

Колтунов Е.В., Ермаков Л.Н. Цикличность в многолетней динамике численности шелкопряда-монашенки (*Lymantria monacha* L.) в Зауралье. Евразийский энтомолог. журнал 2013, 12(6): С. 587–593

ЦИКЛИЧНОСТЬ В МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ШЕЛКОПРЯДА-МОНАШЕНКИ (*LYMANTRIA MONACHA* L.) В ЗАУРАЛЬЕ

Колтунов Е.В., Ермаков Л.Н.*

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический сад Уральского отделения Российской Академии наук (620144, Екатеринбург, ул. 8 марта, 202, E-mail:kev@uran.ru)

**Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования Новосибирский Государственный педагогический университет (630126, Новосибирск, ул. Виллюйская, 28, microtus@yandex.ru)

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). Большое число популяционных циклов позволяют подстроиться к близким по значению многообразным ритмам внешней среды и таким образом, адаптироваться к изменению ее условий. Чем больше срок наблюдений, тем полнее можно оценить то, как использует популяция свои эндогенные цикличности. Наблюдаемый рост числа таких ритмов происходит по двум причинам. Прежде всего с увеличением срока наблюдений проявляются все более низкочастотные составляющие колебаний численности. Другая причина – увеличение длины ряда данных позволяет точнее и подробнее выявить маломощные периодичности. По ним с удлинением ряда накапливаются повторности, увеличивается статистика. Именно поэтому мы используем 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 нами ранее (Колтунов, 1998; Колтунов и др., 2010). Исследования касались изучения популяционной динамики шелкопряда-монашенки, которая оценивалась по изменению площади очагов. Собранные материалы позволяют кроме того обнаружить скрытые цикличности, а также оценить периодичность и мощность циклов динамики у этого вида.

Итак, целью нашей работы было изучение скрытых периодических составляющих в многолетней динамике численности шелкопряда-монашенки, как основы популяционных адаптаций этого вида к цикличности воздействий факторов среды. Задачи сводились к следующим:

- проанализировать хронограммы многолетней динамики численности шелкопряда монашенки, полученные в разных районах;
- построить спектры ритмов численности на основе этих хронограмм;
- определить периоды и мощности эндогенных циклов численности для каждого района;
- оценить различия в цикличности у различных популяций шелкопряда монашенки и сравнить их с рассчитанными нами характеристиками для европейских очагов этого вида.

Материал и методика

Объектом исследования была многолетняя динамика вспышек массового размножения различных географических популяций шелкопряда-монашенки на Урале. Это популяция в Челябинской и Свердловской области (Колтунов, 2003, 2008). На этих территориях продолжительность наблюдений составляла 62 года. В качестве объектов для сравнения использовались литературные данные. Это опубликованный (Turchin, Taylor, 1992) график изменений численности шелкопряда-монашенки в еловых лесах Европы (42 года наблюдений) И самый длинный нами найденный ряд данных по динамике вспышек мас-

сового размножения «европейской» географической популяции шелкопряда-монашенки за 157 лет (Белецкий, 2011).

Для выявления скрытых колебаний численности шелкопряда-монашенки был использован анализ временных рядов (Дженкинс, Ваттс, 1971). Детальное описание методик расчета биологических ритмов дано А.А. Сорокиным (1981) и Л.Н. Ермаковым (1991). Эмпирически определяемыми параметрами были: 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 определенной 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. При проведении счетных операций мы пользовались программами спектрального анализа находящиеся в собственности ИСиЭЖ СО РАН.

Результаты и их обсуждение

Нами проведен анализ многолетней динамики численности в популяциях шелкопряда-монашенки из Свердловской и Челябинской областей. Прежде всего, ход численности мы отображали на шкале времени, построив его хронограммы (рис. 1,2). Представление о скрытых популяционных колебаниях на них получить трудно, особенно если преобладающими по мощности оказываются низкочастотные ритмы. Так очаг в Свердловской области (рис.1) практически не дает 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, несет больше информации (Рис. 2.). Здесь идентифицируются мощные 30-40-летние цикличности, имеются и значительные, примерно, 10-летние ритмы. По-видимому, этот очаг имеет 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 обл. отсутствует вспышка 1959-1962 г.г., вспышка 1977-1982 г.г. 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 обл.

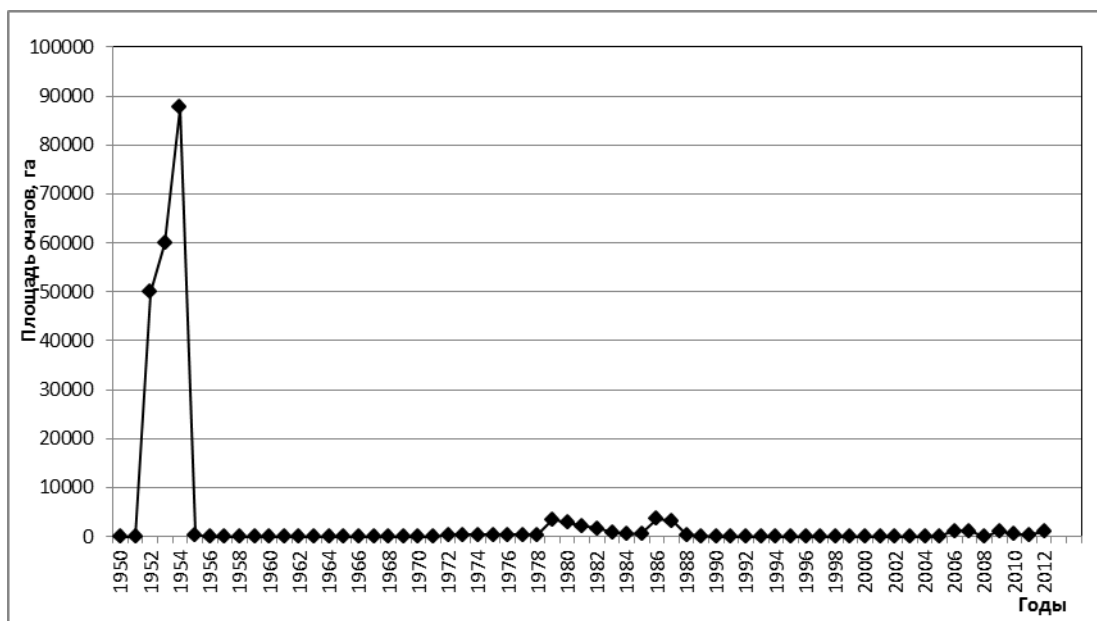


Рис. 1. Многолетняя динамика вспышек массового размножения шелкопряда-монашенки в лесах Свердловской обл.

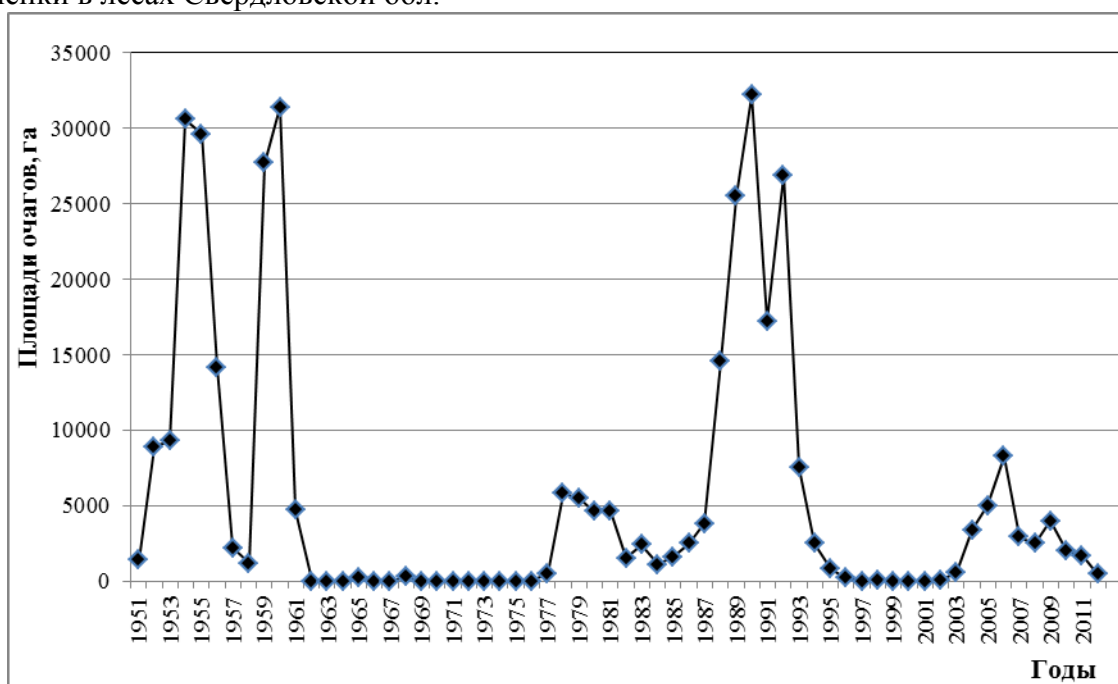


Рис. 2. Многолетняя динамика вспышек массового размножения шелкопряда-монашенки в лесах Челябинской области

Таким образом, не обнаруживается видоспецифичность характера многолетней динамики численности у двух географических популяций шелкопряда-монашенки в Зауралье. Даже синхронность хода численности у них отсутствует. Можно предположить, что 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, полученные из анализа хронограмм, хотя и оказались интересными, но дали мало информации о собственно цикличности этих популяций шелкопряда-монашенки. Это 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.

Нам были необходимы более точные представления о наборах таких ритмов и, воспользовавшись программами спектрального анализа, мы на основе данных хронограмм построили частотные спектры для хода численности в каждом регионе (рис.3,4). Кроме того, были рассчитаны периоды и мощности всех проявившихся на спектрах гармонических составляющих (табл.). Это способствовало точному описанию состава эндогенных ритмов многолетней популяционной динамики численности шелкопряда-монашенки.

Оказалось, что наиболее мощные ритмы в обеих этих популяциях 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. 3.1, табл.). Причем, поскольку наши данные значительно короче, чем длина цикла, то есть он оценен по фрагменту кривой, то пик у него на спектре сглаженный, более похожий на проявление тренда. В Челябинской области продолжительность наблюдений точно такая же, но наиболее мощный пик здесь хорошо выражен. Он

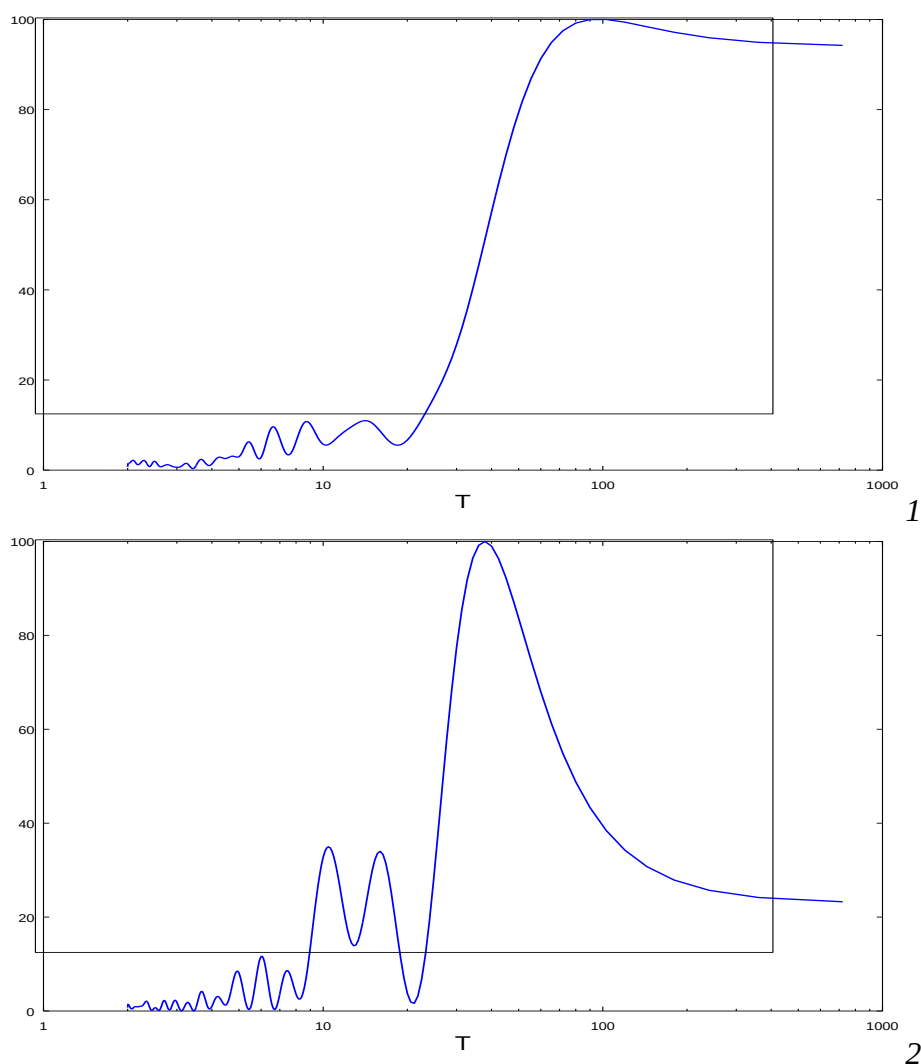


Рис.3. Спектры ритмов численности в популяционной динамике шелкопряда-монашенки из Свердловской (1) и Челябинской (2) областей.

правильной экспоненциальной формы с довольно узким основанием. Его период оказался – менее 50-ти лет (Рис.3.2, табл.).

В полосе средних частот колебания численности в динамике этих популяций близки по периодам между собой и различаются только по мощности. В Челябинской области они более мощные, и основания пиков здесь уже, что повышает уверенность в их

существовании. Основные циклы динамики этой бабочки: около 10-летние в Свердловской области и 10-20-летние – в Челябинской.

Наборы ритмов в полосе высоких частот в обеих популяциях самые маломощные на спектрах. В том и другом случае ритмы оказываются одинаковыми и по периоду, и по мощности (Рис.3.). Итак, в отличие от хронограмм, спектры показывают значительное сходство динамики численности на обеих территориях.

Небольшие по длительности наблюдения (40-летние) за ходом численности этого вида в еловых лесах Европы приводят Р. Turchin и А. D. Taylor (1992), ссылаясь на данные В. Bejer, (1988). Хронограмма, изображенная на шкале времени, показывает очень резкие изменения численности, даже при переходе на логарифмическую шкалу. Наиболее частый здесь примерно трехлетний период динамики, но заметен и более продолжительный – 10-14-летний (рис. 4). Для уточнения цикличности численности этой популяции нужно представить ее динамику на частотной шкале. Для этого мы рассчитали спектр ритмов этой популяции на отрезке времени с 1900 до 1942 гг. Выяснилось, суперпозицией каких ритмов образована сложная кривая этой динамики (рис. 5).

Наибольшую мощность здесь имеет высокочастотный цикл примерно 4-3-летний. Вторым по мощности оказывается примерно 11-летний ритм численности обычный для этого вида. Из низкочастотных ритмов реализуется на этой территории 30-летняя цикличность динамики. Вековые циклы в динамике численности монашенки из еловых лесов Европы отсутствуют. 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) хотя там мог присутствовать лишь фрагмент такой гармоник.

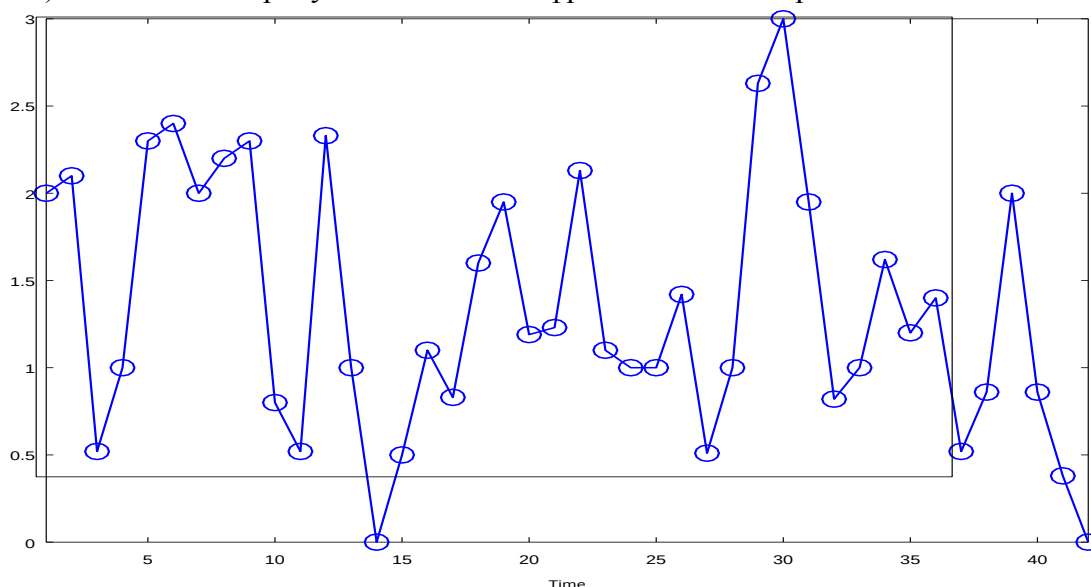


Рис.4. Многолетняя динамика численности шелкопряда-монашенки в еловых лесах Европы (Turchin, Taylor, 1992 данные от Bejer, 1988). По горизонтали – годы, по вертикали – логарифм плотности.

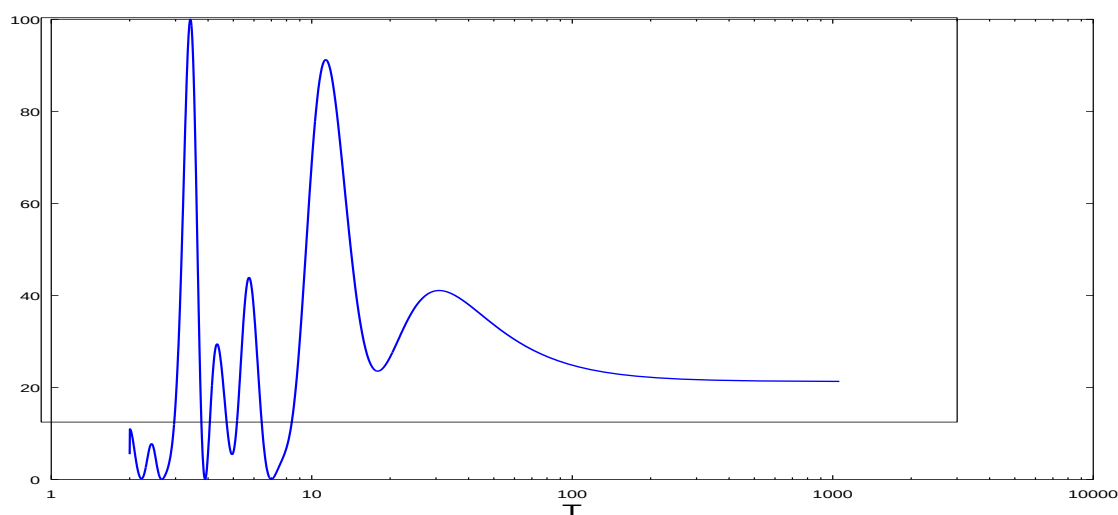


Рис.5. Спектр ритмов динамики численности шелкопряда-монашенки в еловых лесах Европы

Нами также построен спектр ритмов для «европейской» популяции шелкопряда-монашенки. Для этого мы воспользовались опубликованными данными (Белецкий, 2011) по распределению всплесков его численности на протяжении более полутора веков. Это более полное, в сравнении с нашими данными, представление набора популяционных циклов. Число эндогенных ритмов, которые этот вид может использовать для подстройки к многочисленным циклическим процессам внешней среды, заметно возросло. 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. А это одна из оценок широты ее адаптивных возможностей по подстройке к многочисленным внешним факторам среды. Полученный частотный спектр европейского шелкопряда монашенки (рис. 6) имеет множество хорошо проявленных гармонических составляющих (на нем много пиков экспоненциальной формы с узким основанием). Присутствуют на этом спектре и все периодические составляющие, которые имелись на приведенных выше спектрах коротких рядов наблюдений.

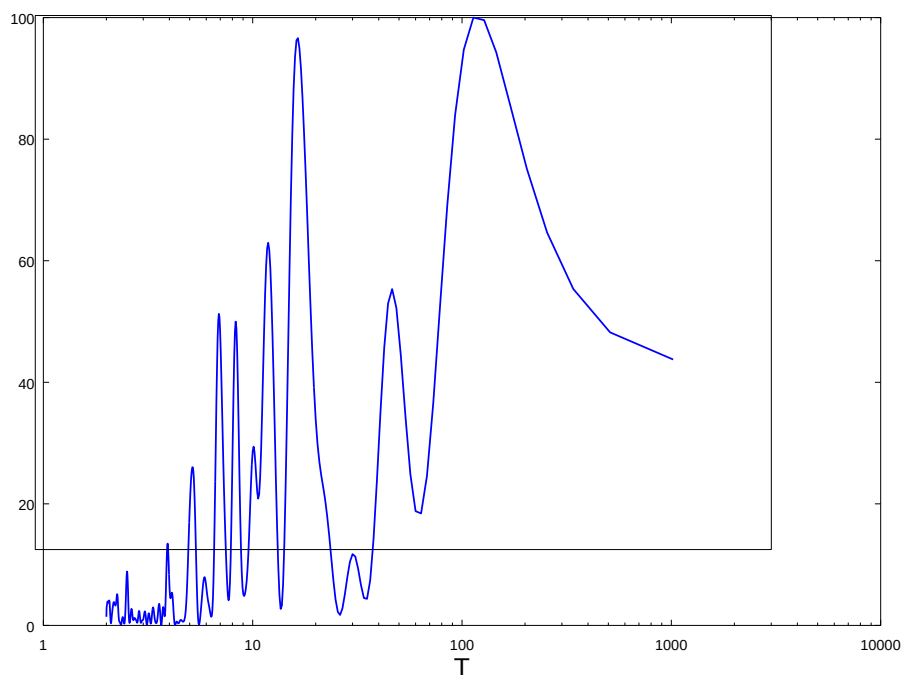


Рис.6. Спектр ритмов динамики численности шелкопряда-монашенки в Восточной Европе (обработка ряда Е.Н. Белецкого (2011)).

У этой популяции самым мощным ритмом является более чем столетний (113,3 г.). Можно предполагать, что он предназначен для синхронизации с вековыми (брикнеровскими) погодными циклами. Все они, вероятно, управляются цикличностью активности Солнца (Kuklin, 1976). Эту же роль подстройки к циклам атмосферной циркуляции, играют и примерно 50-летний тоже мощный ритм и близкий к нему по частоте. Его пик заметно меньшей мощности, но хорошо проявленный на спектре. О наличии же внутривековой и вековой изменчивости климата с периодичностью 35-45 лет известно давно (Дружинин, 1987).

Следующим на спектре виден хорошо выраженный примерно 15-16-летний пик большой мощности. Этот ритм, вероятно, служит для подстройки к цикличности магнитного поля планеты необходимый всему живому. Такой ритм хорошо известен (Рубашев, 1979, Владимирский и др., 1995). Возможен и еще 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. Внутривековая изменчивость климата с такой периодичностью описана, как наиболее распространенная (Кривенко 1976, 1991, biodat.ru). Так при анализе температурных изменений обычно проявляются циклы продолжительностью 5-6, 7-9, 10-12 лет (Коротина, 2002). Среди этих циклов имеются 5- и 10-летний циклы суровости зим. (Бухарин, Андреев, 2007).

Цикличности с близкими периодами уже описывались для монашенки и других листогрызущих насекомых и по их поводу строились различные предположения. Так Дж. К. Варли и др. (1978) говорят о том, что некоторые виды лесных насекомых имеют предсказуемые популяционные пики каждые 9 и 10 лет. 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). Возможно, это 10-12 летние климатические циклы засух, которые и за счет стрессового воздействия вызывают резкие биохимические изменения в составе листьев и хвои, которые после этого становятся более привлекательными и пригодными для питания насекомых.

В области высоких частот (2-4-летние) сосредоточено множество, подчас трудно различимых по периоду ритмов. Эти цикличности описаны практически для всех природно-климатических процессов и для множества популяций организмов. В многолетней динамике численности как беспозвоночных, так и позвоночных животных прослеживаются подъемы и спады в интервалах, близких по времени к гелиогидроклиматическим циклам – 3-4 года (Кривенко, 1976, 1991). Известны они и для растений, как кормовой базы животных. Так 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 популяциями, так и с более обширными европейскими данными обратимся к рассмотрению таблицы.

Таблица

Соотношение величины и мощности периодических составляющих многолетней динамики очагов непарного шелкопряда в Свердловской, Челябинской областях и в Восточной Европе

Период, год	90-120	30-50	14-18	10-12	6,6-9	5,1-6,5	3,9-5	3,1-3,8	2,4-3	2,0-2,3

Место										
Свердловск	102.8 718		14.1 78	8.6 77	6.6 69	5.4 45	4.2 20	3.6 17 3.2 10	2.7 8 2.4 14	2.2 15
Челябинск		37.8 991	16.0 337	10.4 346	7.4 85	6.0 115	4.9 84 4.1 30	3.6 41 3.2 18	2.9 22 2.7 22 2.5 6	2.3 20 2.1 9
Европа (Bejer, 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	
Европа (Белецкий, 2011)	113.3 2.96	46.3 1.64 30.0 0.34	16.4 2.86	11.8 1.86 10.0 0.87	8.2 1.48 6.8 1.52	5.8 0.23 5.1 0.77	3.9 0.39	3.1 0.05	2.6 0.07 2.5 0.26	2.2 0.15

Примечание: верхняя цифра, период, нижняя – мощность (ед.спектр.плот)

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 большинстве рассмотренных популяциях, либо как два пика: примерно 50-летний 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 четырех популяций совпадают (табл. 1). Еще 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 четырех популяций 5 гармоник, а в полосе 2-3 лет их становится уже 12. 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.) показало правильность нашего предположения, о том, что длинный ряд наблюдений дает наиболее полные сведения о разнообразии популяционных циклов. Такую полноту и продемонстрировал ряд, полученный по данным Белецкого (2011). Все приводимые в таблицы 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. Например, вековой ритм, имеющийся у этого вида, проявлен в Свердловской области, но не фиксируется в Челябинской.

Говорить об увеличении периода ритма к северу не приходится, потому что более северная популяция имеет более короткий цикл в этой полосе частот. Ведь по нашим данным, в северной популяции проявлен 102,8-летний ритм. В южной же – цикл оказывается длиннее – 113,3-летний (табл.). В то же время 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 идет ли увеличение в обычной для этого периода частотной полосе. Тогда мы можем говорить об изменении этого периода. А если его просто в этой местности

нет, но есть остальные в более высоких полосах частот, то и нужно говорить не об изменении периода (увеличение, уменьшение) а об его отсутствии. И так по отношению к любой цикличности. Мы же декларируем, что в нужных полосах частот имеются определенные циклы и это является популяционной адаптацией.

Второй низкочастотный ритм, проявленный в челябинской популяции и отсутствующий в свердловской, для монашенки тоже видоспецифичен. Он присутствует в этой полосе частот «европейской» популяции (табл.). 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.), что большинство циклов динамики популяцией в еловых лесах Европы реализовано. Рассчитанный спектр также оказался характерным для этого вида.

Заключение

Динамика численности шелкопряда-монашенки является полициклическим процессом. Кривая хода ее численности представляет собой суперпозицию многих периодических составляющих. Характерны для нее вековые циклы, которые проявляются не у каждой популяции. У всех популяций этого вида в динамики численности проявлены мощные 14-16-, 8-10- и 6-7-летние циклы. Спектры их ритмов численности также всегда имеют множество высокочастотных ритмов 2-2-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.

На основании результатов такого анализа популяционной динамики двух географических популяций шелкопряда-монашенки можно заключить, что этот способ обработки подобных данных хорошо оценивает видоспецифичность популяционной цикличности и динамики численности в целом. То есть спектр ритмов многолетней динамики численности дает информацию о видоспецифичности, об адаптированности популяции к местным условиям, а также об уровне межпопуляционных различий

Литература

Белецкий Е.Н. Массовые размножения насекомых. История, теория, прогнозирование: монография. – Харьков: Майдан, 2011. – 172 с.

Бухарицин П.И., Андреев А.Н. 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, 19-20 октября 2006 г. – С. 137-143

Варли Дж. К., Градуэлл Дж. Р., Хассел М.П. Экология популяций насекомых (аналитический подход). М.: Мир, 1978. – 222 с.

Владимирский Б.М., Сидякин В.Г., Темурьянц Н.А., Макеев В.Б., Самохвалов В.П.. Космос и биологические ритмы – Симферополь.– 1995. – 206 с.

Дженкинс Г., Ваттс Д. Спектральный анализ и его приложения. М.: Мир 1971. – 317 с.

Дружинин И.П. Долгосрочный прогноз и информация. – Новосибирск: Наука, Сиб. отделение. 1987. – С. 246.

Ердаков Л.Н. Биологические ритмы и принципы синхронизации в экологических системах (хроноэкология). Томск, Изд. ТГУ. 1991. – 216 с.

Ердаков Лев. Биологические ритмы: особь, популяция, сообщество. Цикличность в живых системах. LAP LAMBERT Academic Publishing (01.07.2011) GmbH & Co. KG. 152 s.

Колтунов Е.В., Ердаков Л.Н. Спектральный анализ многолетней динамики вспышек массового размножения непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) на Урале // Современные проблемы науки и образования. – 2013. – № 2; URL

Колтунов Е.В. Закономерности развития очагов хвое-листогрызущих насекомых лесов Зауралья в условиях антропогенного воздействия и научное обоснование мер борьбы с ними // Автореф. дисс. докт. биол. наук, 06.01.11, Екатеринбург, 1996, 48 с.

Колтунов Е.В., Бахвалов С.А., Мартемьянов В.В. Факторы и экологические механизмы популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010 г., 358 с. ISBN 978-57692-1149-2

Кривенко В.Г. К вопросу прогнозирования изменения численности водоплавающих птиц. // Численность животных и ее прогнозирование. – Киров, 1976. – С. 140-141.

Кривенко В.Г. Водоплавающие птицы и их охрана. 1991. – М. Агропромиздат: 1. – 271

Кривенко В.Г. Концепция природной циклики и некоторые задачи хозяйственных стратегий России Электронный журнал BioDat <http://biodat.ru/doc/lib/klimat.htm>

Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. – Новосибирск: Наука: 1984. – 1-249.

Мамонов Г.А., Циклы в живой природе. Биология №24 (802), 16-31.12.2006
<http://bio.1september.ru/article.php?ID=200602401>

Потапов Р.Л. Тетеревиные птицы. - Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. – 240 с.

Рубашев Б.М. Проблемы солнечной активности. М.-Л.: Наука, 1964. – 362с.

Сорокин А. А. Ультрадианные составляющие при изучении суточного ритма. Фрунзе: Илим, 1981. – 82 с.

Формозов А.Н. Колебания численности промысловых животных. М.-Л.: КОИЗ, 1935. – 108 с.

Bejer, B. 1988. The nun moth in European spruce forests. Pages 211-231 in A. A. Berryman, editor. Dynamics of forest insect populations: patterns, causes, implications. Plenum, New York, New York, USA.

Kuklin, G. V. On two populations of sunspot groups. Solar activity and solar-terrestrial relations, 1976. p. 196 - 199

Pineau J. Nouveaux aspects biologiques des populations de petits rongeurs. – Phytoma, Paris, 1958, v. 10, N 98, p. 27-32.

Turchin P and Taylor A. D. Complex dynamics in ecological time series *Ecology*, 73(1), 1992, pp. 289-30