерно 11-летний ритм численности, обычный для этого вида. Из низкочастотных ритмов реализуется на

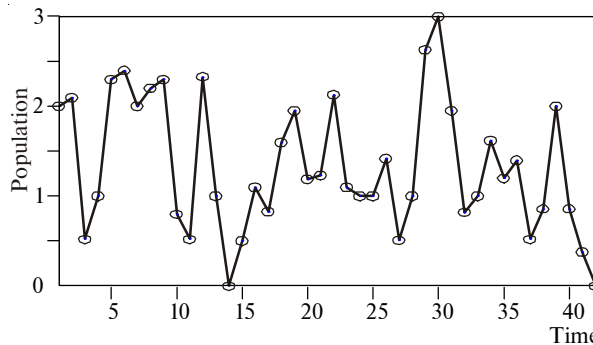


Рис. 4. Многолетняя динамика численности шелкопряда-монашенки в еловых лесах Европы [Вејер, 1988; Turchin, Taylor, 1992]. По горизонтали — годы, по вертикали — логарифм плотности.

Fig. 4. Long-term quantity dynamics of nun moth in spruce forests of Europe [Turchin, Taylor, 1992; Вејер, 1988]. Years — horizontal, logarithm of density — vertical.

этой территории 30-летняя цикличность динамики. Вековые циклы здесь не присутствуют, либо они незначительны по мощности, либо короткий ряд наблюдений не позволил такой цикл зафиксировать. Скорее всего, их нет, потому что такой же относительно короткий ряд (62 года) в Свердловской области позволил обнаружить такой цикл (рис. 2).

Спектр ритмов распределения вспышек численности на протяжении более полутора веков для «европейской» популяции шелкопряда монашенки, построенный по ранее опубликованным данным [Белецкий, 2011], показал большее число эндогенных ритмов, которые этот вид может использовать для подстройки к многочисленным циклическим процессам внешней среды. По высказанным во введении соображениям, данные, опубликованные Е.Н. Белецким [2011], показывают больше периодических составляющих, то есть дают возможность полнее представить число эндогенных ритмов в популяции. Полученный частотный спектр европейской географической популяции шелкопряда-монашенки (рис. 6) имеет множество хорошо проявленных гармонических составляющих (на нём много пиков с узким основанием).

У этой популяции самый мощный ритм — 113,3-летний. Можно предполагать, что он предназначен

для синхронизации с вековыми (брикнеровскими) погодными циклами. Все они, вероятно, управляются циклическостью активности солнца [Kuklin, 1976]. Эту же роль подстройки к циклам атмосферной циркуляции, играют и примерно 50-летний, тоже мощный, ритм, и близкий по частоте пик заметно меньшей мощности, но хорошо проявленный на спектре. О наличии внутривековой и вековой изменчивости климата с периодичностью 35–45 лет известно давно [Дружинин, 1987].

Следующим на спектре виден хорошо выраженный пик большой мощности, примерно 15–16-летний, который, вероятно, служит для подстройки к циклическости магнитного поля планеты [Рубашев, 1964, Владимирский и др., 1995]. Имеется и ещё один ритмоводитель для этого цикла — 16–17-летний ритм солнечной активности [Kuklin, 1976].

Далее на спектре видна целая группа мощных пиков с периодами от 5 до 10 лет. Видимо это очень важные внутренние циклы популяции, обеспечивающие ей подстройку к многочисленным периодическим составляющим климата, существующим в этом же диапазоне частот [Кривенко 1976, 1991; biodat.ru]. Внутривековая изменчивость климата с такой периодичностью описана как наиболее распространённая. Так, при анализе температурных изменений обычно проявляются циклы продолжительностью 5–6, 7–9, 10–12 лет. Среди этих циклов имеются 5- и 10-летний циклы суровости зим [Бухарицин, Андреев, 2006].

Циклическости с такими периодами уже описывались в литературе, и по их поводу строились различные предположения. Так, некоторые виды лесных насекомых имеют предсказуемые популяционные пики каждые 9 и 10 лет [Варли и др., 1978]. Объясняют это явление либо регуляцией специфическими паразитами, либо некоторой задержкой компенсационных изменений в физиологии деревьев. Другие виды насекомых, по мнению этих авторов, имеют вспышки только в местах, где есть погибшие молодые деревья [Варли и др., 1978]. Это близко к предположению об изменчивости половых стимуляторов в растениях, которые способствуют проявлению динамики численности животных [Pineau, 1958]. Видимо, это 10–12-летние климатические циклы засух, которые за счёт стрессового воздействия на древесные растения вызывают резкие биохимические изменения в составе листьев и хвои, становящиеся более привлекательными и пригодными для питания насекомых.

В области высоких частот (2–4-летние) сосредоточено множество подчас трудноразличимых по периоду ритмов. Эти циклическости описаны для практически всех природно-климатических процессов и для множества популяций организмов. В многолетней динамике численности как беспозвоночных, так и позвоночных животных прослеживаются подъёмы и спады в интервалах, близких по времени к гелиоидроклиматическим циклам — 3–4 года [Кривенко, 1976, 1991, 2013]. Известны они и для

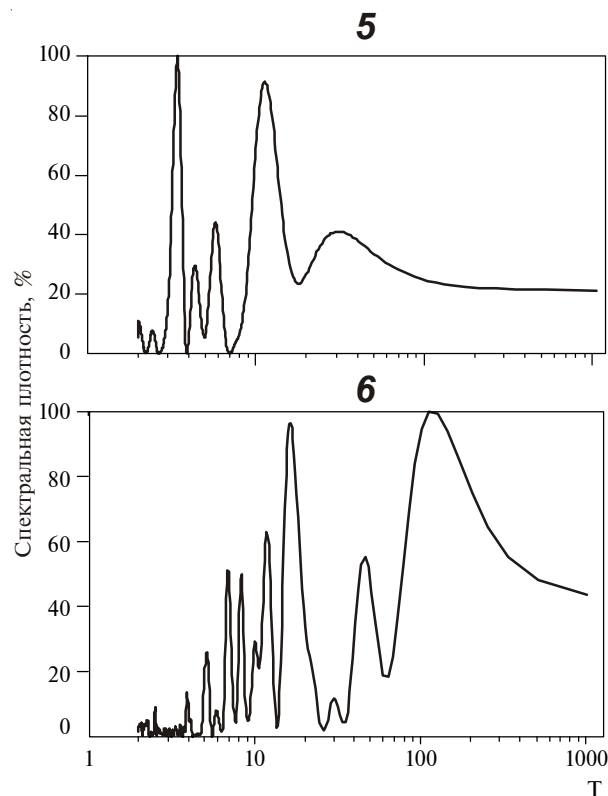


Рис. 5–6. Спектр ритмов динамики численности шелкопряда-монашенки в еловых лесах Европы (5) и в Восточной Европе (6).

Figs 5–6. Spectra of quantity rhythms in population dynamics of nun moth in spruce forests of Europe (5) and in East Europe (6).

растений, как кормовой базы животных — обильный урожай ели в Подмосковье в первой половине XX в. наблюдался через каждые 3 года, в Ленинградской области — через 4 года, сосны в Подмосковье — через 3–5 лет [Мамонов, 2006].

Для уточнения частотных характеристик ритмов и более точного сравнения их как между уральскими географическими популяциями, так и с более обширными европейскими данными, обратимся к рассмотрению таблицы.

Вековые циклы у шелкопряда-монашенки обладают самой большой мощностью, но проявляются не во всех популяциях. Для этого вида характерны и внутривековые циклы в 30–50-летней полосе частот. Проявляются они в рассмотренных популяциях либо как два пика: примерно 50- и 30-летний, либо как один промежуточный по значению примерно 40-летний цикл (табл. 1). Наиболее видоспецифичны для шелкопряда-монашенки мощные популяционные циклы в средних частотах. Характерны для этого вида также маломощные периодические составляющие в высоких частотах. Здесь практически все популяционные ритмы у всех трёх популяций совпадают (табл. 1). Ещё одна особенность спектров ритмов заключается в том, что «семейства» гармоник с увеличением частоты становятся насыщеннее циклами. Так, в полосе 5–6 лет в сумме у трёх популяций 4 гармоники, а в полосе 2–3 лет их становится уже 11. Эта особенность характерна, видимо, практически для всех животных [Максимов, 1984; Ермаков, 2011; Колтунов, Ермаков, 2013].

Сравнение характеристик эндогенных популяционных циклов у шелкопряда-монашенки из разных регионов (табл. 1) показало правильность предположения о том, что длинный ряд наблюдений даёт наиболее полные сведения о разнообразии популяционных циклов. Таковую полноту и продемонстрировал ряд, полученный по данным Белецкого [2011]. Все приводимые в таблице 1 полосы частот имеют специфические для этого вида ритмы численности. Однако в разных регионах они могут проявляться выборочно. Видимо подстройка происходит к тому ритму внешних воздействий, который характерен для данной местности. Вековой ритм, имеющийся у этого вида, проявлен в Свердловской области, но не фиксируется в Челябинской.

Говорить об увеличении периода ритма к северу не приходится, северная популяция имеет более короткий цикл в этой частоте, поскольку в северной популяции проявлен 102,8-летний ритм. В южной же оказывается более длинный — 113,3-летний цикл (табл. 1). В более южной Челябинской популяции самым низкочастотным циклом был 37,8-летний. Утверждать на этом основании снижение периода цикла к северу не корректно. Правильнее — сравнивать ритмы из одной полосы частот и смотреть, идёт ли увеличение в обычной для этого периода частотной полосе. Тогда вероятно

предполагать изменение этого периода. А если его просто в этой местности нет, но есть остальные в более высоких полосах частот, то необходимо говорить не об изменении периода, а о его отсутствии. И так по отношению к любой цикличности. В нужных полосах частот имеются определённые циклы, что является популяционной адаптацией.

Второй низкочастотный ритм, проявленный в челябинской популяции и отсутствующий в свердловской, для шелкопряда-монашенки тоже видоспецифичен. Он присутствует в полосе частот «европейской» популяции (табл. 1). Возможно, в Челябинской области просто отсутствует столетний ритмоводитель, но зато есть природный цикл 30–40-летний, для подстройки к которому популяция и реализует свой соответствующий по периоду эндогенный ритм численности.

При сравнении данных по популяционной цикличности можно заметить (табл. 1), что большинство циклов динамики в еловых лесах Европы популяцией реализовано. Рассчитанный спектр оказался характерным для этого вида.

## Заключение

Динамика численности шелкопряда-монашенки является полициклическим процессом. Кривая хода её численности представляет собой суперпозицию многих периодических составляющих. Характерны для неё вековые циклы, которые проявляются не у всех популяций. У всех популяций этого вида в динамике численности проявлены мощные 14–16-, 8–10- и 6–7-летние циклы. Спектры их ритмов численности также всегда имеют множество низкочастотных ритмов 102-летней периодичности. Как правило, эти циклы очень маломощны. Самый полный набор ритмов численности, полученный на особенно длинном ряду данных, имеет и наибольшее количество гармонических составляющих. В конкретных условиях на отдельных территориях проявляются не все цикличности, а только те, для которых имеются природные циклы, близкие по периоду на этих территориях. Это приводит к популяционным различиям в спектрах ритмов. Интересно отметить, что для уральских географических популяций шелкопряда-монашенки характерны значительные отличия в мощности спектров. Тогда как для европейской нет заметных отличий в мощности, что, вероятно, обусловлено значительно более сильными колебаниями засух на Урале, по сравнению с европейской частью.

Такая характеристика, как спектр ритмов многолетней динамики численности даёт информацию о видоспецифичности, об адаптированности популяции к местным условиям, а также об уровне межпопуляционных различий. На основании результатов спектрального анализа популяционной динамики двух географических популяций шелкопряда-монашенки можно заключить, что этот ме-

тод обработки подобных данных хорошо оценивает видоспецифичность популяционной цикличности и динамики численности в целом.

## Литература

- Белецкий Е.Н. 2011. Массовые размножения насекомых. История, теория, прогнозирование: монография. Харьков: Майдан. 172 с.
- Бухарицин П.И., Андреев А.Н. 2006. Ритмы солнечной активности и ожидаемые экстремальные климатические события в Северо-Каспийском регионе на период 2007–2017 гг. // Экстремальные гидрологические события в Арало-Каспийском регионе Труды международной научной конференции Москва. С.137–143.
- Варли Дж.К., Градуэлл Дж.Р., Хассел М.П. 1978. Экология популяций насекомых (аналитический подход). М.: Мир. 222 с.
- Владимирский Б.М., Сидякин В.Г., Темуриянц Н.А., Макеев В.Б., Самохвалов В.П. 1995. Космос и биологические ритмы. Симферополь. 206 с.
- Дженкинс Г., Ваттс Д. 1971. Спектральный анализ и его приложения. М.: Мир. 317 с.
- Дружинин И.П. 1987. Долгосрочный прогноз и информация. Новосибирск: Наука. 246 с.
- Ердаков Л.Н. 1991. Биологические ритмы и принципы синхронизации в экологических системах (хроноэкология). Томск: ТГУ. 216 с.
- Ердаков Л.Н. 2011. Биологические ритмы: особь, популяция, сообщество. Цикличность в живых системах. LAP LAMBERT Academic Publishing. GmbH & Co. KG. 152 S.
- Колтунов Е.В. 1996. Закономерности развития очагов хвоелистогрызущих насекомых лесов Зауралья в условиях антропогенного воздействия и научное обоснование мер борьбы с ними. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург. 48 с.
- Колтунов Е.В., Бахвалов С.А., Мартемьянов В.В. 2010. Факторы и экологические механизмы популяционной динамики лесных насекомых-филофагов. Новосибирск: СО РАН. 358 с.
- Колтунов Е.В., Ердаков Л.Н. 2013. Спектральный анализ многолетней динамики всплеск массового размножения непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) на Урале // Современные проблемы науки и образования. No.2. С.1–18.
- Кривенко В.Г. 1976. К вопросу прогнозирования изменения численности водоплавающих птиц // Численность животных и её прогнозирование. Киров. С.140–141.
- Кривенко В.Г. 1991. Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат. 271 с.
- Кривенко В.Г. 2013. Концепция природной циклики и некоторые задачи хозяйственных стратегий России. BioDat <http://biodat.ru/doc/lib/klimat.htm>
- Максимов А.А. 1984. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука. 249 с.
- Мамонов Г.А. 2006. Циклы в живой природе // Биология. No.24. С.2–6.
- Потапов Р.Л. 1990. Тетеревиные птицы. Л.: ЛГУ. 240 с.
- Рубашев Б.М. 1964. Проблемы солнечной активности. М.–Л.: Наука. 362 с.
- Сорокин А.А. 1981. Ультрадианные составляющие при изучении суточного ритма. Фрунзе: Илим. 82 с.
- Формозов А.Н. 1935. Колебания численности промысловых животных. М.–Л.: КОИЗ. 108 с.
- Bejer B. 1988. The nun moth in European spruce forests // Berryman A.A. (Ed.): Dynamics of forest insect populations: patterns, causes, implications. New York: Plenum. P.211–231.
- Kuklin G.V. 1976. On two populations of sunspot groups // Solar activity and solar-terrestrial relations. P.196–199.
- Pineau J. 1958. Nouveaux aspects biologiques des populations de petits rongeurs // Phytoma. Vol.10. No.98. P.27–32.
- Turchin P., Taylor A.D. 1992. Complex dynamics in ecological time series // Ecology. Vol.73. No.1. P.289–30.

Поступила в редакцию 10.06.2013