

УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ  
СИСТЕМ: ОРГАНИЗМ

УДК 574.2:574.3:57.04

СТАБИЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ, ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА  
И ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТА (НА ПРИМЕРЕ ИССЛЕДОВАНИЯ  
ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS* L., 1758)  
В ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ)

© 2023 г. В. М. Захаров\*, И. Е. Трофимов\*, @, В. Д. Якушов\*\*, Б. И. Шефтель\*\*

\*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия

\*\*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

@E-mail: trofimov@ecopolicy.ru

Поступила в редакцию 27.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Проведена оценка показателей стабильности развития (величины флуктуирующей асимметрии краниологических признаков) обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758) в Центральной Сибири в ходе популяционной динамики. В этой популяции четырехлетние циклы в прошлом столетии сопровождались нарушением стабильности развития на фазе пика численности. Флуктуации численности в условиях изменения климата в этом столетии наблюдаются без значительных изменений стабильности развития. Нарушение стабильности развития имеет место лишь в случае эффекта переуплотнения в год высокой численности, превышающей определенный пороговый уровень, который мог возрасти вследствие роста емкости местообитаний в условиях изменения климата.

**Ключевые слова:** изменение климата, стабильность развития, флуктуирующая асимметрия, популяционная динамика

**DOI:** 10.31857/S1026347023600164, **EDN:** V GKQSU

## ВВЕДЕНИЕ

Динамика популяций и ее возможные изменения могут служить показателем состояния живых организмов при различных воздействиях среды, включая климатические изменения. Высокая численность может соответствовать как благоприятным условиям местообитания и высокому успеху размножения (Hansson, Henttonen, 1988; Kendall *et al.*, 1999; Henttonen, Wallgren, 2001; Ims, Fuglei, 2005), так и эффекту переуплотнения на фоне низкого успеха размножения (Ims, Fuglei, 2005; Pinot *et al.*, 2014; Zárubnická *et al.*, 2017; Giraudeau *et al.*, 2019).

Стабильность развития (величина флуктуирующей асимметрии морфологических признаков) выступает в качестве популяционного показателя (Soule, 1967; Zakharov, 1989; Moller, Swaddle, 1997; Graham *et al.*, 2010; Graham, 2021). Нарушение стабильности развития наблюдается при разных видах стресса (Pankakoski, 1985a; Pertoldi *et al.*, 2001; Vadyaev *et al.*, 2005; Zhelev *et al.*, 2019; Erofeeva, Yakimov, 2020; Zakharov *et al.*, 2020a). Так, численность популяции может достигать столь высокого уровня, что он будет оказывать неблагоприятное воздействие на стабильность развития.

Такой эффект отмечался в условиях переуплотнения как в эксперименте, так и в ходе популяционных циклов (Valetsky *et al.*, 1997; Zakharov *et al.*, 1991; Zakharov *et al.*, 1997). Наблюдаемый в настоящее время коллапс циклической динамики в условиях изменения климата (Ims *et al.*, 2008) свидетельствует о важности специального рассмотрения возможной связи изменений популяционной динамики и стабильности развития.

В работе представлены результаты исследования показателей стабильности развития обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758) в Центральной Сибири в условиях изменения климата. Четырехлетние циклы в этой популяции в условиях климатической стабильности сопровождались значительными изменениями стабильности развития и успеха размножения на фазе пика численности (Zakharov *et al.*, 1991). Задачей исследования является ответ на вопрос о возможном изменении стабильности развития в ходе популяционной динамики в современных условиях изменения климата. Наше предположение состоит в том, что обычные популяционные флуктуации могут не сопровождаться изменением стабильности развития, ее нарушение может иметь место в случае

эффекта переуплотнения при достижении численности критического порогового уровня.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Был исследован коллекционный материал Зоологического музея МГУ по обыкновенной буроzubке, *Sorex araneus*, собранный в период 2014–2020 гг. в Центральной Сибири (восточный берег реки Енисей, Енисейская экологическая станция Института проблем экологии и эволюции РАН, 62° с.ш., 89° в.д.). Было исследовано 210 экземпляров. Сбор материала проводился на одних и тех же линиях отлова ежегодно в течение 10 дней в конце июня и в течение 10 дней в конце августа. Каждая линия представляла собой канавку 20 м длины с 2 ловчими цилиндрами (места отлова и техника отлова детально описаны (Шефтель, 1989; Шефтель, Якушов, 2022)). Для сравнения были использованы ранее полученные данные для двух других периодов исследования: 1978–1982 гг. (Zakharov *et al.*, 1991) и 2007–2013 гг. (Zakharov *et al.*, 2020b). Для периода 2007–2013 гг. были произведены новые вычисления популяционных показателей, поскольку в предыдущей работе они были сделаны для более короткого времени отлова, включающего только 10 дней в конце августа.

Для анализа были использованы два основных популяционных показателя: численность популяции и успех размножения. В качестве показателя численности популяции использовано число особей на 100 ловушко-суток. Отдельно проводилось вычисление численности взрослых особей, родившихся прошлым летом, и молодых особей этого года рождения. Показатель успеха размножения рассчитывался как отношение числа молодых особей этого года рождения к числу размножающихся особей. Кроме того, проводился расчет показателя успеха перезимовки, как отношение числа взрослых особей, пойманных в этом году, к числу молодых особей, пойманных прошлым летом. Эти показатели обычно используются в подобных популяционных исследованиях (например, см. Krebs, Myers, 1974; Ostfeld *et al.*, 1993; Ostfeld, Canham, 1995; Koskela *et al.*, 1999; Eccard *et al.*, 2011). Согласованность изменения популяционных показателей оценивалась по величине коэффициента корреляции Пирсона.

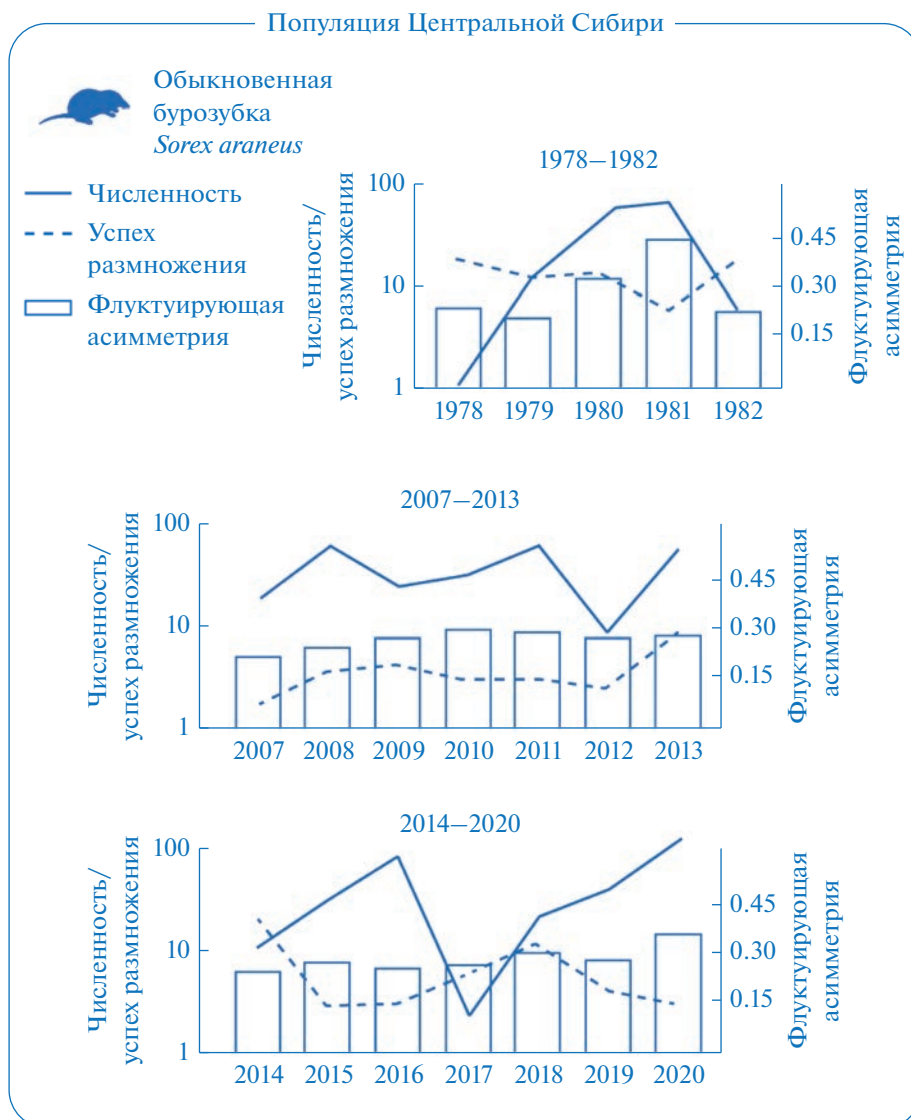
Стабильность развития оценивалась по величине флуктуирующей асимметрии (отклонений от строгой симметрии морфологических признаков) (Van Valen, 1962; Soule, 1967). Было использовано 10 морфологических признаков (число отверстий на разных участках черепа (Pankakoski, Hanski 1989; Zakharov *et al.*, 1997). Первоначально проводился учет различий в числе отверстий слева и справа. При этом не было обнаружено значимой корреляции асимметрии разных признаков,

также, как и свидетельств наличия направленной асимметрии и антисимметрии (Palmer, Strobeck, 1986, 2003; Zakharov *et al.*, 1991; Zakharov *et al.*, 2020a). Затем вычислялось число асимметричных признаков на особь (Leary *et al.*, 1983). Средняя частота асимметричных проявлений на признак была использована в качестве интегрального показателя стабильности развития, оценка значимости различий проводилась с использованием *t*-критерия (Zakharov *et al.*, 1991). Для исследования были использованы молодые особи этого года рождения (соотношение полов было 1 : 1, при отсутствии половых различий для исследуемых показателей).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В исследуемый период 2007–2013 гг. соотношение динамики трех основных показателей, включая численность популяции, успех размножения и стабильность развития, оказалось существенно иным, чем при исследовании в прошлом столетии (рис. 1). Если в прошлом столетии имело место свидетельство наличия отрицательной корреляция численности популяции и успеха размножения (Zakharov *et al.*, 1991), то в этот период скорее наблюдается некоторая тенденция наличия положительной корреляции между этими параметрами (положительное значение коэффициента корреляции,  $r = 0.48$ ,  $p < 0.10$ ). Положительная корреляция численности популяции с численностью взрослых особей прошлого года рождения ( $r = 0.84$ ,  $p < 0.01$ ) и молодых особей этого года рождения ( $r = 0.97$ ,  $p < 0.01$ ) свидетельствует о влиянии состояния популяции как в зимний, так и в летний периоды. Величина показателя успеха перезимовки находится в пределах от 0.41 до 0.90 в годы высокой численности популяции и равна 0.09 и 0.07 в годы низкой численности, 2009 г. и 2012 г. соответственно (вычисление показателя для 2007 г. не представляется возможным вследствие отсутствия данных для предыдущего года, 2006 г.). Было также получено свидетельство наличия положительной корреляции показателя успеха перезимовки с численностью популяции ( $r = 0.85$ ,  $p < 0.01$ ). Показатель флуктуирующей асимметрии не обнаруживает корреляции с численностью популяции и успехом размножения и оказывается достаточно стабильным на протяжении периода исследования. Полученные данные в большей степени соответствуют ситуации, описанной для флуктуаций численности популяции (Pankakoski, 1985b; Zakharov *et al.*, 1991).

Популяционная динамика в период исследований 2014–2020 гг. сопровождается изменением показателя флуктуирующей асимметрии (рис. 1), величина которого достигает максимального значения в 2020 г. и значимо отличается от лет низкой численности (2014 и 2017 гг.) ( $p < 0.05$ ). Чис-



**Рис. 1.** Величина популяционных показателей обыкновенной бурозубки в Центральной Сибири на протяжении трех периодов исследования: 1978–1982 г., 2007–2013 г. и 2014–2020 г. Численность: число особей на 100 ловушко-суток. Успех размножения: отношение числа молодых особей этого года рождения к числу размножающихся особей. Флуктуирующая асимметрия: средняя частота асимметричного проявления на признак (по 10 краниологическим признакам).

ленность популяции в этом году (99.20 в 2020 г.) выше, чем в следующий год по уровню этого показателя (82.00 в 2016 г.). Некоторая тенденция позитивной связи численности популяции и флуктуирующей асимметрии ( $r = 0.58, p < 0.05$ ) и негативной связи численности и успеха размножения ( $r = -0.56, p < 0.05$ ) соответствует соотношению динамики этих показателей, отмеченному ранее для популяционных циклов (Zakharov *et al.*, 1991). Получены свидетельства положительной корреляции численности популяции как с численностью взрослых особей прошлого года рождения ( $r = 0.99, p < 0.01$ ), так и молодых особей этого года рождения ( $r = 1.00, p < 0.01$ ). Величина показателя успеха перезимовки варьирует от 0.34

до 0.85 в годы высокой численности и равна 0.01 в годы низкой численности (2014 г., 2017 г.). Получено некоторое свидетельство положительной корреляции показателя успеха перезимовки с численностью популяции ( $0.71, p < 0.01$ ) и отрицательной корреляции с успехом размножения ( $-0.59, p < 0.05$ ). В то же время существенно различная величина показателя стабильности развития наблюдается на фоне сходных низких значений показателя успеха размножения (2016 и 2020 гг.). Таким образом, исследуемый период характеризуется некоторыми чертами сходства как с цикличностью, так и с флуктуациями численности популяции (Pankakoski, 1985b; Zakharov *et al.*, 1991; Zakharov *et al.*, 2020b).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Популяционная цикличность отмечается для континентальных популяций в условиях стабильного климата, в то время как флуктуации численности обычны для популяций регионов климатической нестабильности (Hansson, Henttonen, 1985; Aars, Ims, 2002; Putkonen, Roe, 2003; Korslund, Steen, 2006; Solonen, 2006). Повсеместное изменение климата, связанное с ростом нестабильности, ведет к коллапсу популяционной цикличности (Hörnfeldt, 2004; Berteaux *et al.*, 2006; Bierman *et al.*, 2006; Mertens *et al.*, 2006; Saitoh *et al.*, 2006; Ims *et al.*, 2008). Поскольку нарушение стабильности развития отмечалось на фазе пика численности в ходе популяционных циклов, представляется важным получение оценки реальной ситуации в регионах измененной популяционной динамики.

В исследуемой популяции Центральной Сибири в условиях климатической стабильности в прошлом столетии ярко выраженная четырехлетняя цикличность наблюдалась для большинства видов мелких млекопитающих, включая обыкновенную бурозубку (Sheftel, 1989; Шефтель, Якушов, 2022). Эффект переуплотнения в год пика сопровождался снижением успеха размножения и нарушением стабильности развития (Zakharov *et al.*, 1991).

Популяционная динамика, выявленная при повторном исследовании в начале этого столетия в условиях изменения климата, 2007–2013 гг., скорее соответствует флуктуациям, чем популяционным циклам. Тенденция положительной корреляции численности популяции и успеха размножения подтверждает это предположение. При этом не наблюдается негативного влияния изменений численности на стабильность развития, что свидетельствует в пользу предположения о том, что численность в данный период не достигает критического порогового уровня для эффекта переуплотнения. Возможными причинами такой ситуации могут быть как климатическая нестабильность, которая ограничивает рост численности, так и повышение порогового критического уровня численности для эффекта переуплотнения популяции, вследствие роста богатства и емкости местообитаний в условиях глобального потепления (Захаров и др., 2011; Zakharov *et al.*, 2020b). Климатическая нестабильность наиболее остро выражается в весенний период, при чередовании периодов оттепелей и заморозков, что пагубно сказывается на численности популяций мелких млекопитающих (Ims *et al.*, 2008). В пользу предположения о возможном росте емкости местообитаний свидетельствует отмеченное для района исследований увеличение продолжительности вегетационного периода (Шефтель, Якушов, 2022).

Популяционная динамика в последний период исследования, 2014–2020 гг., проявляет опре-

деленные черты сходства с популяционными циклами, в это время наблюдается тенденция положительной корреляции численности популяции с флуктуирующей асимметрией и отрицательной корреляции численности с успехом размножения. Положительная корреляция численности популяции с численностью взрослых и молодых особей, а также с показателем успеха перезимовки, видимо, в большей степени отражает влияние условий среды (что обычно отмечается для популяционных флуктуаций), поскольку при этом не наблюдаются изменения стабильности развития. Как свидетельствуют данные, полученные для этого периода исследований, показатели стабильности развития и успеха размножения могут изменяться не согласованно: определенные изменения успеха размножения в ходе флуктуаций численности не сопровождаются изменением стабильности развития (определенные факторы элиминации и миграции могут и не быть связаны с изменением состояния организма). В то же время изменения стабильности развития могут иметь место и на фоне сходной величины показателя успеха размножения. Исследование стабильности развития позволяет выявить определенные особенности состояния популяции, когда сходные изменения популяционных показателей определяются различными механизмами (будучи связанными с условиями среды или состоянием организма). Так, снижение показателя успеха перезимовки (как и параллельное снижение численности взрослых и молодых особей) может наблюдаться как вследствие неблагоприятных климатических условий (что наблюдалось в течение двух последних периодов исследования), так и в связи с изменением состояния организма вследствие эффекта переуплотнения (что наблюдалось в период исследования в прошлом столетии). Нарушение стабильности развития наблюдается лишь в случае негативного воздействия эффекта переуплотнения при достижении численности популяции определенного порогового уровня, возросшего в условиях изменения климата.

Полученные результаты свидетельствуют о важности параллельного мониторинга численности популяции и стабильности развития для получения информации о возможных механизмах наблюдаемых изменений динамики популяции при изменении климата.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Выполнено в рамках раздела Государственного задания ИБР РАН 2023 г. № 0088-2021-0019.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Захаров В. М. Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М.: Наука, 1987. 216 с.

- Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6. С. 404–421.
- Захаров В.М., Трофимов И.Е. Оценка состояния био-разнообразия: исследование стабильности развития. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. 160 с.
- Захаров В.М., Шефтель Б.И., Дмитриев С.Г. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131. № 5. С. 435–439.
- Шефтель Б.И., Якушов В.Д. Влияние потепления климата на наземные виды средней енисейской тайги // Сибирский экологический журн. 2022. Т. 1. С. 1–12.
- Aars J., Ims R.A. Intrinsic and climatic determinants of population demography: The winter dynamics of tundra voles // Ecology. 2002. V. 83. P. 3449–3456. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[3449:IACDOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3449:IACDOP]2.0.CO;2)
- Badyaev A.V., Foresman K.R., Young R.L. Evolution of Morphological Integration: Developmental Accommodation of Stress-Induced Variation // American Naturalist. 2005. V. 166. P. 382–395. <https://doi.org/10.1086/432559>
- Berteaux D., Humphries M.M., Krebs C.J. et al. Constraints to projecting the effects of climate change on mammals // Climate Research. 2006. V. 32. P. 151–158. <https://doi.org/10.3354/CR032151>
- Bierman S.M., Fairbairn J.P., Petty S.J., Elston D.A., Tidhar D., Lambin X. Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis* L.) // American Naturalist. 2006. V. 167. P. 583–590. <https://doi.org/10.1086/501076>
- Eccard J.A., Jokinen I., Ylönen H. Loss of density-dependence and incomplete control by dominant breeders in a territorial species with density outbreaks // BMC Ecology. 2011. V. 11(16). <https://doi.org/10.1186/1472-6785-11-16>
- Erofeeva E.A., Yakimov B.N. Change of Leaf Trait Asymmetry Type in *Tilia cordata* Mill. and *Betula pendula* Roth under Air Pollution // Symmetry. 2020. V. 12(727). <https://doi.org/10.3390/sym12050727>
- Giraudeau P., Villette P., Quéré J.P., Damange J.P., Delattre P. Weather influences *M. arvalis* reproduction but not population dynamics in a 17-year time series // Scientific Reports. 2019. V. 9. P. 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50438-z>
- Graham J.H., Raz S., Hel-Or H., Nevo E. Fluctuating asymmetry: Methods, theory, and applications // Symmetry. 2010. V. 2. P. 466–540. <https://doi.org/10.3390/sym2020466>
- Graham J.H. Nature, Nurture, and Noise: Developmental Instability, Fluctuating Asymmetry, and the Causes of Phenotypic Variation // Symmetry. 2021. V. 13(7). P. 1204. <https://doi.org/10.3390/sym13071204>
- Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: The importance of latitude and snow cover // Oecologia. 1985. V. 67. P. 394–402. <https://doi.org/10.1007/bf00384946>
- Hansson L., Henttonen H. Rodent dynamics as community processes // Trends in Ecology & Evolution. 1988. V. 3. P. 195–200. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90006-7](https://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90006-7)
- Henttonen H., Wallgren H. Small rodent dynamics and communities in the birch forest zone of northern Fennoscandia. / Ed. Wielgolaski F.E. Nordic Mountain Birch Ecosystem. UNESCO Man and Biosphere Series 27. Paris and Parthenon Publishing Group, N.Y. and London, 2001. P. 261–278
- Hörnfeldt B. Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: Analysis and presentation of hypotheses // Oikos. 2004. V. 107. P. 376–392. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13348.x>
- Ims R.A., Fuglei E. Trophic Interaction Cycles in Tundra Ecosystems and the Impact of Climate Change // BioScience. 2005. V. 55. P. 311–322. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0311:TICITE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0311:TICITE]2.0.CO;2)
- Ims R.A., Henden J.-A., Killengreen S.T. Collapsing population cycles // Trends in Ecology & Evolution. 2008. V. 23. P. 79–86. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.010>
- Kendall B.E., Briggs C.J., Murdoch W.W. et al. Why do populations cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches // Ecology. 1999. V. 80. P. 1789–1805. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1789:WDPCAS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1789:WDPCAS]2.0.CO;2)
- Korslund L., Steen H. Small rodent winter survival: Snow conditions limit access to food resources // J. Animal Ecology. 2006. V. 75. P. 156–166. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.01031.x>
- Koskela E., Mappes T., Ylönen H. Experimental manipulation of breeding density and litter size: effects on reproductive success in the bank vole // Journal of Animal Ecology. 1999. V. 68. P. 513–521. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00308.x>
- Krebs C.J., Myers J.H. Population Cycles in Small Mammals // Advances in Ecological Research. 1974. V. 8. P. 267–399. [https://doi.org/10.1016/S0065-504\(08\)60280-9](https://doi.org/10.1016/S0065-504(08)60280-9)
- Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout // Nature. 1983. V. 301. P. 71–72. <https://doi.org/10.1038/301071a0>
- Mertens S.K., Yearsley J.M., van den Bosch F., Gilligan C.A. Transient population dynamics in periodic matrix models: Methodology and effects of cyclic permutations // Ecology. 2006. V. 87. P. 2338–2348. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2338:TP-DIPM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2338:TP-DIPM]2.0.CO;2)
- Moller A.P., Swaddle J.P. Asymmetry, Developmental Stability, and Evolution. UK; Oxford: Oxford University Press, 1997.
- Ostfeld R., Canham C. Density-Dependent Processes in Meadow Voles: An Experimental Approach // Ecology. 1995. V. 76. P. 521–532. <https://doi.org/10.2307/1941210>
- Ostfeld R., Canham C., Pugh S. Intrinsic density-dependent regulation of vole populations // Nature. 1993. V. 366. P. 259–261. <https://doi.org/10.1038/366259a0>
- Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: Measurement, Analysis, Patterns // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 1986. V. 17. P. 391–421. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.002135>

- Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry analyses revisited / Ed. Polak M. Developmental Instability: Causes and Consequences. Oxford: Oxford University Press, 2003. P. 279–319.
- Pankakoski E. Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in muskrats // J. Mammalogy. 1985a. V. 66. P. 52–57.  
https://doi.org/10.2307/1380955
- Pankakoski E. Relationship between some meteorological factors and population dynamics of *Sorex araneus* in southern Finland // Acta Zoologica Fennica. 1985b. V. 173. P. 287–289.
- Pankakoski E., Hanski I. Metrical and non-metrical skull traits of the common shrew *Sorex araneus* and their use in population studies // Annales Zoologici Fennici. 1989. V. 26. P. 433–444.
- Pertoldi C., Kristensen T.N., Loeschcke V. A new method for estimating environmental variability for clonal organisms, and the use of fluctuating asymmetry as an indicator of developmental instability // J. theoretical biology. 2001. V. 210(4). P. 407–410.  
https://doi.org/10.1006/jtbi.2001.2317
- Pinot A., Gauffre B., Bretagnolle V. The interplay between seasonality and density: Consequences for female breeding decisions in a small cyclic herbivore // BMC Ecology. 2014. V. 14. P. 17.  
https://doi.org/10.1186/1472-6785-14-17
- Putkonen J., Roe G. Rain-on-snow events impact soil temperatures and affect ungulate survival // Geophysical Research Letters. 2003. V. 30.  
https://doi.org/10.1029/2002GL016326
- Saitoh T., Cazelles B., Vik J.O., Viljugrein H., Stenseth N.C. Effects of regime shifts on the population dynamics of the grey-sided vole in Hokkaido, Japan // Climate Research. 2006. V. 32. P. 109–118.  
https://doi.org/10.3354/cr032109
- Sheftel B.I. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia // Annales Zoologici Fennici. 1989. V. 26. P. 357–369.
- Solonen T. Overwinter population change of small mammals in southern Finland // Annales Zoologici Fennici. 2006. V. 43. P. 295–302.
- Soule M.E. Phenetics of Natural Populations. II. Asymmetry and Evolution in a Lizard // American Naturalist. 1967. V. 101. P. 141–160.  
https://doi.org/10.1086/282480
- Van Valen L. A study of fluctuating asymmetry // Evolution. 1962. V. 16. P. 125–142.  
https://doi.org/10.2307/2406192
- Zakharov V.M. Future prospects for population phenogenetics // Soviet scientific reviews. Physiology and general biology reviews. Section F. 1989 V. 4. P. 1–80.
- Zakharov V.M., Demin D.V., Baranov A.V., Borisov V.I., Vavilov A.V., Sheftel B.I. Developmental stability and population dynamics of shrews *Sorex* in central Siberia // Acta Theriologica. 1997. V. 4. P. 41–48.  
https://doi.org/10.4098/AT.ARCH.97-45
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I., Peltonen A., Hanski I. Developmental stability and population dynamics in the common shrew *Sorex araneus* // American Naturalist. 1991. V. 138. P. 797–810.  
https://doi.org/10.1086/285253
- Zakharov V.M., Shadrina E.G., Trofimov I.E. Fluctuating Asymmetry, Developmental Noise and Developmental Stability: Future Prospects for the Population Developmental Biology Approach // Symmetry. 2020a. V. 12. P. 1376.  
https://doi.org/10.3390/sym12081376
- Zakharov V.M., Trofimov I.E., Sheftel B.I. Fluctuating Asymmetry and Population Dynamics of the Common Shrew, *Sorex araneus*, in Central Siberia under Climate Change Conditions // Symmetry. 2020b. V. 12. P. 1960.  
https://doi.org/10.3390/sym12121960
- Zárybnická M., Riegert J., Bejček V. et al. Long-term changes of small mammal communities in heterogenous landscapes of Central Europe // European J. Wildlife Research. 2017. V. 63. P. 89.  
https://doi.org/10.1007/s10344-017-1147-9
- Zhelev Zh.M., Tsonev S.V., Angelov M.V. Fluctuating asymmetry in *Pelophylax ridibundus* meristic morphological traits and their importance in assessing environmental health // Ecological Indicators. 2019. V. 107. P. 105589.  
https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105589

## Developmental Stability, Population Dynamics and Climate Change, with Particular Reference to the Common Shrew (*Sorex araneus* L., 1758) in Central Siberia

V. M. Zakharov<sup>1</sup>, I. E. Trofimov<sup>1, #</sup>, V. D. Yakushov<sup>2</sup>, and B. I. Sheftel<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Koltzov Institute of Developmental Biology of the Russian Academy of Sciences, 26 Vavilov Street, Moscow, 119334 Russia

<sup>2</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, 33 Leninsky pr., Moscow, 119071 Russia

#e-mail: trofimov@ecopolicy.ru

We examine temporal variation in a measure of developmental stability, the degree of fluctuating asymmetry of the characters of skull morphology, of the common shrew (*Sorex araneus* L., 1758) in Central Siberia. Four-year cycles in this population in the last century were accompanied by significant changes in the level of developmental stability. Population fluctuations under the climate change conditions in this century commonly occur without essential changes in developmental stability. Deterioration of developmental stability takes place occasionally in case of adverse overpopulation impact in the year of peak population abundance that is beyond the certain threshold level increased due to the climate change.

**Keywords:** climate change, developmental stability, fluctuating asymmetry, population dynamics