

*На правах рукописи*

**Якушов Василий Дмитриевич**

**ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ  
СРЕДНЕЙ ЕНИСЕЙСКОЙ ТАЙГИ  
В СВЯЗИ С ПОТЕПЛЕНИЕМ КЛИМАТА**

**1.5.15 – Экология (биологические науки)**

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва – 2024

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской Академии Наук.

<b>Научный руководитель:</b>	<b>Шефтель Борис Ильич</b> Кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории популяционной экологии, ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова (ИПЭЭ РАН)
<b>Официальные оппоненты:</b>	<b>Пузаченко Андрей Юрьевич</b> Доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории биогеографии ФГБУН Института географии РАН <b>Виноградов Владислав Владиславович</b> Доктор биологических наук, заведующий кафедрой биологии и экологии ФГБОУ ВО Красноярского государственного медицинского университета им. проф. В.Ф. Войно-Ясенецкого Минздрава России
<b>Ведущая организация:</b>	Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский педагогический государственный университет» (ФГБОУ ВО «МПГУ»), г. Москва

Защита диссертации состоится «\_\_» \_\_\_\_\_ 2025 года в \_\_\_ час. \_\_\_ мин. На заседании диссертационного совета 24.1.109.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33. Тел./факс +7(495)952-35-84, e-mail: [admin@sev.in.ru](mailto:admin@sev.in.ru)

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук Российской академии наук по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, 33; на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: [www.sev-in.ru](http://www.sev-in.ru) и на сайте Высшей аттестационной комиссии по адресу [vak.minobrnauki.gov.ru](http://vak.minobrnauki.gov.ru)

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ г.

Ученый секретарь

Диссертационного совета, к.б.н.

Кацман Елена Александровна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### **Актуальность темы исследования и степень ее разработанности.**

Динамика популяций – раздел экологии, изучающий изменения численности и плотности популяций одного или нескольких видов во времени и пространстве (Бигон и др., 1989). Изучение динамики популяций является одной из классических проблем экологии животных со времен Чарльза Элтона (Elton, 1924, 1943). Ранее существовало мнение, что все популяции мелких млекопитающих имеют сходную динамику численности (Elton, 1924, 1943; Chitty, 1957; Krebs, Myers, 1974), представляющую из себя циклы с периодичностью в 3-4 года (Hansson, 2002). Однако исследования, проведенные во второй половине XX века, выявили большое разнообразие популяционной динамики среди мелких млекопитающих (Hansson, 2002).

Из всего многообразия типов динамики численности этой группы животных можно выделить четыре основных: циклический, флуктуирующий, стабильный и депрессионный (Sheftel, 2010). В текущей работе основное внимание уделяется двум из них: циклическому и нециклическому. Строго говоря, к нециклическому типу можно отнести как флуктуирующий, так и стабильный и депрессионный типы, однако, чтобы избежать двойственности в трактовке результатов данного исследования, опубликованных на русском и английском языках, было принято решение остановиться на терминах «циклические колебания» («cyclic fluctuations») и «нециклические колебания» («non-cyclic fluctuations» – нециклические колебания, под которыми подразумеваются именно флуктуации).

В конце XX – начале XXI века во многих регионах, где ранее существовали циклические колебания, произошла их замена нециклическими (Ims et al., 2008), что связывали в первую очередь с глобальными изменениями климата, например, с более мягкими зимами, в течение которых часто возникали неблагоприятные для мелких млекопитающих условия (Aars, Ims, 2002). Однако в последние десятилетия некоторыми исследователями была отмечена тенденция к восстановлению циклических колебаний. С одной стороны, это была простая констатация факта (Hein, Jacob, 2019; Ehrich et al., 2020), но в то же время некоторые исследователи задумались над вопросом: а почему происходит это восстановление (Brommer et al.,

2010; Korpela et al., 2013)? Ведь изменение климата, которое рассматривалось как основная причина нарушения популяционных циклов, все еще продолжается?

В текущей работе проанализированы данные долговременного мониторинга популяций мелких млекопитающих окрестностей стационара «Мирное» ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. На территории исследований, наряду со значительными темпами потепления (Шефтель, Якушов, 2022) наблюдалось как нарушение циклических колебаний, так и их восстановление (Yakushov, Sheftel, 2024). Благодаря значительной продолжительности временных рядов, а также данным высокого разрешения (до 2005 года проанализированы данные суточного разрешения, после – одно измерение в три часа) с метеорологической станции п. Бахта, расположенной в 20 километрах к северу от стационара «Мирное», то есть в практически идентичных району исследования условиях, мы имеем уникальную возможность проанализировать динамику популяций мелких млекопитающих и всего сообщества в целом, а также детально рассмотреть её взаимосвязь с климатическими изменениями.

**Актуальность работы** обусловлена рядом факторов. Во-первых, в данной работе актуализированы данные исследований, проведенных в прошлом столетии (Sheftel, 1989), и сделан анализ новых данных, таким образом, проанализированы тридцатичетырехлетние данные о динамике численности мелких млекопитающих. Подобная продолжительность временных рядов в экологии встречается нечасто и позволяет с большей надежностью идентифицировать смены режимов динамики. Во-вторых, регион исследований подвержен слабой антропогенной фрагментации, что позволяет отслеживать происходящие в экосистемах изменения «в чистом виде», то есть не принимая во внимание воздействие хозяйственной деятельности человека. В-третьих, район исследований в целом является относительно слабоизученным. Наконец, актуальность работы определяется значительной теоретической и практической значимостью этой важной для человека группы животных.

#### **Теоретическая и практическая значимость работы.**

Мелкие млекопитающие – важный компонент экосистем, обладающий значительной биомассой и оказывающий существенное влияние как на функционирование экосистемы в целом, так и на отдельные ее компоненты. Понимание механизмов популяционной динамики играет центральную роль во

многих подходах к сохранению биоразнообразия, так как оно взаимосвязано со стабильностью функционирования экосистем и состоянием составляющих их популяций (Ives, Carpenter, 2007). Этот вопрос особенно актуален в современных условиях стремительно изменяющегося климата (Ortiz et al., 2021). Изменения в популяционной динамике задолго до трансформации ареала вида могут дать информацию о появлении последствий климатических изменений (Захаров и др., 2011). Кроме того, понимание факторов, обуславливающих динамику популяций, позволяет: (1) прогнозировать численность групп организмов, имеющих важное значение в жизни человека (являющихся переносчиками возбудителей инфекционных заболеваний (Лаврова и др., 1960; Олсуфьев, Дунаева, 1960; Хляп и др., 1987; Вергун и др., 2011; Якимова, 2012; Андрейчев и др., 2016; Монахов, 2016; Jiménez et al., 2019), вредителями сельскохозяйственных культур (Skendžić et al., 2021) и многое другое); (2) регулировать численность, например, с помощью различных методов биологической борьбы (Poveda et al., 2020).

**Цель исследования:** оценить роль климатических изменений в смене типов динамики популяций и сообщества мелких млекопитающих средней Енисейской тайги.

**Задачи исследования:**

1. проанализировать климатические изменения в период наблюдений;
2. исследовать многолетнюю (1976-2023 гг.) динамику численности мелких млекопитающих;
3. оценить связь климатических изменений и типов динамики численности сообщества мелких млекопитающих.

**Научная новизна.**

Впервые для Центральной Сибири было проведено комплексное описание смены типов динамики численности сообщества мелких млекопитающих с циклического на нециклический и обратно. В отличие от большинства работ схожей тематики, проанализирована динамика как всего сообщества мелких млекопитающих, так и большинства видов, входящих в его состав. При анализе взаимосвязи климатических изменений и типов динамики численности был впервые использован комплексный параметр, отражающий сразу несколько неблагоприятных для мелких млекопитающих метеоусловий: глубины снежного покрова и его

структуры, степени покрытия им почвы, а также температур приземного воздуха. Основное внимание было уделено весенне-осенним условиям в годы с максимальным падением численности. Оригинальные методологические подходы позволили показать причины как нарушения, так и восстановления циклических колебаний, а также нелинейность влияния климатических изменений на этот процесс.

#### **Методология и методы исследования.**

Методология исследования основана на многолетнем мониторинге сообщества и популяций мелких млекопитающих средней енисейской тайги с использованием стандартизированных процедур учетов численности. В работе был проведен анализ климатических трендов и временных рядов динамики численности, а также сравнение метеоусловий в годы с различными типами динамики мелких млекопитающих.

#### **Положения, выносимые на защиту:**

1. В конце 20-го столетия в районе исследований произошла принципиальная смена характера динамики численности сообщества мелких млекопитающих в целом и отдельных видов, входящих в его состав: циклические колебания численности сменились нециклическими. С 2017 года наблюдалась тенденция к восстановлению циклических колебаний.

2. Изменение типа динамики численности было связано с изменением характера схода снежного покрова, что обусловлено потеплением климата.

3. Влияние изменения климата на типы динамики нелинейно.

**Личный вклад соискателя.** Диссертационная работа является результатом долговременного мониторинга популяций мелких млекопитающих окрестностей стационара «Мирное» ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, к которому автор присоединился в 2017 году и принимал активное участие во всех этапах работы, от сбора данных до публикации статей. Оцифровка полевых данных с 1976 по 1992 и с 2017 по 2023 годы, подбор всех необходимых статистических процедур, написание программного кода для анализа данных, интерпретация результатов и их обсуждение проведены диссертантом лично.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Достоверность результатов обеспечивается использованием стандартизированных процедур

получения первичного материала и статистическим анализом большого массива данных с использованием общепринятых методов обработки. Результаты работы были представлены на международных и всероссийских конференциях: Международный молодежный научный форум «Ломоносов-2018», Москва, 2018 г.; «Экология и эволюция: новые горизонты», Международный симпозиум, посвященный 100-летию академика С.С. Шварца, Екатеринбург, 2019; Международный молодежный научный форум «Ломоносов-2020», Москва, 2020 г.; «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН), Москва, 2022 г.; Международная конференция «Изменения климата: причины, риски, последствия, проблемы адаптации и регулирования. Климат-2023», Москва, 2023 г.

### **Публикации.**

По теме диссертации опубликовано 13 печатных работ, в том числе 6 публикаций в изданиях, включенных в Перечень ВАК и систему цитирования Scopus, 7 тезисов докладов на международных и всероссийских научных конференциях.

### **Структура и объем диссертации.**

Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов, краткого словаря используемых терминов, списка цитируемой литературы из 247 источников (в т.ч. 201 на иностранных языках), приложений. Диссертация изложена на 209 страницах, содержит 10 таблиц и 33 рисунка, 6 приложений.

### **Благодарности.**

Автор выражает благодарность и признательность своему научному руководителю Б.И. Шефтелю за помощь, ценные советы и продуктивные дискуссии; сотрудникам Енисейской экологической станции «Мирное»: В.Н. и А.Н. Луневским за неоценимый вклад в поддержание работы стационара, профессору кафедры общей биологии и гидробиологии биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова Азовскому А.И. за независимое мнение в оценке выполненного статистического анализа данных, а также коллективу лаборатории популяционной экологии ИПЭЭ РАН за ценные идеи в процессе обсуждения.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **ВВЕДЕНИИ** обоснована актуальность темы, сформулированы цель и задачи, описана научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы.

### ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

#### 1.1. Район исследования

Сбор материала проводился в районе Енисейской экологической станции «Мирное» ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Станция расположена на берегу р. Енисей в среднем течении (120 км ниже устья Подкаменной Тунгуски, 62°17' с. ш. 89°02 в. д).

#### 1.2. Объекты исследования

За время учетов отмечено 20 видов мелких млекопитающих: 10 видов насекомоядных (обыкновенная бурозубка – *Sorex araneus* Linnaeus, 1758; средняя бурозубка – *S. caecutiens* Laxmann, 1788; равнозубая бурозубка – *S. isodon* Turon, 1924; плоскочерепная бурозубка – *S. roboratus* Holister, 1913; крупнозубая бурозубка – *S. daphaenodon* Thomas, 1907; тундряная бурозубка – *S. tundrensis* Merriam, 1900; малая бурозубка – *S. minutus* Linnaeus, 1766; крошечная бурозубка – *S. minutissimus* Zimmermann, 1780; обыкновенная кутора – *Neomys fodiens* (Pennant, 1771); сибирский крот – *Talpa altaica* Nikolsky, 1883), 9 видов грызунов (лесная мышовка – *Sicista betulina* (Pallas, 1779); красная полевка – *Clethrionomys rutilus* (Pallas, 1779); рыжая полевка – *C. glareolus* (Schreber, 1780); красно-серая полевка – *Craseomys rufocanus* (Sundevall, 1846); полевка-экономка – *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776); темная, или пашенная, полевка – *M. agrestis* (Linnaeus, 1761); водяная полевка – *Arvicola amphibius* (Linnaeus, 1758); лесной лемминг – *Myopus schisticolor* (Lilljeborg, 1844); мышь-малютка – *Micromys minutus*, (Pallas, 1971) и 1 вид зайцеобразных (туруханская пищуха – *Ochotona turuchanensis* Naumov, 1934).

#### 1.3. Сбор, подготовка и анализ данных

##### 1.3.1. Учеты численности мелких млекопитающих

В работе использованы временные ряды продолжительностью 19 лет в XX веке (с 1976 по 1994 г.) и 16 лет в XXI веке (с 2008 по 2023 г.). С 1995 по 2007 г. на

стационаре велись выборочные отловы, результаты которых в данной работе не использованы.

Млекопитающие отлавливались с помощью ловчих канавок (Кузякин, 1962), а там, где вырыть канавки было невозможно, ставились заборчики (Охотина, Костенко, 1974). Исследованиями были охвачены основные местообитания обоих берегов Енисея в радиусе трех километров от стационара.

В расчетах использованы данные о 36812 зарегистрированных особях (19360 особей с 1976 по 1994 гг. и 17452 особей с 2008 по 2023 гг.). Долговременные отловы канавками не нарушают структуры оседлого населения мелких млекопитающих, поскольку в основном отлавливают мигрирующих особей (Большаков и др., 1973; Шефтель, 2018). Численность мелких млекопитающих анализировалась в перерасчете на 100 цилиндро-суток. Для расчета численности всегда использовались данные отловов, проводимые в одни и те же временные промежутки (с 20 по 30 июня и с 20 по 30 августа).

### **1.3.2. Сбор и очистка климатических данных**

Для анализа современных климатических изменений района исследований были использованы данные измерений приземной температуры воздуха (измеренной на высоте 2 метра над поверхностью почвы), глубины снежного покрова и количества осадков в первую очередь на метеостанции п. Бахта ( $62^{\circ}27'48''$  с. ш.  $89^{\circ}00'15''$  в. д.), расположенной в 20 км к северу от Енисейской экологической станции «Мирное» ИПЭЭ РАН. Кроме того, были использованы данные о температуре приземного воздуха и глубине снежного покрова с еще 6 метеостанций, охватывающих практически тысячекилометровый промежуток долины р. Енисей и располагающихся примерно на одинаковой высоте над уровнем моря. Данные за период 01.01.1961-31.01.2005 в суточном разрешении были предоставлены ФГБУ «ВНИИГМИ-МЦД». Данные за период 01.02.2005-31.05.2023 загружены из архива <https://tr5.ru/> (одно измерение в 3 часа). Очистка данных от пропусков и выбросов была выполнена в среде R.

### **1.3.3. Анализ климатических данных**

Для расчета климатических норм и отклонений от них данные были осреднены до месячного разрешения. В качестве опорного был использован период 1961-1990 гг.

Климатические сезоны были выделены по устойчивому переходу среднесуточных температур через  $0^{\circ}\text{C}$ . С момента первого перехода температур из положительных в отрицательные во второй половине года начиналась климатическая «осень». После первого подобного явления среднесуточная температура могла возвратиться к положительным значениям, но с того дня, когда температура постоянно была отрицательной, выделялась климатическая «зима». Напротив, после первой положительной среднесуточной температуры в первой половине года наступала «весна», и после устойчивого перехода температур в положительные – «лето».

Для 6 из 7 выбранных метеостанций с 2005 по 2023 год (данные с 1961 года отсутствуют в открытом доступе), а для метеостанции п. Бахта – с 1961 по 2023 годы была проанализирована степень покрытия почвы снегом.

Кроме того, было рассчитано количество циклов «замерзание-оттаивание» в течение месяца по данным суточного разрешения, то есть количество переходов среднесуточных температур через  $0^{\circ}\text{C}$ . Такие погодные явления могли привести к образованию ледяной корки на поверхности снега и его уплотнению.

Все описанные выше расчеты были выполнены в основном с помощью самостоятельно написанных функций с опорой на пакеты, входящие в ядро tidyverse (Wickham, Girlich, 2022).

#### **1.3.4. Анализ периодичности временных рядов динамики численности**

Согласно проведенному анализу, временные ряды не являются стационарными и подразделяются на отдельные сегменты, характеризующиеся различными средними значениями и дисперсией, поэтому для их дальнейшей обработки было использовано вейвлет-преобразование – разновидность спектрального анализа, позволяющая оценить временную локализацию частотных составляющих сигнала, в том числе нестационарного, а также оценить попарную синхронность временных рядов (Cazelles et al., 2008). Анализ проводился в среде R (функции `analyze.coherency` для анализа когерентности вейвлет-спектров временных рядов и `wt.image` для построения спектрограммы из пакета `WaveletComp` (Roesch, Schmidbauer, 2018). В качестве материнского вейвлета использовался вейвлет Морле.

#### **1.3.5. Анализ взаимосвязи динамики численности мелких млекопитающих и климатических изменений**

### 1.3.5.1. Анализ взаимосвязи типов динамики численности и метеоусловий

Для анализа были отобраны метеопараметры только в промежутки времени, предшествующие максимальной смертности мелких млекопитающих. Смертность для каждого вида была рассчитана как разница между численностью в июне текущего года (учитывая количество только перезимовавших особей) и численностью в августе предыдущего года (учитывая количество сеголеток).

Анализ был проведен с помощью модели логистической регрессии для двух групп видов: доминантов и субдоминантов. В расчетах были использованы данные только о тех видах, динамика численности которых имела как циклический, так и нециклический характер в разные периоды исследований. Расчеты реализованы в среде R. Предварительная обработка данных выполнена с помощью пакетов системы tidyverse (Wickham, Girlich, 2022). Для построения моделей логистической регрессии была использована функция glm из пакета stats, входящим в ядро R. Первичные модели включали в себя различные комбинации предикторов, полученные с помощью функции dredge из пакета MuMIn (Barton, Barton, 2015). С помощью функции model.avg из пакета MuMIn была построена осредненная модель по вариантам первичных моделей, отличающихся от лучшей не более чем на 2 единицы информационного критерия Акаике.

Зависимая переменная в модели – тип динамики численности (1 – циклические колебания, 0 – нециклические). В качестве предикторов было использовано 12 метеопараметров:

1. Количество дней, когда снег покрывал менее половины поверхности почвы (не учитывая бесснежные периоды). Такие дни были отмечены в первую очередь весной и характеризовали финальную стадию процесса снеготаяния.
2. Количество циклов «замерзание-оттаивание», то есть переходов среднесуточных температур через 0°C.

3. Среднемесячные температура и глубина снежного покрова в осенне-весенние периоды (октябрь-ноябрь, апрель-май, то есть  $4 \times 2 = 8$  параметров).

4. Продолжительность климатических «весны» и «осени», то есть продолжительность времени, когда совершались переходы среднесуточных температур через  $0^{\circ}\text{C}$  (то есть 2 параметра).

### **1.3.5.2. Сравнение метеоусловий в годы с циклической динамикой численности в XX и XXI веке**

Были проанализированы только статистически значимые метеопараметры из модели логистической регрессии, построенной на предыдущем этапе. Тренды были оценены с помощью непараметрического теста Манна-Кендалла (функция MannKendall из пакета Kendall (McLeod, 2005) для R). Для сравнения значений в оба периода (до нарушения циклических колебаний и после их восстановления) был использован непараметрический критерий Вилкоксона, а для визуализации с помощью языка Python и библиотеки Catboost была построена модель градиентного бустинга (Prokhorenkova et al., 2018).

## **ГЛАВА 2. КЛИМАТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ**

### **2.1. Современные тренды климатических изменений**

Современное потепление – не единичный случай в истории климата Земли, сочетающего в себе периоды похолодания с периодами потепления (Groisman et al., 2013). Однако в последнее столетие, согласно Шестому оценочному докладу межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК) (Masson-Delmotte et al., 2021), разогрев атмосферы и океана произошел в первую очередь под влиянием человека. В разделе дан краткий обзор истории наблюдений за климатом Сибири, включающий доинструментальную (до формирования сети метеостанций) и инструментальную эпохи, приведены основные параметры современных климатических трендов Сибири, полученные из докладов официальных ведомств (Росгидромет, 2023).

### **2.2. Материалы и методы**

Кратко описаны процедуры сбора данных, их очистки и обработки, детально рассмотренные в пп. 1.3.2.-1.3.3. диссертации.

## 2.3. Результаты

### 2.3.1. Тренды средних годовых, сезонных и месячных температур приземного воздуха и их аномалий

На территории исследований наблюдался статистически значимый положительный тренд среднегодовых температур воздуха, а также их аномалий, с коэффициентом линейного тренда  $b$  за 1976-2023 гг. равным  $0.05$   $^{\circ}\text{C}/\text{год}$ . В среднем на территории исследований (по данным семи метеостанций – см. таблицу 1) температура за 2013-2022 гг. больше, чем на опорном периоде (1961-1990 гг.) на  $\Delta=2.27$   $^{\circ}\text{C}$ . Наиболее ярко потепление выражено в весенние месяцы: в марте ( $\Delta=3.9$   $^{\circ}\text{C}$ ), в апреле ( $\Delta=4.65$   $^{\circ}\text{C}$ ) и в мае ( $\Delta=2.6$   $^{\circ}\text{C}$ ).

Таблица 1 – Характеристики трендов среднегодовых температур по данным семи метеорологических станций.

Станция	$\Delta$	$R^2$	$b$
Игарка	2.39	0.82	0.0505
Туруханск	2.48	0.8	0.0486
Верхнеимбатск	2.26	0.84	0.0459
Бахта	2.39	0.81	0.0488
Бор	2.22	0.85	0.0438
Ворогово	2.01	0.79	0.0405
Ярцево	2.14	0.65	0.0364

$\Delta$  - разница между средней температурой за 2013-2022 годы и опорным периодом (1961-1990) ( $^{\circ}\text{C}$ ),  $R^2$ - коэффициент детерминации линейного тренда (1976-2023),  $b$  – угол наклона регрессионной прямой ( $^{\circ}\text{C}/\text{год}$ ). Все тренды, приведенные в таблице, статистически значимы ( $p<0.001$ ).

### 2.3.2. Тренды годовых, месячных и сезонных сумм осадков

Суммы осадков на территории исследований на всем исследуемом промежутке времени характеризуются высокой изменчивостью без ярко выраженных линейных трендов.

### 2.3.3. Продолжительность сезонов

Четких трендов изменения продолжительности сезонов выявлено не было. По сравнению с «летом» и «зимой», «осень» и «весна» характеризуются более высоким уровнем изменчивости из-за меньшей продолжительности.

### 2.3.4. Снежный покров

С конца семидесятых снижение среднегодовой глубины снежного покрова сменилось плавным нарастанием ( $b=0.17$ ,  $R^2=0.6$ ). Среднегодовая глубина снежного покрова за 2013-2022 гг. больше, чем на опорном периоде (1961-1990 гг.), на  $\Delta=4$  см

и составляла 36.5 см. Схожие тренды отмечены также для января, февраля и марта ( $\Delta \approx 6, 13$  и  $15$  см соответственно). В сентябре проявлялась тенденция к более раннему выпадению снега в последние годы. Апрель, май и октябрь характеризовались высокой изменчивостью без ярко выраженных направленных трендов. В ноябре и декабре глубина снежного покрова сохранялась примерно на одном и том же уровне.

Также была проанализирована степень покрытия почвы снегом. Этот фактор включал в себя несколько градаций, для анализа были отобраны только дни, характеризующиеся наиболее неблагоприятными для мелких млекопитающих условиями: снег не покрывал всю поверхность почвы полностью, был слежавшимся, иногда со льдом, его глубина была незначительной. Для простоты в дальнейшем этот параметр будет использоваться как «количество дней, когда снег покрывал менее половины поверхности почвы», поскольку именно этот вариант составлял наибольшую долю среди неблагоприятных градаций данного фактора. Такие дни были отмечены в первую очередь весной и характеризовали финальную стадию весеннего снеготаяния. Детальный анализ трендов этого параметра будет проведен в главе 4.

Исходный временной ряд был поделен на два участка: 1976-1994 (во время существования циклических колебаний численности и при возникновении тенденции к их нарушению) и 2005-2023 (во время нециклических колебаний и после возникновения тенденции к восстановлению циклических; метеоданные за 2005-2007 гг. были использованы для того, чтобы задействовать в анализе все годы с данными высокого разрешения, несмотря на то, что информация о численности в эти годы отсутствует). Шанс того, что условия в конкретный день будут неблагоприятными, в оба временных промежутка выше, если глубина снега незначительна, о чем говорит отрицательный коэффициент в модели логистической регрессии (таблица 2) (в расчете использованы данные только за апрель-май). Влияние среднесуточных температур нелинейное: в одном случае (1976-1994) повышение среднесуточной температуры влечет за собой увеличение шанса возникновения неблагоприятных условий в тот же день, во втором (2005-2023) – уменьшает шанс. Кроме того, шанс возникновения неблагоприятных условий

больше, если число оттаиваний-замерзаний в течение тех же суток выше (этот параметр был рассчитан только с 2005 по 2023 гг.).

Таблица 2 – Факторы, влияющие на шанс проявления неблагоприятных условий (модель логистической регрессии).

Предиктор	Коэффициент		Нижняя граница 95% доверит. интервала		Верхняя граница 95% доверит. интервала	
	1976-1994	2005-2023	1976-1994	2005-2023	1976-1994	2005-2023
Глубина снега	-0.3	-0.09	-0.41	-0.11	-0.22	-0.08
Среднесуточная температура	0.32	-0.04	0.24	-0.06	0.41	-0.03
Количество переходов температур через 0 <sup>0</sup> C в течение суток		1.26	-	1.11	-	1.41

В последнее десятилетие наблюдалось снижение количества дней с подобным сочетанием погодных условий (рисунок 1), что обусловлено значительным потеплением в апреле-мае: суточный ход температур все чаще проходит выше 0<sup>0</sup>C в последние годы, не переходя эту отметку, следовательно, оттаиваний-замерзаний, как и неблагоприятных условий, становится меньше.

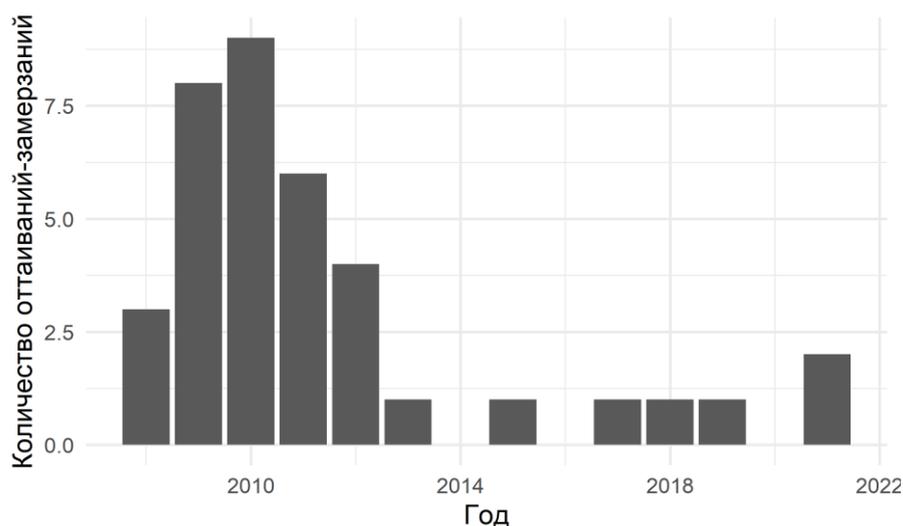


Рисунок 1 – Количество дней, когда температура приземного воздуха в течение суток пересекала 0<sup>0</sup>C более одного раза, при незначительной глубине снежного покрова и среднесуточных значениях температур, колеблющихся в районе 0<sup>0</sup>C. Приведены данные за апрель-май.

## **2.4. Обсуждение**

В разделе проведено сопоставление полученных результатов анализа данных локального масштаба с более крупномасштабными данными. Наибольшие темпы потепления зарегистрированы весной как для исследуемого нами участка, так и для Центральной Сибири в целом. Наблюдается увеличение максимальной за зиму высоты снежного покрова в центре и на юге Красноярского края, в северных, юго-западных и юго-восточных районах Западной Сибири, востоке Якутии, в Чукотском АО, Приморском крае и на Сахалине на побережье Охотского моря, в центральных и восточных районах ЕЧР, на Урале (Росгидромет, 2023), что согласуется с нашими данными. В главе также проанализирован комплексный параметр – количество дней с неблагоприятным для мелких млекопитающих снежным покровом.

Несомненно, климатические изменения не ограничиваются трендами температур приземного воздуха, осадков и глубин снежного покрова. Однако целью данной главы был анализ не всевозможных метеорологических параметров, а в первую очередь тех, которые могли оказать наиболее существенное воздействие на динамику численности мелких млекопитающих исследуемого сообщества. Подробный анализ этих воздействий будет проведен в главе 4.

## **ГЛАВА 3. ТИПЫ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИССЛЕДУЕМОГО СООБЩЕСТВА**

### **3.1. Обзор литературы**

Приведены различные классификации типов популяционной динамики мелких млекопитающих, в том числе та, которая была взята за основу в текущей работе (Sheftel, 2010). Согласно этой классификации, можно выделить четыре основных типа динамики: циклический, флуктуирующий, стабильный и депрессионный. В диссертации основное внимание уделяется двум из них: циклическому и нециклическому. В конце XX – начале XXI века во многих регионах циклические колебания сменились нециклическими (Lindström, Hörnfeldt, 1994; Steen et al., 1996; Henttonen, Wallgren, 2001; Ims et al., 2008; Cornulier et al., 2013), однако позднее рядом исследователей была отмечена тенденция к их восстановлению (Brommer et al., 2010; Hein, Jacob, 2019; Ehrich et al., 2020; Sørensen et al., 2022).

### **3.2. Материалы и методы**

Кратко описаны процедуры отлова мелких млекопитающих, обработки временных рядов их численности, детально рассмотренные в пп. 1.3.1. и 1.3.4. диссертации.

### **3.3. Результаты**

Численность сообщества мелких млекопитающих в XX веке изменялась с периодичностью в 4 года, причем синхронно на обоих берегах Енисея. «Классический» цикл состоял из 4 стадий: депрессия, нарастание численности, предпик и пик, который вновь сменялся депрессией. На рубеже веков исследования были прерваны, а после их возобновления в 2008 году наблюдались нециклические колебания. Однако с 2017 по 2021 годы наблюдался «классический» четырехлетний цикл (рисунок 2).

Помимо сообщества в целом, динамика ряда видов, входящих в его состав (обыкновенная, средняя, равнозубая, тундрная и малая бурозубки, красно-серая, красная и темная полевки, полевка-экономка), также характеризовалась четырехлетней периодичностью. Стадии цикла у разных видов были выражены с разной интенсивностью. Тип динамики сменился на нециклический к девяностым годам, однако с 2017 года наблюдалась тенденция к возобновлению циклических колебаний у четырех видов: обыкновенной и равнозубой бурозубок, красной полевки и полевки-экономки. Спектрограммы для временных рядов динамики численности всех перечисленных видов приведены в тексте диссертации.

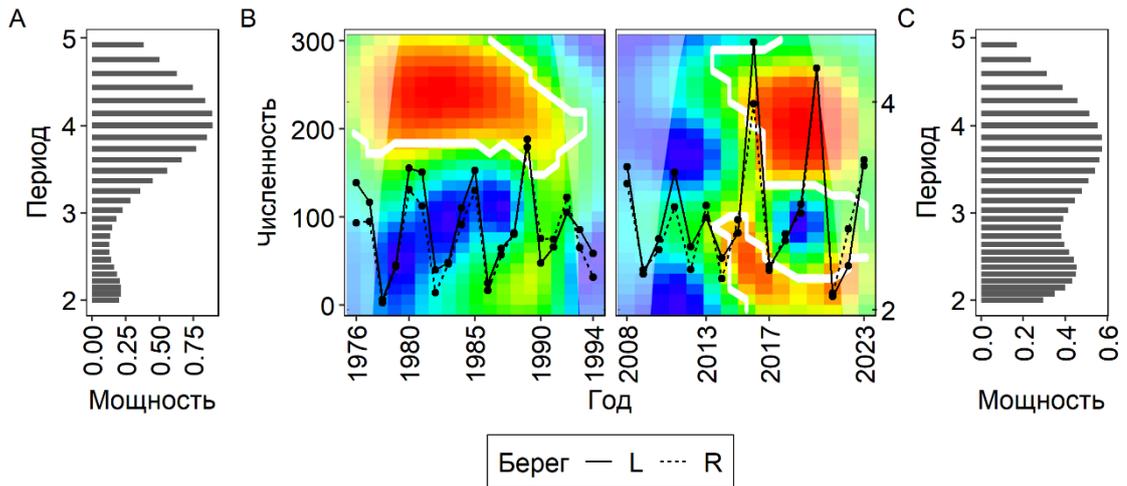


Рисунок 2 – Динамика численности сообщества мелких млекопитающих окрестностей экологической станции «Мирное». **А)** и **С)** – Гистограммы осредненных значений периодов колебаний временных рядов для 1976-1994 и 2008-2022 годов соответственно. **В)** Численность мелких млекопитающих. Цветом на фоне обозначена когерентность вейвлетов временных рядов от 0 (отсутствие корреляции, голубой цвет) до 1 (максимальная корреляция, красный цвет). Красная область на спектрограмме для 1976-1994 года говорит о наличии статистически значимых ( $p < 0.05$ , обведены сплошной белой линией) синхронных колебаний с четырехлетним периодом. Для XXI века характерна значимая тенденция к восстановлению циклических колебаний: с 2017 года наблюдался «классический» цикл. С 2014 года присутствуют колебания с примерно 2.5-летним периодом, однако мы не оперируем промежуточными значениями периода, поскольку разрешающая способность данных – 1 год. Кроме того, колебания с периодом в 2 года мы считаем нециклическими по рекомендациям, приведенным в (Berghman, 2002). На правой шкале спектрограмм и на левой у гистограмм обозначен период колебаний. Затемненная область на фоне – конус влияния, спектральная информация за пределами которого подвержена краевым эффектам и должна интерпретироваться с осторожностью.

### 3.4. Обсуждение

На территории исследований, как и в ряде других регионов, было отмечено как нарушение циклических колебаний численности, так и тенденция к их восстановлению (Yakushov, Sheftel, 2024). Циклические колебания были характерны в первую очередь для видов-доминантов.

Помимо анализа периодичности, для идентификации типов популяционной динамики был использован ряд показателей, полученных из сопутствующих работ, проводимых на стационаре «Мирное» ИПЭЭ РАН, одним из соавторов которых является и соискатель.

Известно, что циклические колебания регулируются в первую очередь эндогенными механизмами (Stenseth, 1999; Berryman, 2002; Krebs, 2019), и в годы пика популяция находится в угнетенном состоянии (Роговин, Мошкин, 2007; Sheftel, 2010; Захаров и др., 2011), что находит свое отражение на ряде параметров. Так, во время циклических колебаний и в XX, и в XXI веке в годы пика было отмечено нарушение стабильности развития, выражавшееся в увеличении асимметрии краниологических признаков обыкновенной бурозубки (Zakharov et al., 1991, 2020, 2023). Во время проявления тенденции к восстановлению циклических колебаний в год пиковой численности было отмечено изменение соотношения коркового слоя надпочечников к медулле у красной полевки (Kameneva et al., 2022). Также наблюдалось различие в массе зверьков в годы пика и депрессии (Якушов, Шефтель, 2020). Этот феномен свойственен циклическим популяциям и его часто считают следствием из гипотезы Читти или эффектом Читти (Chitty, 1952; Boonstra, Voag, 1987; Sundell, Norrdahl, 2002). Ни один из вышеперечисленных эффектов не наблюдался в годы нециклических колебаний, поскольку они регулируются в первую очередь экзогенными факторами (Sheftel, 2010).

## **ГЛАВА 4. СВЯЗЬ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ И ТИПОВ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ИССЛЕДУЕМЫХ ПОПУЛЯЦИЙ**

### **4.1. Обзор литературы**

Репродуктивный потенциал мелких млекопитающих очень высок, но в природе он практически никогда не реализуется в полной мере, поскольку ограничен рядом факторов (Sheftel, 2010). В данном разделе приведен краткий обзор гипотез, объясняющих механизмы динамики численности мелких млекопитающих: влияние хищников, патогенов, переуплотнения и т.д., особое внимание уделено климатическим факторам. Нарушение циклических колебаний в конце XX века связывали с возникновением неблагоприятных для мелких млекопитающих условий, в первую очередь с явлениями оттаивания-замерзания, приводящим к нарушению защитных свойств снежного покрова (Aars, Ims, 2002; Ims et al., 2008), но тенденция к восстановлению циклических колебаний в последние десятилетия наряду с продолжающимися климатическими изменениями была использована в качестве «опровержения» этого факта (Brommer et al., 2010; Korpela et al., 2013).

## 4.2. Материалы и методы

Кратко описаны процедуры анализа данных, детально рассмотренные в п. 1.3.5. диссертации.

## 4.3. Результаты

### 4.3.1. Анализ взаимосвязи типа динамики численности и метеоусловий

В случае видов-доминантов значимы три метеопараметра: количество дней, когда снег покрывал менее половины поверхности почвы, продолжительность климатической «весны» и средняя температура апреля. Все три параметра в годы нециклических колебаний характеризуются большими абсолютными значениями, чем в годы с циклическим типом динамики, таким образом, в последнем случае условия в целом были более благоприятными (таблица 3). В случае видов-субдоминантов значимых воздействий обнаружено не было.

Таблица 3 – Параметры осредненной модели зависимости типа динамики численности от метеопараметров (для видов-доминантов).

N_models	features	Estimate	Std. Error	P_val	2.5 %	97.5 %
7	count	-0.1625	0.0779	0.0412	-0.3186	-0.0065
	Spring	-0.1366	0.0634	0.0344	-0.2631	-0.0101
	Tavg_4	-0.4568	0.202	0.0263	-0.8599	-0.0537

N\_models – количество исходных моделей, используемых для осреднения. Features – метеопараметры: count – количество дней, когда снег покрывал менее половины поверхности почвы, Spring – продолжительность климатической «весны», Tavg\_4 – средняя температура апреля. Estimate – коэффициенты модели, Std. Error – стандартная ошибка коэффициентов, P\_val – p-уровень значимости, 2.5% и 97.6% – верхняя и нижняя границы доверительных интервалов.

### 4.3.2. Сравнение метеоусловий в годы с циклической динамикой численности в XX и XXI веке

Сравнивались только параметры, оказывающие значимое воздействие на тип динамики численности в модели логистической регрессии, построенной на предыдущем шаге. Было показано, что условия в оба периода сходны, исключение составляет только средняя температура апреля, которая в последние годы значимо выше ( $p = 0.037$  для непараметрического теста Вилкоксона), что полностью объясняется высокими темпами весеннего потепления.

#### 4.4. Обсуждение

Согласно концепции нестационарной динамики (nonstationary dynamics, transient dynamics, non-equilibrium dynamics) (Briske et al., 2017), одна и та же популяция может иметь различные типы (режимы) динамики в разные моменты времени. В данной работе рассматриваются два режима: циклический и нециклический. Смена режимов происходит из-за внешнего воздействия, превышающего порог упругости (определенную способность системы противостоять воздействию внешних факторов, адаптироваться к ним, не теряя своей функциональности (Walker et al., 2004) конкретной биологической системы. Также популяция может вернуться к своему первоначальному состоянию после возвращения регулирующего фактора к исходным значениям – это свойство называют восстанавливаемостью (Holling, 1996; Gunderson et al., 2012; Oliver et al., 2015).

Согласно проведенному анализу, на тип динамики численности оказывали значимое влияние три фактора, однако не все из них заслуживают одинакового внимания. Средняя температура апреля – довольно осредненный показатель, хорошо отражающий климатические тренды, но не оказывающий непосредственного влияния на мелких млекопитающих, а его статистическая значимость обусловлена сильными темпами потепления. Продолжительность климатической «весны» отражает так называемый «эффект морозных качелей», а именно продолжительность неблагоприятных периодов, когда происходили переходы среднесуточных температур через  $0^{\circ}\text{C}$ , приводящие к ухудшению защитных свойств снежного покрова. Однако данный параметр не отражает количество переходов через  $0^{\circ}\text{C}$ , совершенных в этот промежуток времени.

Таким образом, важнейший фактор, оказывающий влияние на динамику численности – количество дней, когда снег покрывал менее половины поверхности почвы. Такие дни были отмечены в первую очередь весной и характеризовали финальные стадии процесса снеготаяния. Это комплексный параметр, описывающий, помимо степени покрытия почвы снегом, сочетание ряда других параметров: небольшой глубины снежного покрова, его уплотненности, иногда наличие льда, а также температур, колеблющихся в районе  $0^{\circ}\text{C}$ , то есть условия, максимально неблагоприятные для мелких млекопитающих.

Количество дней, когда снег покрывал менее половины поверхности почвы, во время циклических колебаний в XX веке постепенно росло и достигло максимума к девяностым годам. В это же время наблюдалась тенденция к нарушению циклических колебаний, вызванная превышением порога упругости биологической системы. Во время нециклических колебаний наблюдались наиболее неблагоприятные условия, финальные стадии весеннего снеготаяния были максимально «затянутыми». Однако в последние годы было отмечено минимальное количество неблагоприятных дней, финальная стадия весеннего снеготаяния была максимально короткой, то есть регулирующий фактор вернулся к своему исходному уровню, после чего произошел возврат системы к исходному состоянию – циклическому типу динамики (рисунок 3). Улучшение условий в последние годы связано с увеличением среднесуточных температур в весенний период, и, как следствие, со снижением количества переходов температур через  $0^{\circ}\text{C}$  в течение суток (подробнее см. главу 2).

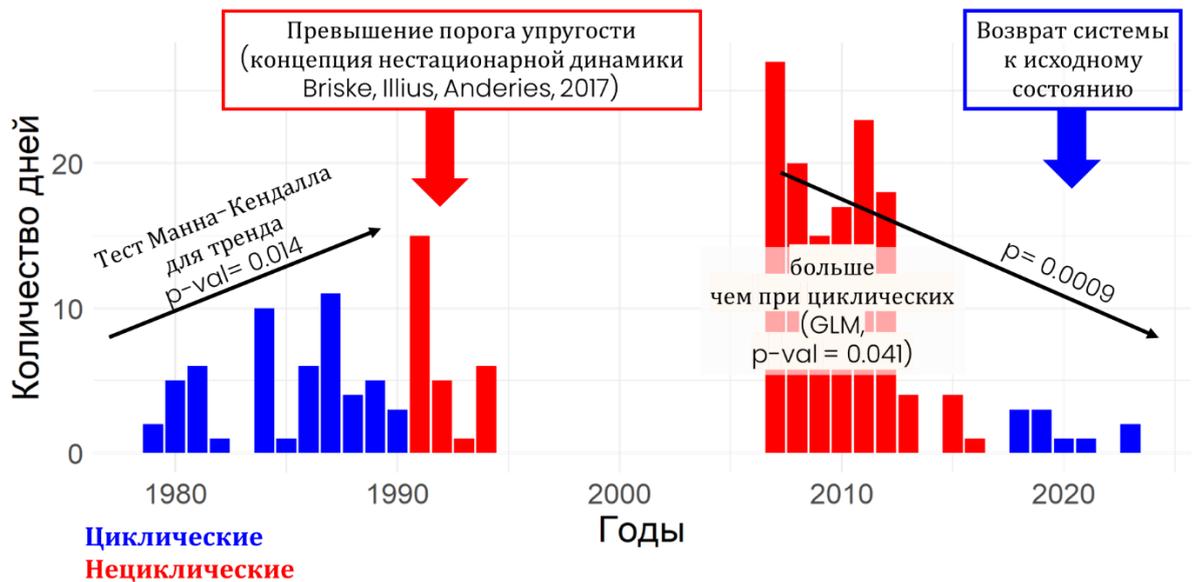


Рисунок 3 – Смена типов динамики исследуемого сообщества в связи с изменениями количества дней с неблагоприятным снежным покровом. Синим цветом отмечены периоды с циклическими колебаниями численности, красным – с нециклическим.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе проведен комплексный анализ динамики численности всего исследуемого сообщества мелких млекопитающих и большинства видов, входящих в его состав. Спектральными методами, пригодными для анализа нестационарных временных рядов, была проанализирована динамика большинства исследуемых популяций. Было показано, что для исследуемого сообщества в целом и ряда видов, входящих в его состав, была характерна смена типов динамики с циклического на нециклический и обратно (Yakushov, Sheftel, 2024). Нарушение циклических колебаний неоднократно отмечалось и в других регионах (Hörnfeldt, 2004; Berteaux et al., 2006; Bierman et al., 2006; Saitoh et al., 2006; Ims et al., 2008), что связывали с климатическими изменениями (Aars, Ims, 2002; Ims et al., 2008). Однако в последние десятилетия некоторыми исследователями была отмечена тенденция к восстановлению циклических колебаний (Brommer et al., 2010; Korpela et al., 2013; Hein, Jacob, 2019; Ehrich et al., 2020), а влияние климатических изменений на этот процесс было поставлено под сомнение (Brommer et al., 2010; Korpela et al., 2013).

Помимо описания смены режимов популяционной динамики, в текущей работе были проанализированы климатические изменения района исследований: температур воздуха, глубин снежного покрова и сумм осадков, а также ряда производных показателей: продолжительности климатических «сезонов» и степени покрытия почвы снегом. Полученные нами результаты в целом согласуются с данными официальных ведомств (Росгидромет, 2023).

Наконец, была проанализирована роль климатических изменений в смене типов динамики исследуемых популяций. Согласно проведенному анализу, важнейший фактор, влияющий на численность мелких млекопитающих, – количество дней с неблагоприятным сочетанием климатических условий: неполным покрытием почвы снегом, незначительной его глубиной, уплотнением, иногда содержанием льда, а также температурами, колеблющимися в районе 0<sup>0</sup>C. Смена типов динамики была связана с изменением данного параметра.

Таким образом, в данной работе использовались как предложенные другими исследователями метеопараметры (Aars, Ims, 2002; Solonen, 2006; Brommer et al., 2010), так и впервые выделенный: количество дней с неблагоприятными условиями. Основное внимание было уделено весенне-осенним периодам в годы,

предшествующие максимальному падению численности мелких млекопитающих, то есть в наихудшие для них времена. Насколько нам известно, подобный подход применен впервые именно нами, и его использование позволило показать нелинейность влияния климатических изменений: наряду с увеличением температур возникали как благоприятные, так и неблагоприятные условия, а тип динамики менялся с циклического на нециклический и обратно.

Несомненно, подтвердить или опровергнуть факт восстановления циклических колебаний могут только дальнейшие исследования, которые при продолжающемся потеплении климата в совокупности с мониторингом локальных климатических изменений представляют большой интерес. Результаты работы также дают направление другим исследованиям, выходящим за рамки текущего. Например, предполагается, что численность видов-субдоминантов обусловлена не только влиянием абиотических факторов, но и в большей степени численностью видов-доминантов: в годы с максимальной численностью доминантов численность субдоминантов, как правило, снижалась. Этот факт заслуживает отдельного внимания, так как, насколько нам известно, подробных исследований по данному вопросу не проводилось.

## **ВЫВОДЫ**

Напомним, в ходе проведения данного исследования было необходимо решить следующие задачи:

- I. Проанализировать климатические изменения в период наблюдений.
- II. Исследовать многолетнюю (1976-2023 гг.) динамику численности мелких млекопитающих.
- III. Оценить связь климатических изменений и типов динамики численности сообщества мелких млекопитающих.

Для лучшей структуризации полученных результатов выводы оформлены в виде отдельных блоков (I-III), каждый из которых соответствует одной из поставленных задач.

## **I. Климатические изменения района исследований.**

1. Наблюдался статистически значимый положительный тренд среднегодовых приземных температур воздуха, а также их аномалий, с коэффициентом линейного тренда  $b$  за 1976-2023 гг. равным  $0.05$  °C/год. В среднем на территории исследований (по данным семи метеостанций) температура за 2013-2022 гг. больше, чем на опорном периоде (1961-1990 гг.) на  $\Delta=2.27$  °C. Наиболее ярко потепление выражено в весенние месяцы: в марте ( $\Delta=3.9$  °C), в апреле ( $\Delta=4.65$  °C) и в мае ( $\Delta=2.6$  °C).

2. Четких трендов изменения продолжительности сезонов не было выявлено.

3. Изменения сумм осадков на всем исследуемом промежутке времени характеризовались высокой изменчивостью без строго линейных трендов.

4. С конца семидесятых снижение среднегодовой глубины снежного покрова сменилось плавным нарастанием ( $b=0.17$ ,  $R^2=0.6$ ). Среднегодовая глубина снежного покрова за 2013-2022 гг. больше, чем на опорном периоде (1961-1990 гг.), на  $\Delta=4$  см и составляла 36.5 см. Схожие тренды отмечены также для января, февраля и марта ( $\Delta \approx 6, 13$  и  $15$  см соответственно). В сентябре проявлялась тенденция к более раннему выпадению снега в последние годы. Апрель, май и октябрь характеризовались высокой изменчивостью без ярко выраженных направленных трендов. В ноябре и декабре глубина снежного покрова сохранялась примерно на одном и том же уровне.

## **II. Многолетняя динамика численности мелких млекопитающих исследуемого сообщества.**

1. В конце XX века циклические колебания численности исследуемого сообщества и ряда видов мелких млекопитающих, входящих в его состав, сменились нециклическими.

2. Периодические колебания в XX веке в первую очередь совершали виды-доминанты и субдоминанты, для малочисленных видов были характерны низкоамплитудные колебания без четкой периодичности.

3. Периодические колебания были синхронными на обоих берегах Енисея у популяций большинства видов, а в случае нециклических колебаний иногда наблюдалась рассинхронизация.

4. Фазы депрессии в период циклических колебаний у разных видов, как правило, совпадали, даже если другие стадии цикла были различными.

5. В 2017-2020 годах года мы наблюдали полный «классический» цикл численности сообщества и ряда видов-доминантов, входящих в его состав, причем пик численности сопровождался нарушением стабильности развития, что также является чертой сходства с популяционными циклами.

### **III. Связь климатических изменений и типов динамики численности исследуемого сообщества.**

1. К нарушению циклической динамики привело ухудшение метеоусловий, в первую очередь увеличение количества дней, когда снег покрывал менее половины поверхности почвы. Такие дни были отмечены преимущественно весной и характеризовали продолжительность финальных стадий снеготаяния.

2. При нециклических колебаниях (в годы с максимальной смертностью) условия хуже, чем при циклических, что выражалось в большей продолжительности финальных стадий весеннего снеготаяния.

3. Тенденция к восстановлению популяционных циклов проявилась после резкого сокращения продолжительности финальной стадии весеннего снеготаяния, что было связано с потеплением, наиболее ярко выраженным в весенние месяцы.

4. Неблагоприятные условия не оказали значимого влияния на тип динамики численности видов-субдоминантов. Предполагается, что их численность в значительной степени обусловлена межвидовыми взаимодействиями с доминантами.

### **СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ**

#### **Публикации в рецензируемых изданиях из списка ВАК**

1. **Yakushov, V.D., Sheftel, V.I.** Are population cycles recovering? / V.D. Yakushov, V.I. Sheftel // Integrative Zoology. – 2024. – Vol. 19. – № 3. – P. 538-547.

2. Шефтель, Б.И., **Якушов, В.Д.** Влияние потепления климата на наземные виды средней енисейской тайги / Б.И. Шефтель, В.Д. Якушов // Сибирский экологический журнал. – 2022. – Т. 1. – С. 1-12. (Sheftel, V.I., Yakushov, V.D. Impacts

of Climate Warming on Terrestrial Species in the Middle Yenisei Taiga / B.I. Sheftel, V.D. Yakushov // Contemporary Problems of Ecology. – 2022. – Vol. 15. – № 1. – P. 1-10.)

3. **Якушов, В.Д.** Динамика численности мелких млекопитающих средней Енисейской тайги в 2016-2017 годах / В.Д. Якушов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2018. – №1(21). – С. 43-53.

4. **Якушов, В.Д.,** Шефтель, Б.И. Связан ли эффект Читти с типами популяционной динамики? / В.Д. Якушов, Б.И. Шефтель // Доклады российской академии наук. Науки о жизни. – 2020. – Т. 492. – №1. – С. 251-254. (Yakushov, V.D., Sheftel, B.I. Is there a relationship between the Chitty effect and the types of population dynamics? / V.D. Yakushov, B.I. Sheftel // Doklady Biological Sciences. – Pleiades Publishing. – 2020. – Vol. 492. – P. 89-92.).

5. Kameneva, P., et. al. Serotonin limits generation of chromaffin cells during adrenal organ development / P. Kameneva, V. Melnikova, M. Kastriti, A. Kurtova, E. Kruykov, A. Murtazina, L. Faure, A. Artemov, T. Kalinina, N. Kydryashov, M. Bader, J. Skoda, P. Chlapek, L. Curylova, L. Sourada, J. Neradil, M. Tesarova, M. Pasqualetti, P. Gaspar, **V. Yakushov**, B. Sheftel, T. Zikmund, J. Kaiser, K. Fried, N. Alenina, E. Voronezhskaya, I. Adameyko // Nature communications. – 2022. – №13(1). – P.1-21.

6. Захаров, В.М., и др. Стабильность развития, популяционная динамика и изменение климата (на примере исследования обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758) в Центральной Сибири) / В.М. Захаров, И.Е. Трофимов, **В.Д. Якушов**, Б.И. Шефтель // Известия РАН. Серия биологическая. – 2023. – Дополнительный выпуск 7. – С. S23–S28 (Zakharov, V.M. et al. Developmental stability, population dynamics, and climate change, with particular reference to the common shrew (*Sorex araneus* L. 1758) in Central Siberia / V.M. Zakharov, I.Y. Trofimov, V.D. Yakushov, B.I. Sheftel // Biology Bulletin. – 2023. – Vol. 50. – №. Suppl 1. – С. S19-S24).

#### **Публикации в других изданиях и сборниках материалов конференций**

1. **Якушов В.Д.** Всегда ли резкое падение численности сообщества приводит к снижению веса особей? // Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2018» / Отв. ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов. [Электронный ресурс]. – М.: МАКС Пресс. – 2018.

2. **Якушов В.Д.** Всегда ли снижение численности сообщества приводит к уменьшению веса особей? // Экология и эволюция: новые горизонты: материалы Международного симпозиума, посвященного 100-летию академика С. С. Шварца (1-5 апреля, 2019, г. Екатеринбург). – Екатеринбург: Гуманитарный университет. – 2019. — 698 с.
3. Шефтель Б.И., **Якушов В.Д.** Сравнение динамики численности сообщества землероек в XX и в XXI веках в средней Енисейской тайге // Экология и эволюция: новые горизонты: материалы Международного симпозиума, посвященного 100-летию академика С. С. Шварца (1-5 апреля, 2019, г. Екатеринбург). – Екатеринбург: Гуманитарный университет. – 2019. – 698 с.
4. **Якушов В.Д.** Структура сообщества землероек средней енисейской тайги в 2017-2018 гг. // Биоразнообразие и рациональное использование природных ресурсов. Материалы докладов VII Всероссийской научно-практической конференции, с международным участием. – Махачкала, ДГПУ. – 2019. – С. 136-139.
5. **Якушов В.Д.** Структура сообщества землероек-бурозубок в Средней Сибири при различных типах динамики // Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2020» / Отв. ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов. [Электронный ресурс] – М.: МАКС Пресс. – 2020.
6. **Якушов В.Д.,** Шефтель Б.И. Биологические последствия потепления климата в Центральной Сибири // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН). Материалы конференции с международным участием, 14-18 марта 2022 г., г. Москва, ИПЭЭ РАН. – М.: Тов-во научных изданий КМК. 2022. 430 с.
7. **Якушов В.Д.,** Шефтель Б.И. Биологические последствия изменения климата в Средней Енисейской тайге // Международная конференция «Изменения климата: причины, риски, последствия, проблемы адаптации и регулирования. Климат-2023». 9–13 октября 2023 года. Сборник тезисов докладов. – М.: Физмат-книга. – 2023. – 246 с.