

ЗООЛОГИЯ

УДК 574.3:599.322

doi: 10.17223/19988591/49/4

Б.К. Кельбешеков

Красноярский государственный аграрный университет, г. Красноярск, Россия

Пространственно-фенотипическая структура популяций белки обыкновенной (*Sciurus vulgaris*) на Алтае-Саянском участке ареала

Изучен окрас хвоста белки обыкновенной на 6 153 шкурках, заготовленных в Южной Сибири в 1979, 1980, 1995 гг. В пробах из 44 участков обнаружены особи с рыжими, бурыми, черными хвостами и с черными хвостами с бурыми сегментами на волосе. На формирование фенотипического состава популяции оказывает влияние состав лесной растительности. Меланисты (чернохвостки) предпочитают ель сибирскую и кедровую сосну сибирскую с темной корой, а хромисты (бурохвостки и рыжехвостки) – сосну обыкновенную с рыжей корой. Чернобурохвостки чаще встречаются в лесах из пихты сибирской, которая обладает темной корой, а хвоя ее приобретает рыжий окрас при повреждении. На фенотипическом составе популяции отражается способность зверьков выбирать древостои, обеспечивающие им мимикрию. Методом кластерного анализа выделено 11 кластеров со специфическим фенотипом. При наложении на карту контуры их приобрели форму клина с длиной до 700 км с юго-запада на северо-восток и с шириной 30–60 км. На всем протяжении кластера фенотипический состав популяции остается постоянным, несмотря на фрагментации его участками степей, не пригодными для грызуна, полноводной рекой Енисей, смену ландшафтных и лесорастительных условий. По фенотипическим признакам границы между популяциями белки не обнаружены. При объединении кластеров на более крупные общности вырисовываются контуры ареалов 4 подвидов обыкновенной белки: западносибирской, енисейской, алтайской, тувинской.

Ключевые слова: фенотипический состав; кластерный анализ; покровительственный окрас; кластеры; популяции; подвиды.

Введение

Белка обыкновенная (*Sciurus vulgaris* L.) – вид с обширным ареалом, охватывающий лесную зону Северной Палеарктики. Изучение внутривидовой структуры живых организмов является одной из важнейших задач биологии. Исследования позволяют глубже понять эволюцию живых организмов и особенности формирования биоразнообразия. Знания о популяционной структуре объекта охотничьего промысла необходимы для составления про-

гноза численности и экстраполяции результатов учетов численности и определения ресурсов вида [1, 2].

Для белки характерен полиморфизм по окрасу. Частота встречаемости разных морф в популяции использовалась как индикационный признак подвидов [3] и кражей меха [4]. Доказано, что по частоте встречаемости в пробах разных морф у некоторых видов можно выявлять пространственные популяционные группировки [5, 6]. По этой методике изучена внутривидовая структура соболя (*Martes zibellina* L.) [7–9] и интродуцированной американской норки (*Mustela vison* Schr.) в Восточной Европе [10].

У обыкновенной белки установлена изменчивость фенотипического состава в связи с динамикой численности и изменением условий существования вида [11–13]. В настоящее время ведутся исследования на основе генетических маркеров в целях сохранения вида в Великобритании и Франции [14, 15].

Возможности установления границ популяций по фенотипическим признакам у обыкновенной белки до сих пор не исследованы. По работам предыдущих исследователей можно заключить, что окрас хвоста зверька является надежным фенотипическим признаком для подобных исследований. Преимущество работ с данным маркером состоит в простоте сбора массового материала из разных участков тайги, так как зверьки добываются охотниками-промысловиками и шкурки их заготавливаются как пушная продукция.

Цель работы – изучение возможности применения встречаемости зверьков с разным окрасом хвоста в качестве маркера для выделения пространственных популяционных группировок вида в Южной Сибири.

Материалы и методики исследования

Район исследования охватывает юго-западную оконечность Западно-Сибирской низменности и значительную часть Алтае-Саянской горной страны (Кузнецкий Алатау, Алтай, Восточный и Западный Саяны). Сплошной ареал грызуна на данной территории пересекается с севера на юг цепью котловин (Назаровская, Чулымо-Енисейская, Сыдо-Ербинская и Минусинская), занятых не пригодными для белки степными сообществами [16].

На 44 участках, расположенных в разных экологических условиях отобраны 6 153 шкурки белки, отстрелянной охотниками в 1979, 1980, 1995 гг. Места сбора материалов на рисунке обозначены цифрами (рис. 1). По окрасу волоса выделены следующие морфы: чернохвостки, чернобурохвостки, бурохвостки и рыжехвостки. Окрас определялся визуально по общему фону с дорзальной стороны хвоста, позднее образцы сверялись по каталогу RAL Classic [17]. К *чернохвосткам* отнесены экземпляры с волосами черно-янтарного цвета (RAL 9005) и черно-серого цвета (RAL 7021). Участок волоса с таким цветом по длине доминирует над нижележащими сегментами в цвете серая белка (RAL 7000), мышино-серый (RAL 7005), на конце и в середине остевых волос отсутствуют полосы коричневого цвета. Экземпляры с

черным хвостом, но обладающие сегментами оранжево-коричневого цвета (RAL 8023) на кончике или в середине волоса, были отнесены в категорию *чернобурхвосток*. Если оранжево-коричневые участки на волосе по длине доминировали над черным сегментом, то подобные шкурки были отнесены в категорию *бурхвостки*. Шкурки с оранжево-коричневыми и оранжево-желтыми (RAL 2000) хвостами ввиду их малочисленности включены в одну группу *рыжехвосток*. Они отличаются отсутствием темных сегментов на волосе. С дорзальной стороны хвоста волосы имеют однотонный оранжево-коричневый или оранжево-желтый окрас. В пробах обнаружены 3 шкурки с серым окрасом, которые исключены из дальнейших исследований ввиду их малочисленности.

Для установления зависимости фенотипического состава популяции от лесорастительных условий изучен характер древесной растительности по материалам Лесного регламента лесничества административного района, где собран материал. Для выявления корреляционных связей между исследуемыми признаками расчеты выполнены в прикладной программе «Корреляционный анализ» в программном пакете StatSoft STATISTICA 13.3.

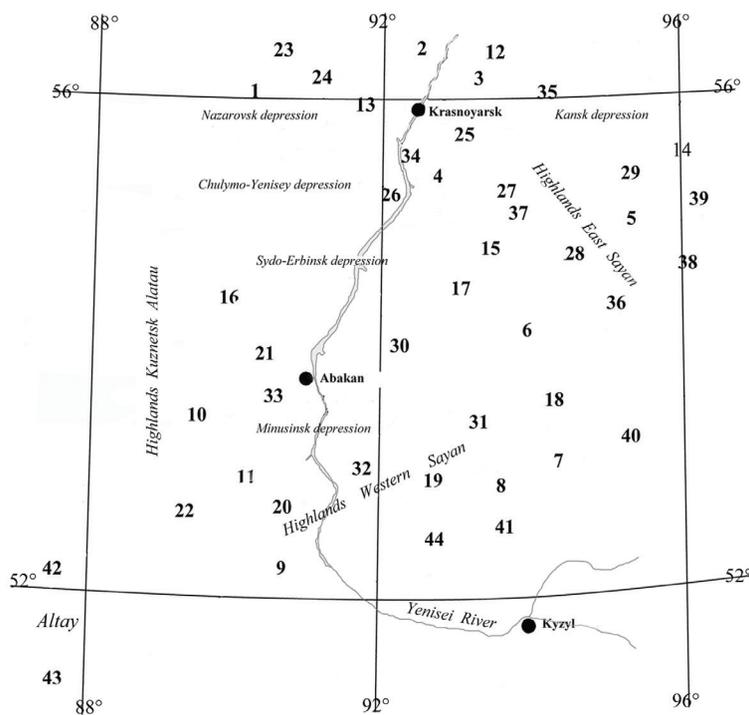


Рис. 1. Карта-схема мест сбора материалов
 [Fig. 1. Map of collection sites]

Результаты исследования

Фенотипические характеристики белок по каждому участку сведены в таблицу для кластеризации (табл. 1). Все выборки сравнивались между собой, определялось расстояние между ними в многомерном пространстве, затем группировались по индексу сходства. Цель данного анализа – нахождение групп объектов (кластеров), схожих по фенотипическому составу. По результатам этих расчетов получена дендрограмма, иллюстрирующая близость выборок между собой (рис. 2).

На рис. 2 по вертикали отложены объекты исследования (участки) по номерам, указанным на в рис. 1, по горизонтали – евклидово расстояние (d) между ними. По значению евклидовой дистанции определялся индекс сходства районов по фенотипическому составу. Если объекты слипаются при минимальных значениях, то они больше схожи между собой, и наоборот. Как видно из рисунка, одни объекты слипаются при минимальных значениях евклидовой дистанции ($2 < d < 4$), другие присоединяются к ним на более удаленной дистанции и образуют плеяды.

В один кластер обычно попадают участки из одного административного района, даже собранные в разные годы. Часто пробы, поступившие из одного места в один год, но разными партиями, также оказываются в одной совокупности. В одном кластере могут оказаться участки из соседних районов со сходными ландшафтными и лесорастительными условиями. Когда административный район занимает площадь с разными геоморфологическими условиями, то разные выборки могут существенно отличаться между собой. Поэтому определялись координаты мест сбора материала.

Обработка собранного материала указывает на постоянство частоты встречаемости белок с разноокрашенными хвостами в популяции, находящейся в определенной географической точке, и репрезентативность их для оценки пространственного размещения популяционных группировок. За критерий принадлежности объектов одному кластеру принята нулевая гипотеза об отсутствии различий в распределении разных морф белки в выборках. Вся совокупность собранного материала по этим требованиям нами разбита на 11 кластеров (см. табл. 1).

Кластер А. Шкурки белок из Козульского района за 1979 (№ 1) и 1995 гг. (№ 23) мало отличаются между собой ($d < 3$). На более удаленных дистанциях пробы не объединяются с другими кластерами. Для партии шкурок белки, отобранных на этом участке, характерна низкая доля чернохвосток (3–4%) и высокая – бурохвосток (57–73%). Подобное соотношение по окрасу хвоста считается характерным признаком для шкурок белки Западно-Сибирского кряжа [4] и белки обыкновенной западносибирского подвида [3]. В этот же кластер можно отнести пробу из Емельяновского района за 1995 г. (№ 24), отнесенную компьютером в совершенно другое место, из-за чего мы её в дальнейшем из обработки исключили.

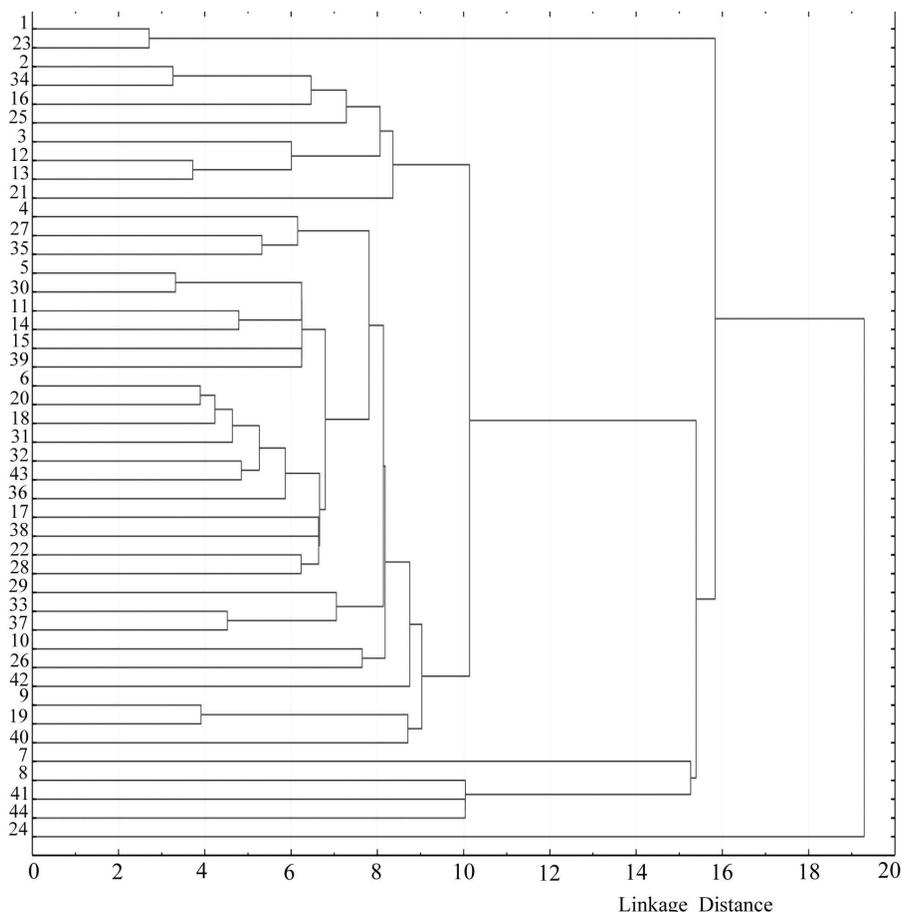


Рис. 2. Дендрограмма уровня сходства объектов (мест сбора материалов) по окрасу хвоста добытых белок
 [Fig. 2. Dendrogram of the level of similarity of objects (collection sites) for the color of the tail of squirrels]

Кластер В. Шкурки белок, добытых на полосе вдоль левобережья р. Енисей от Большемуртинского района Красноярского края до Аскизского Республики Хакасия, на дендрограмме слипаются при $d < 9$. В данный кластер попали 8 проб из популяции подтаежных сосново-березово-осиновых лесов. Он рассекается Назаровской котловиной на две части. Одна часть находится в Красноярском крае (Большемуртинский (№ 2), Березовский (№ 34), Емельяновский (№ 13) и Рыбинский (№ 3) районы), а другая – в Республике Хакасия (Ширинский (№ 16) и Аскизский (№ 21) районы). Чернохвосток больше, чем в кластере А (7–17%), а бурохвосток меньше (35–49%). Доля рыжехвосток – самая высокая в регионе (13–27%) (рис. 3).

Кластер С. Выделяется по пробам из окрестностей г. Зеленогорска (№ 35) и Манского района за 1979 (№ 4), 1995 (№ 27) гг. при $d < 7$. Домини-

руют чернобурхвостки (33–45%), доля чернохвосток (28–33%) выше, чем в кластере В, а бурхвосток – меньше (16–28%). Территория занята подтаежными сосново-березово-осиновыми лесами предгорий Восточного Саяна.

Таблица 1 [Table 1]

Фенотипическая характеристика популяций белки по выделенным кластерам
[Phenotypic characterization of squirrel populations by selected clusters]

Кластеры [Clusters]	№ участка [Plot numbers]	Характеристики района исследования [Characteristics of the study area]		Исследовано шкурок [Skins examined]				
		Административный район, год сбора материала [Administrative region, year of material collection]	Геогр. коорд. [Geographic coordinates]	Всего, шт. [Total, pcs]	Из них по окрасу хвоста [Tail color], %			
					чернохвостки [black tails]	чернобурхвостки [black-brown tails]	бурхвостки [brown tails]	рыжехвостки [red tails]
А	1	Козульский [Kozul'skiy], 1979	N56°28'; E92°18'	143	3,50	24,48	57,34	14,69
	23	Козульский [Kozul'skiy], 1995	N56°36'; E92°31'	138	3,62	23,91	59,42	13,04
	24	Емельяновский [Emel'yanovskiy], 1995	N56°18'; E92°14'	51	3,92	9,80	72,55	13,73
В	2	Б. Муртинский [B. Murtinskiy], 1979	N56°50'; E92°30'	155	16,77	24,52	41,94	16,77
	34	Березовский [Berezovskiy], 1995	N55°43'; E93°10'	193	16,06	26,94	39,90	17,10
	16	Ширинский [Shirinskiy], 1980	N54°24'; E89°10'	149	11,41	26,85	44,30	18,18
	25	Березовский [Berezovskiy], 1995	N56°01'; E93°40'	218	15,60	19,72	47,25	17,43
	3	Рыбинский [Rybinskiy], 1979	N56°40'; E94°18'	128	7,03	21,88	43,75	27,34
	12	Б. Муртинский [B. Murtinskiy], 1980	N56°56'; E93°28'	67	10,45	19,40	46,27	23,88
	13	Емельяновский [Emel'yanovskiy], 1980	N56°23'; E92°09'	147	10,88	17,01	48,98	23,13
	21	Аскизский [Askizskiy], 1980	N54°02'; E89°51'	146	15,07	33,56	34,93	16,44
С	4	Манский [Manskiy], 1979	N55°41'; E93°08'	135	26,67	37,78	22,96	12,59
	27	Манский [Manskiy], 1995	N55°37'; E93°09'	148	29,73	45,27	17,57	7,43
	35	Зеленогорск [Zelenogorsk], 1995	N56°08'; E94°22'	123	27,64	42,28	21,14	8,94
D	5	Ирбейский [Irbeyskiy], 1979	N55°17'; E96°24'	143	43,36	27,97	16,78	11,89
	30	Курагинский [Kuraginskiy], 1995	N54°41'; E92°42'	375	44,27	29,87	16,53	9,33

Продолжение табл. 1 [Table 1 (cont.)]

Клас- те- ры [Clus- ters]	№ участ- ка [Plot num- bers]	Характеристики рай- она исследования [Characteristics of the study area]		Исследовано шкурок [Skins examined]				
		Административ- ный район, год сбора материала [Administrative region, year of material collection]	Геогр. коорд. [Geographic coordinates]	Всего, шт. [Total, pcs]	Из них по окрасу хвоста [Tail color], %			
					черно- хвост- ки [black tails]	черно- буро- хвостки [black- brown tails]	буро- хвостки [brown tails]	рыже- хвост- ки [red tails]
	11	Таштыпский [Tashtypskiy], 1979	N52°40'; E90°05'	140	45,71	25,71	20,71	7,86
	14	Н. Ингашский [N. Ingashskiy], 1980	N55°52'; E96°36'	81	43,21	23,46	23,46	9,88
	15	Партизанский [Partizanskiy], 1980	N55°15'; E94°01'	109	40,37	22,94	21,10	15,60
	39	Нижнеудинск [Nizhneudensk], 1995	N55°39'; E97°22'	68	44,12	23,53	16,18	16,18
E	6	Курагинский [Kuraginskiy], 1979	N54°01' E93°52'	161	49,07	31,06	14,91	4,97
	20	Шушенский [Shushenskiy], 1980	N52°51'; E91°42'	99	48,48	34,34	13,13	4,04
	18	Каратузский [Karatuzskiy], 1980	N53°31'; E94°14'	147	45,58	35,37	12,24	6,80
	31	Каратузский [Karatuzskiy], 1995	N53°23'; E93°33'	179	42,46	36,87	15,08	5,59
	32	Ермаковский [Ermakovskiy], 1995	N52°56'; E92°10'	102	39,22	38,24	18,63	3,92
	43	Улаганский [Ulaganskiy], 1995	N51°08'; E88°01'	133	37,59	42,11	18,80	1,50
	36	Саянский [Sayanskiy], 1995	N54°50'; E95°15'	188	50,53	32,98	9,04	7,45
	17	Курагинский [Kuraginskiy], 1980	N54°19'; E93°02'	143	32,87	50,35	11,19	5,59
	38	Нижнеудинский [Nizhneudinskiy], 1995	N54°46'; E97°32'	102	35,29	45,10	10,78	8,82
	22	Таштыпский [Tashtypskiy], 1980	N52°15'; E90°05'	151	32,45	39,74	15,89	11,92
F	28	Саянский [Sayanskiy], 1995	N54°58'; E94°51'	136	37,50	39,71	13,97	8,82
	29	Ирбейский [Irbeyskiy], 1995	N55°44'; E95°50'	113	34,51	32,74	22,12	10,62
	33	Аскизский [Askizskiy], 1995	N52°41'; E89°35'	230	31,30	33,91	28,70	6,09
G	37	Манский [Manskiy], 1979	N55°37'; E93°37'	40	30,00	32,50	27,50	10,00
	10	Аскизский [Askizskiy], 1979	N53°57'; E90°27'	149	19,46	38,26	33,56	8,72
	26	Балахтинский [Balakhtinskiy], 1995	N55°27'; E91°48'	68	23,53	41,18	27,94	7,35
H	42	Турочакский [Turochakskiy], 1995	N52°01'; E87°27'	155	20,00	48,39	27,74	3,87

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Кластеры [Clusters]	№ участка [Plot numbers]	Характеристики района исследования [Characteristics of the study area]		Исследовано шкурок [Skins examined]				
		Административный район, год сбора материала [Administrative region, year of material collection]	Геогр. коорд. [Geographic coordinates]	Всего, шт. [Total, pcs]	Из них по окрасу хвоста [Tail color], %			
					чернохвостки [black tails]	чернобурохвостки [black-brown tails]	бурохвостки [brown tails]	рыжехвостки [red tails]
I	9	Шушенский [Shushenskiy], 1979	N52°15'; E91°13'	138	59,42	29,71	6,52	4,35
	19	Ермаковский [Ermakovskiy], 1980	N52°33'; E92°17'	151	57,62	27,81	9,27	5,30
	40	Сыстык-Хемский [Systyk-Khemskiy], 1995	N52°36'; E94°51'	202	59,90	36,63	2,48	0,99
J	7	Каратузский [Karatuzskiy], 1979	N53°04'; E93°41'	49	71,43	20,41	4,08	4,08
	8	Ермаковский [Ermakovskiy], 1979	N52°43'; E92°55'	145	78,62	7,59	6,21	7,59
	41	Пий-Хемский [Piy-Khemskiy], 1995	N51°45'; E92°52'	203	84,24	11,82	2,46	1,48
K	44	Ермаковский (Усинский) [Ermakovskiy (Usinskiy)], 1995	N52°13'; E93°00'	112	87,50	3,57	7,14	1,79

Кластер D. Выделяется по пробам, собранным в предгорьях северного мегасклона Восточного Саяна в пределах Иркутской области (Нижнеудинский район (№ 39)), Красноярского края (Нижнеингашский (№ 14), Ирбейский (№ 5), Партизанский (№ 15) районы), южного склона Восточного Саяна (часть Курагинского района (№ 30) Красноярского края), северного макросклона Западного Саяна (Таштыпский район (№ 11)). Они объединяются при $d < 7$. Кластер занимает зону контакта подтаежных светлохвойных и темнохвойных лесов. Протяженность их в длину 780 км, а ширина колеблется от 20 до 100 км. Отличительная особенность популяции белок этого кластера: высокая доля чернохвосток (40–46%), низкая – чернобурохвосток (23–30%) и бурохвосток (16–24%); несколько повышенный удельный вес рыжехвосток (8–16%) по сравнению с соседями.

Кластер E. Охватывает среднегорные районы Восточного, Западного Саяна и Алтая. На Восточном Саяне в него входят пробы из Нижнеудинского (№ 38), Саянского (№ 36), Курагинского (№ 6, № 17) районов, на Западном Саяне – из Каратузского (№ 18, № 31), Ермаковского (№ 32), Шушенского (№ 20), Таштыпского (№ 22) районов, на Алтае – из Улаганского района (№ 43). Они объединяются при $d < 7$. По площади это самый обширный кластер. Длина его – более тысячи километров, а ширина в самой широ-

кой части – более 400 км. Стациями белки являются горные темнохвойные леса с преобладанием кедра. Для этой группировки характерна высокая доля чернохвосток (33–49%) и чернобурохвосток (31–50%), низкая – бурохвосток (11–22%) и рыжехвосток (2–11%).

Кластер F. Выделяется по пробам, собранным в предгорье Восточного Саяна (Ирбейский (№ 29), Манский (№ 37) районы) и Кузнецком Алатау (Аскизский (№ 33) район). Отличительная особенность населения белок этой территории – треть населения состоит из чернохвосток (30–34%) и чернобурохвосток (32–33%), сравнительно высокая доля бурохвосток (22–28%) и мало рыжехвосток (6–11%).

Кластер G. Выделяется по пробам, собранным в Балахтинском районе (№ 26) Красноярского края и Аскизском (№ 10) Республики Хакасия. Они объединяются при $d < 8$. Более трети населения зверьков состоит из чернобурохвосток (38–41%), чуть меньше – бурохвосток (28–34%), мало чернохвосток (19–24%) и рыжехвосток (7–9%).

Кластер H. Выделяется по пробе, собранной в Улаганском районе (№ 42) Республики Алтай. Отличительная особенность популяции белок этого кластера – почти треть населения состоит из чернобурохвосток (28,4%) и бурохвосток (27,7%), чернохвосток (20%) меньше, а рыжехвосток (3,9%) очень мало.

Кластер I. Выделен по пробам из Шушенского (№ 9) и Ермаковского (№ 19) районов Красноярского края и Сыстык-Хемского (№ 40) района Республики Тыва. Они объединяются при $d < 9$. Территории приурочены к осевому хребту Западного Саяна. По фенотипическому составу почти половина населения состоит из чернохвосток (58–60%), треть – чернобурохвосток (28–37%), бурохвосток (2–9%) и рыжехвосток (1–5%) очень мало.

Кластер J. Выделен по пробе из Каратузского (№ 7) и Ермаковского (№ 8) районов Красноярского края и Пий-Хемского (№ 41) района Республики Тыва. Треть населения грызунов приходится на долю чернохвосток (71,4%), чернобурохвосток значительно меньше (20,4%), и очень низка доля бурохвосток (4,1%) и рыжехвосток (4,1%).

Кластер K. Выделяется по пробам, собранным в Западном Саяне в Усинской котловине Ермаковского района (№ 44) Красноярского края. В данной группировке доминируют особи с черно-антрацитового цвета хвостами (87,5%). Удельный вес чернобурохвосток (4–12%), рыжехвосток (2–8%) и бурохвосток (2–7%) низкий.

На более удалённой дистанции кластеры слипаются и образуют новую когорту. Объединяясь, они образуют пучок. Например, кластер А при $d < 10$ оставался без изменения. И вполне очевидно, что пробы, объединенные в данный кластер, принадлежат западносибирскому подвиду белки с характерным фенотипическим составом.

В состав кластера В вошла группа районов, находящихся между границами распространения западносибирской и алтайской белки. С.И. Огнев [3] на территории Красноярского края выделил енисейскую белку.

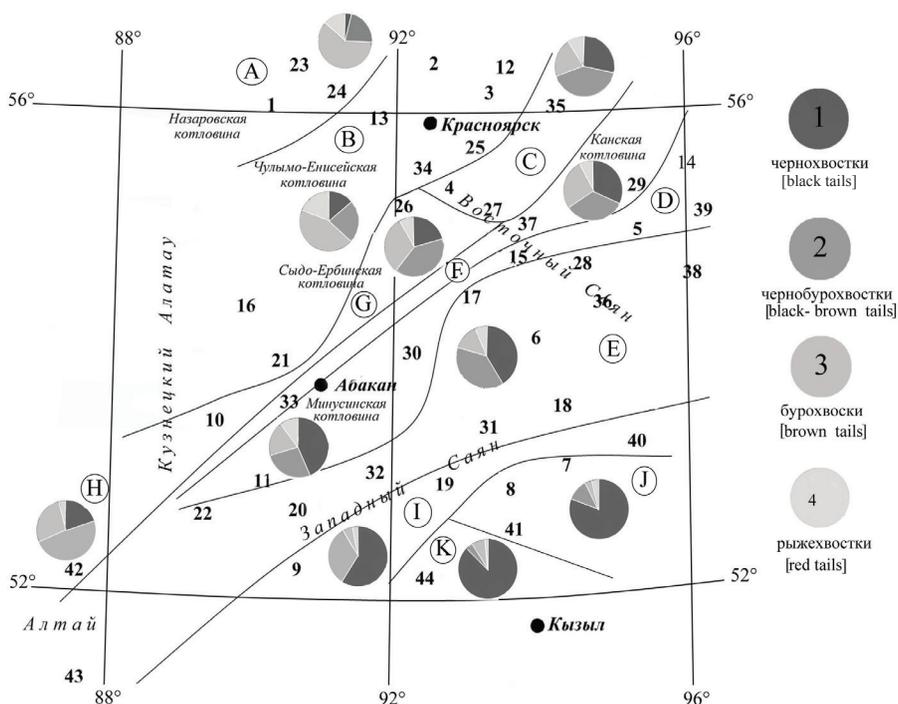


Рис. 3. Размещение кластеров, выделенных по частоте встречаемости морф на исследованной территории
 [Fig. 3. Placement of clusters identified by the occurrence frequency of morphs in the study area]

Для нее он указал следующий фенотипический состав: темнохвостки – 36%, бурохвостки – 46%, краснохвостки – 18% и предположил, что южная граница этого подвида заканчивается на широте Красноярска. Мы сравнили опубликованные материалы с нашими данными при помощи критерия χ^2 и получили следующие результаты. По фенотипическому составу выборки из Большемуртинского района за 1979 и 1980 гг., из Березовского и Ширинского районов за 1980 г., оказалось, принадлежат енисейской белке. В трех случаях нулевая гипотеза отвергалась. Поэтому кластер В мы отнесли к ареалу енисейского подвида белки, и он вклинивается на юг до Хакасии. В пробах из енисейской белки удельный вес чернохвосток составил от 7,0 до 16,8%, чернобурохвосток – от 17,0 до 33,6%, бурохвосток – от 34,9 до 49,0%, рыжехвосток – от 16,8 до 27,3%.

При $d \leq 9$ объединяются популяции белки предгорий Восточного Саяна и Кузнецкого Алатау (кластер D), черновой тайги Западного и Восточного Саяна и Алтая (кластер E), подтаежных сосново-березово-осиновых лесов предгорий Восточного Саяна (кластер C) и единственная проба из Турочакского района Северо-Западного Алтая (H). Эту группировку можно отнести к алтайскому подвиду. В опубликованных работах для алтайской белки

указывается следующий фенотипический состав: темнохвостки – 50%; бурохвостки – 40%; краснохвостки – 10% [3, 4]. К ранее описанному алтайскому подвиду можно отнести только пробы из Аскизского района за 1979 и 1980 гг. ($\chi^2=3,2$). В целом у алтайской белки удельный вес чернохвосток составляет от 19,46 до 50,53%, чернобурохвосток – 22,9–50,35%, бурохвосток – 9,04–33,56%, рыжихвосток – 1,5–16,18%.

Кластеры I, J и K занимают верхний пояс и южный макросклон Западного и Восточного Саян, покрытые каменистыми кедровниками. Фенотипический состав популяций белки сильно отличается от алтайского подвида. Удельный вес чернохвосток очень высок. Состав популяций белки данного участка статистически значимо отличается от описанных ранее алтайского ($\chi^2=134,62$), енисейского ($\chi^2=134,62$), якутского ($\chi^2=269,25$) и забайкальского ($\chi^2=75,85$) подвидов белки [3]. Только с тонгодинской популяцией белки из Иркутской области [11, 18] они оказались весьма близкими ($\chi^2=3,3$). По всей вероятности, мы имеем дело с не описанным ранее подвидом. Возможно, у С.И. Огнева [3] отсутствовали материалы, характеризующие популяцию белки Республики Тыва, так как она еще не входила в состав СССР. На необычность меха белки Тывы обратили внимание товароведы [19]. Зимние шкурки отличались пышным волосяным покровом темно-голубого цвета. По хребту отмечен ремень более темного цвета с буроватым оттенком с размытым рисунком. Общая окраска хвоста черная, причем остевые волосы на хвосте окрашены зонарно: прикорневая часть стержня волоса светло-серая, а вершинная – черная. Примерно посередине длины стержня расположены два светлых кольца, разделенных темной перемычкой. Мех головы окрашен в тон ремня. Волосяной покров у тувинской белки на 25–20% гуще, чем у алтайской и енисейской белки. В связи с отмеченными различиями в морфологии волосяного покрова тувинская белка выделена в отдельный кряж [20]. Для более подробного изучения тувинского подвида требуются специальные исследования.

Обсуждение результатов исследования

Исследованные шкурки, заготовленные на разных участках Алтае-Саянской горной страны, указывают на географическую изменчивость окраса хвоста. Если белки добыты на участках, расположенных поблизости, то и выборки оказываются сходными по фенотипическим признакам, что доказывается статистическими расчетами. С удалением мест сбора материалов между собой увеличивается дистанция между выборками. Для анализа пространственных закономерностей воспользуемся методикой градиентного анализа, широко применяемой в геоботанических исследованиях [21].

На топографическую основу района исследования нанесены точки сбора материала. Затем очерчивались изолинией контуры участков с определенной встречаемостью изучаемого признака. Полученный рисунок позволяет

анализировать встречаемость чернохвосток, чернобурохвосток, бурохвосток и рыжихвосток на изученной территории.

Чернохвостки наибольший удельный вес (выше 70%) занимают в популяциях верхних поясов гор Западного и Восточного Саян (рис. 4). С уменьшением абсолютной высоты местности с продвижением на северо-запад встречаемость их в популяции сокращается. Напротив, бурохвосток и рыжихвосток много (выше 70%) в популяции на северо-западе района исследования – в равнинной тайге Западно-Сибирской низменности. С продвижением на юго-восток, с приближением к горам Саян и увеличением абсолютной высоты местности встречаемость бурохвосток снижается, достигая минимума (менее 10%) в пределах распространения тувинской белки.

На основании этих материалов можно заключить, что чернохвостки – горные зверьки, а особи с бурыми и рыжими хвостами – равнинные. По всей вероятности, такая дифференциация особей по окраску хвоста – продукт естественного отбора. Особи с черными хвостами менее заметны на фоне темной коры кедра сибирского. Подобная зависимость зарегистрировано у белок с елью. Зверьков с темными хвостами на Европейском Севере России называют «еловками» [3, 22]. Приуроченность животных с темным окрасом к еловым лесам отмечена в Итальянских Альпах [23]. Чем больше в лесу древесных пород с темной корой, чем выше доля зверьков с черными хвостами. Белки с рыжими и бурыми хвостами менее заметны на фоне светло-коричневой коры сосны обыкновенной. Равнинные белки (особи с хвостами коричневой окраски разной интенсивности) наиболее высокий удельный вес занимают в популяциях, обитающих в районах господства сосновых лесов. В европейской части страны подобных экземпляров называют «сосновками» [3, 22]. По исследованиям И.П. Карпухина [22], между этими двумя морфами обнаружены анатомические различия, влияющие на их приспособленность к окружающей среде.

Еловые леса в Западном Саяне занимают площадь менее 1%, в Восточном Саяне – около 6%, а в Западно-Сибирской низменности – 15–16%. Сходное распределение отмечается у мелколиственных лесов. Они составляют почти половину лесов Западно-Сибирской низменности, а в горах Саян на долю их приходится менее 10%. Противоположная картина отмечается у сибирской лиственницы. Ее почти нет в Западно-Сибирской низменности, в Саянах лиственничники занимают 1–4% лесов, только на границе с Республикой Тыва ее доля достигает от 30 до 70%. Пихтовые леса развитие получили на западном мегасклоне горной страны, где выпадает много осадков. Господствующей породой среднегорья является кедровая сосна сибирская [24].

Корреляционный анализ между составом леса и встречаемостью морфотипов белки показал наличие связей (табл. 2). Статистические расчеты подтверждают, что чернохвостки в Южной Сибири приурочены к кедровникам ($r=0,33$), избегают сосняков ($r=-0,47$), ельников ($r=-0,49$) и мелколиственных лесов ($r=-0,48$).

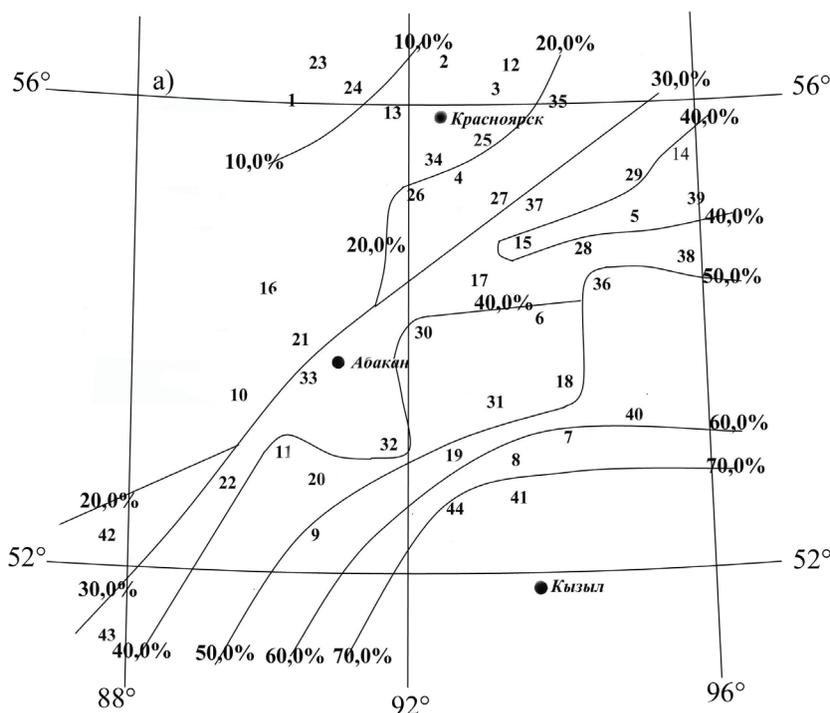


Рис. 4. Топоклины по встречаемости чернохвосток в выборках из популяций белки в районе исследования. Пояснения в тексте
 [Fig. 4. Topoclines in the occurrence of the black tails in samples from squirrel populations. Explanations are in the text]

Рыжехвостки предпочитают сосняки ($r=0,33$), ельники ($r=0,59$) и мелколиственные леса ($r=0,48$), избегают кедровников ($r=-0,41$) и лиственничников ($r=-0,42$). По характеру отношения к разным породам деревьев бурохвостки существенно не отличаются от рыжехвосток. Они предпочитают сосняки ($r=0,48$), ельники ($r=0,57$) и мелколиственные леса ($r=0,47$), избегают кедровников ($r=-0,42$) и лиственничников ($r=-0,37$) и пихтовых лесов ($r=-0,75$). Некоторая привязанность к пихтовым лесам отмечается у чернобурохвосток ($r=0,30$).

Из всего сказанного можно уверенно констатировать, что чернохвостки предпочитают кедровники, а бурохвостки и рыжехвостки – сосняки. Особей с черным хвостом можно назвать меланистами, а бурохвосток и рыжехвосток – хромистами. Чернобурохвостки представляют собой гибридную форму. К пихтовым лесам проявляют привязанность чернобурохвостки и бурохвостки (см. табл. 2). Пихта обладает корой темно-серого цвета, а поврежденная хвоя приобретает ярко рыжий окрас. Подобное сочетание цветов может обеспечить покровительственную окраску вышеуказанным морфам.

Таблица 2 [Table 2]

Корреляционная зависимость между встречаемостью разных фенотипов в популяции и породным составом древостоя изученной территории
[Correlation between the occurrence of different phenotypes in a population and the species composition of the stand of the studied territory]

Древесные породы [Wood species]	Фенотипы [Phenotypes]			
	черно-хвостки [black tail]	чернобурохвостки [black-brown tail]	бурохвостки [brown tail]	рыжехвостки [red tail]
Темнохвойные всего [Dark coniferous total]	-0,48	-0,08	0,47	0,48
в т.ч. сосна сибирская [Siberian pine]	0,33	-0,27	-0,42	-0,31
Пихта [Fir]	-0,22	0,30	0,75	0,22
Ель [Spruce]	-0,49	-0,27	0,57	0,59
Светлохвойные всего [Light coniferous total]	-0,48	-0,18	0,47	0,49
в т.ч. сосна [Pine]	-0,47	-0,16	0,48	0,58
Мелколиственные [Small-leaved]	-0,48	-0,08	0,47	0,48

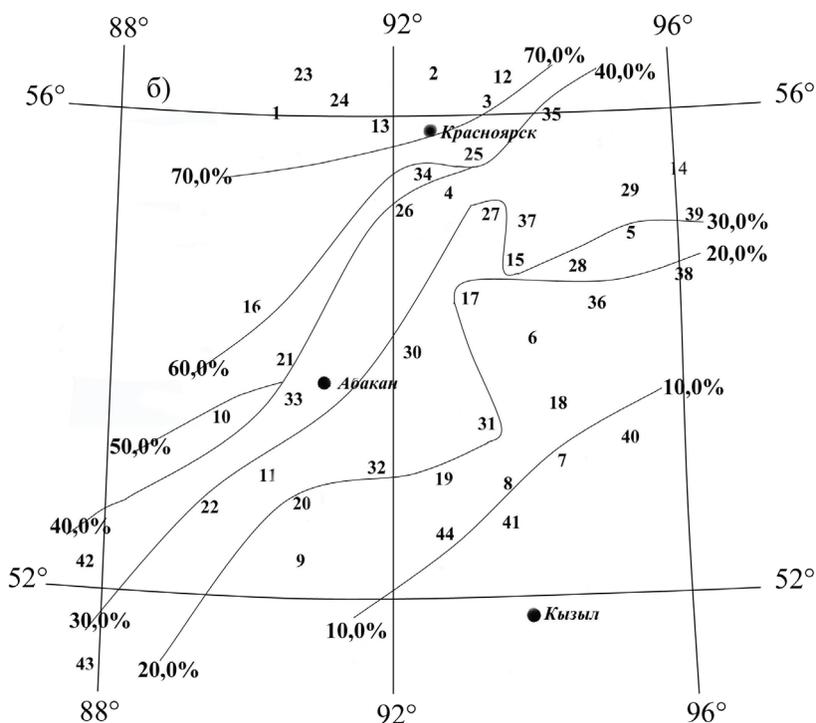


Рис. 5. Топоклины по встречаемости бурохвосток и рыжехвосток в выборках из популяций белки в районе исследования. Пояснения в тексте
[Fig. 5. Topoclinal lines in the occurrence of the brown tails and red tails in samples from squirrel populations in the study area. Explanations are in the text]

Самый высокий удельный вес чернобурхвосток в пробах отмечен на окраине ареала алтайской белки (рис. 6). Их более 40% в пробах из Нижнеудинского района Иркутской области (№ 38) и Алтай (№ 42, 43) и приграничных участков с енисейской белкой (№ 17, 26, 27, 35). В Алтае-Саянской горной стране в поясе черневой тайги они встречаются с вероятностью 20–30%. Чернобурхвосток мало (менее 10%) в Туве с резко континентальным климатом, неблагоприятным для развития пихтовых лесов.

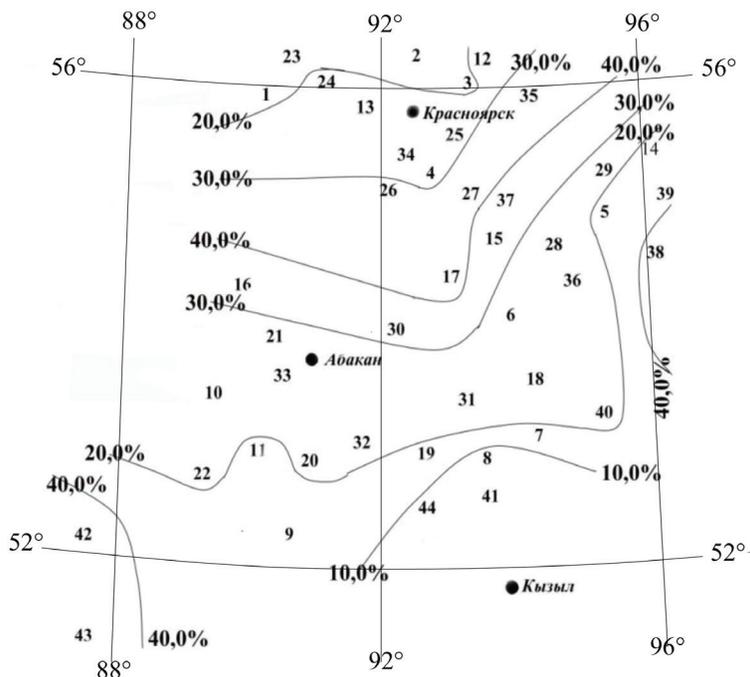


Рис. 6. Топоклины по встречаемости чернобурхвосток в выборках из популяций белки в районе исследования. Пояснения в тексте
 [Fig. 6. Topoclinal by the occurrence of the black-brown tails in samples from squirrel populations in the study area. Explanations are in the text]

Конфигурации кластеров местами копируют ландшафтные особенности территории. Кластер Б приурочен к денудационной равнине, где господствуют сосново-березовые леса. В силу господства сосновых лесов в популяции белки доминируют бурхвостки (43,3%) и рыжехвостки (19,3%). В кластерах С, G, F с низкогорными светлохвойными и темнохвойными лесами довольно много чернобурхвостки (34–48%). В кластере D, где стыкуются светлохвойные и темнохвойные леса, в популяции доминируют чернохвостки (40–46%). В пределах горных темнохвойных лесов с доминированием кедра (кластер Е) преобладают чернохвостки (41,8%) и чернобурхвостки

(37,8%). Самая высокая доля чернохвосток (79–84%) в кластере I, приуроченном к каменистым кедровникам гольцового пояса. На юго-восточной части Западного Саяна доля чернохвосток снижается до 60% (кластер J). Если судить по окрасу хвоста, у популяции белки формируется адаптивный полиморфизм к конкретным природным условиям. Но если бы пространственное размещение популяций определялось только адаптивными способностями популяции, то конфигурации кластеров копировали бы формы границ ландшафтов, лесорастительных условий. Полученные материалы свидетельствуют, что природные условия не полностью определяют формирование фенотипического состава популяции белки. По всей вероятности, между популяциями идет постоянный обмен особями. В результате фенотипический состав между соседними группировками выравнивается. Континуум может быть прерванным, когда в природе существуют естественные преграды для вида или участки сильно отличаются между собой по экологическим условиям. В таких случаях между кластерами должен отмечаться резкий переход. На собранном материале проверялось, какие объекты могут представлять преграду для белки и что может быть границей между популяциями (табл. 3).

Таблица 3 [Table 3]

**Евклидово расстояние между выборками, изолированными
между собой ландшафтными преградами
[Euclidean distance between samples isolated by landscape barriers]**

Сравниваемые объекты по районам сбора [Compared sites by collection area]		Изолирующие объекты [Isolating objects]	Евклидова дистанция [Euclidean distance]
Емельяновский [Emel'yanovskiy] (№ 13)	Березовский [Berezovskiy] (№ 34)	Река Енисей [Yenisei River]	15,6
Шушенский [Shushenskiy] (№ 20)	Ермаковский [Ermakovskiy] (№ 32)	Река Енисей [Yenisei River]	11,4
Ермаковский [Ermakovskiy] (№ 8)	Ермаковский-Усинский [Ermakovskiy-Usinskiy] (№ 44)	Основной хребет Западного Саяна [The main ridge of the Western Sayan]	43,6
Каратузский [Karatuzskiy] (№ 18)	Сыстык-Хемский [Systyk-Khemskiy] (№ 40)	Основной хребет Западного Саяна [The main ridge of the Western Sayan]	18,3
Балахтинский [Balakhtinskiy] (№ 26)	Аскизский [Askizskiy] (№ 10)	Сыдо-Ербинская степь [Syda-Yerba steppe]	10,7
Березовский [Berezovskiy] (№ 34)	Ширинский [Shirinskiy] (№ 16)	Чулымо-Енисейская степь [Chulym-Yenisei steppe]	8,8
Курагинский [Kuraginskiy] (№ 30)	Таштыпский [Tashtypskiy] (№ 11)	Минусинская лесостепь [Minusinsk forest-steppe]	6,2

Евклидово расстояние (d) между пробами из Емельяновского (№ 13) и Березовского (№ 34) районов, рассеченных р. Енисей, составляет 15,6. Между Шушенским (№ 20) и Ермаковским (№ 20) районами, расположенными на разных берегах Енисея, эта величина составляет 11,4 (см. табл. 3). Резких различий по фенотипу белок между популяциями левобережья и правобережья Енисея не отмечается как в равнинной части около города Красноярска, так и даже в Западном Саяне. Основной Саянский хребет делит Ермаковский район на северную и южную части. Евклидово расстояние между популяциями на этой территории составляет 43,6. Сыстык-Хемский район от Каратузского тоже отделен основным Саянским хребтом, но между ними перевал покрыт кедровниками, поэтому евклидово расстояние между этими участками составляет всего 18,3. Наличие лесного коридора сглаживает фенотипический состав между популяциями белки.

Другую картину мы наблюдаем на Ачинско-Минусинском прогибе, занятом степями. Они тянутся с севера на юг на 560 км, а ширина их участками колеблется от 15 до 20 км [25]. Степи являются непреодолимым препятствием для белки. Евклидово расстояние между Березовским и Ширинским районами составляет всего 8,8, хотя они разделены Чулымо-Енисейской степью. Между Балахтинским и Аскизским районами этот показатель составляет 10,7, хотя они рассекаются Сыдо-Ербинской степью. Кластеры В, G, F, D рассекаются степями на две половины, но воздействия данного изолята на фенотипическую структуру популяции мы не наблюдаем. Эти степи не оказывают влияния на формирование фенотипического состава популяции белки.

Фенотипическая структура популяции белки частично определяется экологическими условиями. Зверьки выбирают леса, где окрас коры древостоя совпадает с окрасом меха зверька, что обеспечивает им хорошие защитные условия. Покровительственный окрас белки определяет выживаемость разных морф, а породный состав лесов территории – направление отбора в популяции белки. В силу этих условий нам не удалось установить границы между популяциями белки по фенотипическим признакам. Выделенные кластеры никак не подходят под определение популяций. Зато хорошо определяются границы подвидов (табл. 4).

В районе наших исследований обитает 4 подвида обыкновенной белки. На северо-западе (кластер А) обитает белка западносибирского подвида (*Sciurus vulgaris martensi* Matschie, 1901) с характерным фенотипическим составом. Он характеризуется малочисленностью чернохвосток, доминированием бурохвосток и низкой долей рыжихвосток в пробах. В центральной части Красноярского края, по левобережью Енисея, обитает белка енисейского подвида (*Sciurus vulgaris jenissejensis* Ogn, 1935). Хотя он граничит с западносибирской белкой, доля чернохвосток несколько выше, и в популяции преобладают рыжихвостки. В горной части района исследования обитает белка алтайского подвида (*Sciurus vulgaris altaicus* Serebren), в популяции которого преобладают чернохвостки. Южнее основного Саянского хребта

обитает белка тувинского подвида (*Sciurus vulgaris tuvnicus*, описанная в настоящей работе) в котором доминируют чернохвостки. Фенотипический состав подвидов довольно постоянен, только на окраинах, в связи с изменением характеристик среды обитания, наблюдаются некоторые отклонения.

Описанные кластеры на всем протяжении имеют стабильный фенотипический состав. Он не нарушается естественными рубежами для белки в виде обширных степей. Кроме того, кластер может пересекать участки с разными геоморфологическими и лесорастительными условиями, при этом фенотипический состав остается неизменным. Привлекает внимание пространственное размещение кластеров. Все они имеют вытянутую форму с юго-запада на северо-восток. Ограничивающими барьерами для популяции могут быть только отдельные природные образования вдоль границ кластера. К ним можно отнести хребет Западный Саян, лесорастительные пояса, имеющие вытянутую форму вдоль основного горного хребта. Природные образования, расположенные поперек этих линий, не могут влиять на формирование фенотипической структуры популяции.

Таблица 4 [Table 4]

Фенотипический состав подвидов обыкновенной белки
[The phenotypic composition of the subspecies of red squirrels], %

Подвиды [Subspecies]	Показатели [Indicators]	Фенотипы [Phenotypes]			
		черно- хвостки [black tail]	чернобу- рохвостки [black-brown tail]	буро- хвостки [brown tail]	рыжех- востки [red tail]
Западно- сибирский [West Siberian] <i>S. v. martensi</i>	Доля в пробе, % [Percentage in the sample]	3,6	24,2	58,4	13,8
	Колебание [Fluctuation], %	3–4	23–25	57–60	13–15
Енисейский [Yenisei] <i>S. v. jen- issejensis</i>	Доля в пробе, % [Percentage in the sample]	12,9	23,7	43,4	20,0
	Колебание [Fluctuation], %	7–17	17–34	35–49	16–28
Алтайский [Altai] <i>S. v. altaicus</i>	Доля в пробе, % [Percentage in the sample]	37,4	35,3	18,8	8,5
	Колебание [Fluctuation], %	26–51	23–42	9–28	1,5–16
Тувинский [Tuva] <i>S. v. tuvnicus</i>	Доля в пробе, % [Percentage in the sample]	71,2	19,6	5,5	3,7
	Колебание [Fluctuation], %	58–88	4–37	2–9	1–5

Это мы наблюдаем на Восточном Саяне, вытянутом с северо-запада на юго-восток, Кузнецком Алатау и котловине, занятой степями, протянувшись с севера на юг, и р. Енисей, текущей с юга на север. По-видимому,

обмен между группировками идет в строго определенном направлении. Такие последовательные синхронные изменения возможны, когда существует постоянная миграция белок из кластера А в юго-восточном направлении через наш исследуемый участок. Только в этих условиях фенотипическая структура популяции на двух изолированных участках, между которыми для белки нет среды обитания, будут совершенно одинаковыми. Следовательно, фенотипический состав популяции белки формируется не только в результате адаптации вида к конкретным условиям, но также в результате обмена особями между популяциями. Подобный обмен идет не хаотично, а в определенном направлении. Раскрытие этого феномена лежит за пределами данного сообщения.

Выводы

1. В Южной Сибири встречаются белки с черными, бурыми, рыжими хвостами, а также экземпляры с черными волосами на хвосте, но с бурыми сегментами. Встречаемость морфотипов по окрасу изменчива в пространстве и во времени. На границе с Западно-Сибирской низменностью доминируют хромисты (бурохвостки и рыжехвостки), а на южном макросклоне Западного Саяна – меланисты (чернохвостки). Меланисты преобладают в кедровых лесах, где у деревьев кора темная, а хромисты – в сосновых лесах с древостоями с рыжей корой. Чернобурохвостки преобладают в пихтовых лесах, где деревья имеют темную кору, а хвоя приобретает ярко-рыжий цвет в результате поврежденная.

2. На изученном участке по индексу сходства выделены 11 кластеров, обладающих специфическим соотношением фенотипов. Естественные преграды для белки, такие как степи Хакасии, горы Восточного Саяна и Кузнецкого Алатау, полноводная р. Енисей, не влияют на размещение границ выделенных кластеров. Кластеры обладают специфическим фенотипическим составом, характерным для популяции, но они имеют узкую вытянутую форму. Таким образом, хотя популяционную структуру вида на данном участке ареала выявить не удалось, подвидовая структура вырисовывается четко. Уточнены границы 3 подвидов, описанных ранее (западно-сибирского; енисейского; алтайского), описан новый подвид обыкновенной белки (тувинский (*Sciurus vulgaris tuvonicus*)).

3. Анализ встречаемости разных фенотипов по окрасу хвоста позволяет изучать внутривидовую структуру обыкновенной белки, раскрыть адаптационные механизмы приспособления вида к среде, что, несомненно, имеет теоретический и практический интерес.

Автор благодарит д-ра биол. наук Шишикина А.С. и канд. биол. наук Андрееву Е.Б. за ценные замечания и помощь в оформлении и редактировании статьи.

Литература

1. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М. : Наука, 1977. 297 с.
2. Павлов Б.К. Управление популяциями охотничьих животных. М. : Агропромиздат, 1989. 144 с.
3. Огнев С.И. *Sciurus vulgaris* L. Белка, или векша // Звери СССР и прилежащих стран. Т. IV: Грызуны. М.; Л. : Изд-во Акад. наук СССР, 1940. С. 329–422.
4. Кузнецов Б.А. Белка (*Sciurus vulgaris* L.) // Основы товароведения пушно-мехового сырья / под ред. Д.А. Соловьева. М. : Международная книга, 1941. С. 286–300.
5. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М. : Наука, 1973. 277 с.
6. Яблоков А.В. Популяционная биология: учеб. пособие для студентов биологических специальностей вузов. М. : Высшая школа, 1987. 303 с.
7. Дубинин Е.А., Валенцев А.С. К популяционной структуре камчатского соболя // Экология. 2003. № 5. С. 382–386.
8. Монахов В.Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург : НИСО УрО РАН, Банк культурной информации, 2006. 202 с.
9. Монахов В.Г. Географическая изменчивость соболя в ареале и филогеография // Экология. 2015. № 3. С. 219–228. doi: [10.7868/S0367059715030075](https://doi.org/10.7868/S0367059715030075)
10. Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н., Туманов И.Л. Эпигенетическая изменчивость американской норки (*Neovison vison*) Восточной Европы: Поиск факторов полиморфизма // Экология. 2016. № 3. С. 221–228. doi: [10.7868/S0367059716030069](https://doi.org/10.7868/S0367059716030069)
11. Павлов Б.К. Изменчивость фенотипической структуры популяций белок Восточной Сибири // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70, № 3. С. 131.
12. Смышляев М.И. Динамика полиморфизма по окрасу и движение численности в популяциях белки обыкновенной в Прибайкалье // Экология. 1972. № 5. С. 18–22.
13. Карпунин И.П. Стационное распределение белки при неурожае семян ели // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 1. С. 20–29.
14. Ogden R., Shuttleworth C., McEwing R., Cesarini S. Genetic management of the red squirrel, *Sciurus vulgaris*: A practical approach to regional conservation // Conservation Genetics. 2005. Vol. 6. PP. 511–525. doi: [10.1007/s10592-005-9006-8](https://doi.org/10.1007/s10592-005-9006-8)
15. Dozières A., Chapuis J.L., Thibault S., Baudry E. Genetic structure of the french red squirrel populations: Implication for Conservation // PLOS ONE. 2012. № 7 (10). e47607. [https://DOI.org/10.1371/journal.pone.0047607](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047607)
16. Кушев Б.Н., Леонов С.Л. Рельеф и геологическое строение // Средняя Сибирь: Природные условия и естественные ресурсы СССР. М. : Наука, 1964. С. 23–118.
17. Официальные названия и номера классических цветов RAL на русском языке RAL Classic. URL: https://ral.ru/classic_colours (дата обращения: 12.06.2008).
18. Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса // Труды Института экологии растений и животных. 1969. Вып. 65. 198 с.
19. Дикалова В.В. Характеристика волосяного покрова тувинской белки // Сборник НТИ ВНИИОЗ: Охота, пушнина, дичь. Киров : Волго-Вятское книжн. изд-во, Кировское отд., 1974. Вып. 44–45. С. 111–114.
20. ГОСТ 6374–66. Шкурки белки невыделанные. Технические условия. Введен 1967-07-01. Ограничение срока действия снято по решению Межгосударственного совета по стандартизации, метрологии и сертификации (протокол 3-93 от 17.02.93). URL: <http://docs.cntd.ru> (дата обращения: 20.05.2018).
21. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Градиентный анализ растительности // Успехи современной биологии. 1983. Т. 95, № 2. С. 304–318.

22. Карпухин И.П. Анализ экологического механизма регуляции численности белки // Промысловая териология. М. : Наука, 1982. С. 84–98.
23. Wauters L.A., Zaninetti M., Tosi G., Bertolino S. Is coat-colour polymorphism in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.) adaptive? // Mammalia. 2004. № 68(1). PP. 37–48. doi: 10.1515/mamm.2004.005
24. Назимова Д.И., Речан С.П., Савин Е.Н., Жуков А.Б., Коротков И.А., Кутафьев В.П., Чередникова В.С. Леса Красноярского края // Леса СССР. М. : Наука, 1969. Т. IV. С. 248–320.
25. Любимова Е.А. Растительный покров // Средняя Сибирь: Природные условия и естественные ресурсы СССР / под ред. И.П. Герасимова. М. : Наука, 1964. С. 226–276.

Поступила в редакцию 12.12.2018 г.; повторно 14.08.2019 г.;
принята 13.02.2020 г.; опубликована 27.03.2020 г.

Авторский коллектив:

Кельбешев Борис Кудачинович – канд. биол. наук, доцент кафедры разведения, генетики, биологии и водных биоресурсов, Институт прикладной биотехнологии и ветеринарной медицины, Красноярский государственный аграрный университет (Россия, 660130, г. Красноярск, ул. Е. Стасовой, 44*). E-mail: Kelbbor@mail.ru

Для цитирования: Кельбешев Б.К. Пространственно-фенотипическая структура популяций белки обыкновенной (*Sciurus vulgaris*) на Алтае-Саянском участке ареала // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 49. С. 67–90. doi: 10.17223/19988591/49/4

For citation: Kelbeshekov B.K. Spatial phenotypic structure of Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) populations in the Altai-Sayan part of the area. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;49:67-90. doi: 10.17223/19988591/49/4 In Russian, English Summary

Boris K. Kelbeshekov

Krasnoyarsk State Agrarian University, Krasnoyarsk, Russian Federation

Spatial phenotypic structure of Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) populations in the Altai-Sayan part of the area

The study of the intraspecific structure allows a deeper understanding of the evolution of living organisms and the features of the formation of biodiversity. Knowledge of the population structure of the hunting object is necessary to make a prediction of the abundance and to extrapolate the results of the abundance counts and to determine the species resources. The possibility of establishing the boundaries of populations by phenotypic traits in the red squirrel has not yet been studied. The aim of the research was to study the possibility of using the occurrence of animals with different tail colors as a marker for identifying spatial population groups of the species in Southern Siberia.

The study area covered the southwestern extremity of the West Siberian lowland and a significant part of the Altai-Sayan mountain country (Kuznetsk Alatau, Altai, East and West Sayans). At 44 sites located in different environmental conditions, 6153 squirrel skins, shot by hunters in 1979, 1980 and 1995, were selected. The places of material collection are indicated by numbers (See Fig. 1). The following morphs were identified by hair color: black tail, black-brown tail, brown tail and red tail. The color was determined visually by the general background from the dorsal side of the tail; later, samples were checked according to the RAL Classic catalog. The phenotypic composition of squirrels at 43 sites is presented in Table 1. By the method of cluster analysis, the samples were compared with each other, the distance between them in a

multidimensional space was determined, and then they were grouped by the similarity index. The calculations were performed in the StatSoft STATISTICA 13.3. The analysis was used to find groups of objects (clusters) that are similar in phenotypic composition. Based on the results of these calculations, a dendrogram was obtained illustrating the closeness of the samples to each other (See Fig. 2). To establish the dependence of the phenotypic composition of the population on forest conditions, the nature of woody vegetation was studied according to the materials of the Forestry Regulation of the forestry of the administrative region where the material was collected. The correlation between the studied traits was studied according to the above program.

By the method of cluster analysis according to the similarity index of squirrel populations by phenotypic composition, 11 clusters were identified in the studied area (See Table 1). Clusters have a specific phenotypic composition. The samples included in one cluster statistically reliably belong to one population. Each cluster in the phenotypic composition is statistically significantly different from the others. On the geographic map, by delineating the places where the material was collected in the same aggregate, the boundaries between the clusters were determined (See Fig. 3). The resulting formations had a narrow elongated shape. In some cases, their length reached 780 km, and the width ranged from 20 to 100 km. According to the phenotypic composition, the selected clusters can be considered as populations, but in form they do not fit into the prevailing idea of the population. The method of correlation analysis established the preference for melanists (black tail) of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) and Siberian cedar pine (*Pinus sibirica* Du Tour.) with dark bark, and for chromists (brown tail and red tail) pine ordinary (*Pinus sylvestris* L.) with red bark. The black-brown tail are more common in Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) forests, whose stands have a dark bark and needles that acquire a red color when damaged (See Table 2). Consequently, the phenotypic composition of the group is formed not only by the genotype, but also by the ability of the animals to select stands that provide them with mimicry. It has been established that in southern Siberia the occurrence of squirrel of different morphs is variable in space. On the southern macro slope of the Western Sayan Mountains, melanists dominate, where black tails account for more than 70% of animals (See Fig. 4). Melanists prevail in cedar forests. With the advance to the north-west, their specific gravity in the samples decreases. On the border with the West Siberian Lowland, chromists (brown and red tail) dominate. Their share in the population is estimated at about 70% (See Fig. 5). Chromists clearly prefer pine stands with red bark. The black- brown tail predominate in fir forests. Fir plantations occupy a niche between pine and cedar forests. In the black taiga with fir forests, the proportion of the black-tail is about 40% (See Fig. 6). The established close relationship between the structure of forest stands and the phenotypic composition of the population reveals yet another mechanism for the adaptation of the species to the environment and partially reveals the nature of the formation of boundaries between clusters. Natural barriers for squirrels, such as the steppes of Khakasia, the mountains of the East Sayan and the Kuznetsk Alatau and the full-flowing Yenisei River, do not affect the location of the boundaries of the selected clusters (See Table 3). Cluster configurations do not copy the boundaries of landscapes and forest vegetation. Although the population structure of the species could not be clearly established, the technique allowed us to determine the contours of the subspecies. The boundaries of 3 subspecies described earlier (West Siberian; Yenisei, Altai) were specified, a new subspecies of the common squirrel (*Sciurus vulgaris tuvanicus*) was described (See Table 4).

Thus, the analysis of the occurrence of different phenotypes according to the color of the tail allows to reveal the mechanisms of adaptation of the species to the environment and to study the intraspecific structure of the red squirrel, which, of course, is of theoretical and practical interest.

The paper contains 4 Tables, 6 Figures and 25 References.

Key words: phenotypic composition; correlation and cluster analysis; protective color; cluster populations; subspecies.

The Author declares no conflict of interest.

No animal was caught for the purposes of this study. Animals were hunted by legal hunters using humane methods of catching.

References

1. Timofeev-Resovskiy NV, Vorontsov NN, Yablokov AV. Kratkiy ocherk teorii evolyutsii [A brief outline of the evolution theory]. Moscow: Nauka Publ.; 1977. 297 p. In Russian
2. Pavlov BK. Upravlenie populyatsiyami okhotnich'ikh zhivotnykh [Management of game animal population]. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1989. 144 p. In Russian
3. Ognev SI. *Sciurus vulgaris* L. Belka, ili veksha [*Sciurus vulgaris* L. Red squirrel]. In: *Zveri SSSR i prilozhashchikh stran*. T. IV. Gryzuny [Animals of the USSR and adjacent countries. Vol. IV. Rodents]. Ognev SI, editor. Moscow-Leningrad: Akad. nauk SSSR Publ.; 1940. pp. 329-422. In Russian
4. Kuznetsov BA. Belka (*Sciurus vulgaris* L.) [(*Sciurus vulgaris* L.)]. In: *Osnovy tovarovedeniya pushno-mekhovogo syr'ya* [Fundamentals of commodity science of fur raw materials]. Solov'eva DA, editor. Moscow: Mezhdunarodnaya kniga Publ.; 1941. pp. 286-300. In Russian
5. Timofeev-Resovskiy NV, Yablokov AV, Glotov NV. Ocherk ucheniya o populyatsii [Essay of the population doctrine]. Moscow: Nauka Publ.; 1973. 277 p. In Russian
6. Yablokov AV. Populyatsionnaya biologiya: uchebnoe posobie dlya studentov biologicheskikh spetsial'nostey vuzov [Population biology: Study guide for students of biological specialties of universities]. Moscow: Vysshaya Shkola Publ.; 1987. 303 p. In Russian
7. Dubinin EA, Valentsev AS. K populyatsionnoy strukture kamchatskogo sobolya [On the population structure of the Kamchatka sable]. *Ekologiya = Russian J Ecology*. 2003;5:382-386. In Russian
8. Monakhov VG. Dinamika razmernoy i feneticheskoy struktury sobolya v areale [Dynamics of the size and phenetic structure of the sable in the area]. Yekaterinburg: NISO UrO RAN, Bank kul'turnoy informatsii Publ.; 2006. 202 p. In Russian
9. Monakhov VG. Geographic variation of the sable (*Martes zibellina* L., 1758) within the range, and phylogeography. *Russian J Ecology*. 2015;46(3):279-288. doi: [10.1134/S1067413615030078](https://doi.org/10.1134/S1067413615030078)
10. Korablev NP, Korablev MP, Korablev PN, Tumanov IL. Epigenetic variation in the American mink, *Neovison vison*, from eastern Europe: A search for factors of polymorphism. *Russian J Ecology*. 2016;47(3):289-295. doi: [10.7868/S0367059716030069](https://doi.org/10.7868/S0367059716030069)
11. Pavlov BK. Izmenchivost' fenotipicheskoy struktury populyatsiy belok Vostochnoy Sibiri [Variability of the phenotypic structure of the squirrel population in Eastern Siberia]. *Byul. MOIP. Otd. biol. = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1965;70(3):131. In Russian
12. Smyshlyaev MI. Dinamika polimorfizma po okrasu i dvizhenie chislennosti v populyatsiyakh belki obyknovennoy v Pribaykal'e [Dynamics of color polymorphism and population movement in red squirrel populations in the Baikal region]. *Ekologiya = Russian J Ecology*. 1972;5:18-22. In Russian
13. Karpukhin IP. Statsial'noe raspredelenie belki pri neurozhae semyan eli [Station distribution of squirrels with spruce seed failure]. *Byul. MOIP. Otd. biol. = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1979;84(1):20-29. In Russian
14. Ogden R, Shuttleworth C, McEwing R, Cesarini S. Genetic management of the red squirrel, *Sciurus vulgaris*: A practical approach to regional conservation. *Conservation Genetics*. 2005;6:511-525. doi: [10.1007/s10592-005-9006-8](https://doi.org/10.1007/s10592-005-9006-8)

15. Dozières A, Chapuis JL, Thibault S, Baudry E. Genetic structure of the French red squirrel populations: Implication for Conservation. *PLOS ONE*. 2012;7(10):e47607. doi: [10.1371/journal.pone.0047607](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047607)
16. Kushev BN, Leonov SL. Rel'ef i geologicheskoe stroenie [Relief and geological structure]. In: *Srednyaya Sibir': Prirodnye usloviya i estestvennye resursy SSSR* [Central Siberia: Natural conditions and natural resources of the USSR]. Moscow: Nauka Publ.; 1964. pp. 23-118. In Russian
17. *Ofitsial'nye nazvaniya i nomera klassicheskikh tsvetov RAL na russkom yazyke RAL Classic* [Official names and numbers of classic flowers RAL in Russian] [Electronic resource]. Available at: https://ral.ru/classic_colours (access 12.06.2008).
18. Shvarts SS. Evolyutsionnaya ekologiya zivotnykh. Ekologicheskie mekhanizmy evolyutsionnogo protsesssa [Evolutionary ecology of animals. Ecological mechanisms of the evolutionary process]. In: *Trudy Instituta ekologii rasteniy i zivotnykh* [Proceedings of the Institute of ecology of plants and animals]. Vol. 65. Sverdlovsk: Ural'skiy rabochiy Publ.; 1969. 198 p. In Russian
19. Dikalova VV. Kharakteristika volosyanogo pokrova tuvinskoy belki [Characteristics of Tuva squirrel hair]. In: *Sbornik NTI VNIIOZ: Okhota, pushnina, dich'* [Hunting, fur, game]. Vol. 44-45. Kirov: Volgo-Vyatskoe knizhn. izd-vo Publ.; 1974. pp. 111-114. In Russian
20. *GOST 6374-66*. Shkurki belki nevydelannye. Tekhnicheskie usloviya. Vveden 1967-07-01. Ogranichenie sroka deystviya snyato po resheniyu Mezhgosudarstvennogo soveta po standartizatsii, metrologii i sertifikatsii (protokol 3-93 ot 17.02.93) [GOST 6374-66. Undressed squirrel skins. Specifications. Introduced 1967-07-01. Limitation validity was lifted by the decision of the Interstate Council for Standardisation, Metrology and Certification (protocol 3-93 as of 17.02.93)]. [Electronic resource]. Moscow: Izdatel'stvo standartov Publ.; 1993. Available at: <http://docs.cntd.ru/document/1200025506> (access 20.05.2018).
21. Mirkin BM, Naumova LG. Gradientnyy analiz rastitel'nosti [Gradient analysis of vegetation]. *Uspekhi sovremennoy biologii = Advances of Modern Biology*. 1983;95(2):304-318. In Russian
22. Karpukhin IP. Analiz ekologicheskogo mekhanizma regulyatsii chislennosti belki [Analysis of the ecological mechanism of squirrel number regulation]. In: *Promyslovaya teriologiya. Ser. Voprosy teriologii* [Commercial Theriology. Iss. Theriology Questions]. Bibikov DI and Grakov NN, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1982. pp. 84-98. In Russian
23. Wauters LA, Zanineti M, Tosi G, Bertolino S. Is coat-colour polymorphism in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.) adaptive? *Mammalia*. 2004;68(1):37-48. doi: [10.1515/mamm.2004.005](https://doi.org/10.1515/mamm.2004.005)
24. Nazimova DI, Rechan SP, Savin EN, Zhukov AB, Korotkov IA, Kutaf'ev VP, Cherednikova VS. Lesa Krasnoyarskogo kraya [Forests of Krasnoyarsk Kray]. In: *Lesa SSSR* [Forests of the USSR]. Vol. IV. Zhukov AB, editor-in-chief. Moscow: Nauka Publ.; 1969. pp. 248-320. In Russian
25. Lyubimova EA. Rastitel'nyy pokrov [Vegetation cover]. In: *Srednyaya Sibir': Prirodnye usloviya i estestvennye resursy SSSR* [Central Siberia: Natural conditions and natural resources of the USSR]. Gerasimov IP, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1964. pp. 226-276. In Russian

*Received 12 December 2018; Revised 14 August 2019;
Accepted 13 February 2020; Published 27 March 2020.*

Author info:

Kelbeshev Boris K, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Breeding, Genetics, Biology and Aquatic Biological Resources, Institute of Applied Biotechnology and Veterinary Medicine, Krasnoyarsk State Agrarian University, 44a E. Stasovoy Str., Krasnoyarsk 660130, Russian Federation.
E-mail: Kelbbor@mail.ru