

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
**«БЕЛГОРОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»**
(Н И У « Б е л Г У »)

ИНСТИТУТ ИНЖЕНЕРНЫХ ТЕХНОЛОГИЙ И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

КАФЕДРА БИОЛОГИИ

**МОРФО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЖУКА-
ОЛЕНЯ (*LUCANUS CERVUS*) В УРБАНИЗИРОВАННЫХ РАЙОНАХ
ЮГА СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ**

Выпускная квалификационная работа
обучающегося по направлению подготовки 06.03.01 Биология
очной формы обучения, группы 07001315
Петровой Татьяны Александровны

Научный руководитель
д.б.н., профессор
Снегин Э. А.

БЕЛГОРОД 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|----|
| Введение..... | 3 |
| Глава 1. Обзор литературы..... | 5 |
| 1.1. Систематическое положение жука-оленья (<i>Lucanus cervus</i>) | 5 |
| 1.2. Морфологическое описание жука-оленья (<i>Lucanus cervus</i>)..... | 5 |
| 1.3. Распространение, биология и экология жука-оленья (<i>Lucanus cervus</i>).. | 7 |
| 1.4. Известные методы исследования популяций жука-оленья (<i>Lucanus cervus</i>) | 9 |
| 1.5. Изменчивость и структура популяций жука-оленья (<i>Lucanus cervus</i>).. | 13 |
| Глава 2. Физико-географическое описание района исследования | 19 |
| 2.1. Геологическое строение | 19 |
| 2.2. Особенности рельефа..... | 21 |
| 2.3. Характеристика климата | 22 |
| 2.4. Характеристика водных ресурсов | 23 |
| 2.5 Характеристика почв | 25 |
| Глава 3. Материалы и методы исследования | 26 |
| 3.1. Методика морфометрического анализа | 27 |
| 3.2. Методика электрофореза белков в полиакриламидном геле (ПААГ)..... | 28 |
| 3.3. Методы статистической обработки..... | 31 |
| Глава 4. Полученные результаты и их обсуждение | 34 |
| Выводы | 39 |
| Список использованной литературы..... | 40 |
| Приложения | 49 |

ВВЕДЕНИЕ

На сегодняшний день перед нами остро стоит проблема исчезновения популяций редких животных и растений, которые стали жертвами пагубного воздействия человека. Антропогенное уничтожение видов снижает информационную ёмкость биосферы, что может вызвать в ней процессы саморазрушения. Необходимо отметить, что механизмы гомеостаза в комплексе с рациональным природопользованием значительно снижают риск саморазрушения экосистем и биосферы в целом.

Процессы изменения среды обитания можно проследить на примере изменения генетической структуры популяций редких видов животных. В наших исследованиях таким объектом выступает жук-олень (*Lucanus cervus*).

Жук-олень – это вид, который занесён в Красную книгу России, Красную книгу Белгородской области и в Приложении III Бернской конференции. Основным негативным фактором воздействия на популяцию данного вида, являются лесохозяйственные работы: вырубка старых деревьев, выкорчёвывание пней, рубка дубрав.

Юг Среднерусской возвышенности можно считать центром обитания популяций *L. cervus*. Поэтому изучение генетических процессов в популяциях, которые проживают в благоприятной среде, являются показателем перспективы выживаемости вида в целом.

Проблемой исследования явилась малая степень изученности морфогенетической структуры популяций *L. cervus* в урбанизированных районах на территории Российской Федерации.

Цель исследования: изучение морфогенетической структуры популяций жука-олень для оценки их состояния в урбанизированных районах юга Среднерусской возвышенности.

Для достижения обозначенной цели нами были поставлены следующие задачи:

1. Осуществить щадящий сбор жуков в различных районах юга Среднерусской возвышенности

2. Провести морфометрический и статистический анализ собранных и коллекционных особей жука-оленя

3. Провести генетический анализ собранных самцов и самок жука-оленя с последующим определением уровня гетерозиготности и коэффициента инбридинга

4. Сделать выводы о состоянии популяции *L. cervus*

Объектом послужили популяции жука-оленя в урбанизированных районах юга Среднерусской возвышенности.

Предмет – морфогенетическая структура популяций жука-оленя в урбанизированных районах юга Среднерусской возвышенности.

Практическая значимость данного исследования состоит в том, что жук-олень носит статус природоохранного вида и изучение его морфогенетической структуры необходимо для понимания состояния вида в целом.

Выпускная квалификационная работа состоит из введения, четырёх глав, заключения, списка использованных источников литературы и приложения. В работе использовались материалы отечественных и зарубежных статей, учебников и пособий.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Систематическое положение жука-олени (*Lucanus cervus*)

Изучаемый нами вид, принадлежит к:

Классу Насекомые (*Insecta*),

Отряду Жесткокрылые, или жуки (*Coleoptera*),

Надсемейству Скарабеоидные (*Scarabaeoidea*),

Семейству Рогачи, гребенчатоусые (*Lucanidae*),

Роду Жуки-олени (*Lucanus*).

Для того чтобы лучше понять всю его специфику, необходимо проанализировать некоторые систематические единицы, а именно: семейство Рогачи, гребенчатоусые (*Lucanidae*), вид Жук-олень (*Lucanus cervus*).

Семейство Рогачи, гребенчатоусые (*Lucanidae*). Жуки, представленные в данном семействе, имеют довольно крупные размеры. Мандибулы самцов крупные и сильные, обычно довольно крупнее, чем у самок. У некоторых видов достигают огромных размеров (*Lucanidae*). Усики с длинным стебельком, коленчатые с членистой гребенчатой булавой, в которой от трёх до шести члеников. Брюшко с пятью стернитами. Лапки состоят из пяти члеников, причём когтевой членик с маленьким эмподием и несёт две щетинки. Питание жуков осуществляется соком, который вытекает из стволов лиственных деревьев. Личинки развиваются в трухлявой древесине (Гребенников, 2000; Захваткин, 2001).

1.2. Морфологическое описание жука-олени (*Lucanus cervus*)

Жук-олень является наиболее крупным из жуков, которые обитают в Белгородской области. Длина тела самцов достигает семидесяти пяти миллиметров, а самок – сорок пять миллиметров. Жуки с выраженным половым диморфизмом. Самец обладает очень сильно выраженными челюстями. Их длина колеблется от 25 до 45 мм. Мандибулы используются жуками не только для проведения «брачных» сражений, но и для удержания

самок при спаривании, а также для защиты мелких самок. Голова расширена, с резкими киями. Челюсти и надкрылья имеют коричневый цвет, а остальное тело чёрное. Тело у самцов целиком чёрное, реже надкрылья имеют чёрно-бурый цвет. Усики коленчато-булавовидные. Последние членики лапок покрыты войлочком. Надкрылья не имеют опушения. Другие близкие виды жуков-олений имеют меньший размер (до 35 мм.). На Кавказе обитает близкий нашему виду вид *Lucanus ibericus*. *L.cervus* отличается от кавказского тем, что главный зубец на внутреннем крае мандибул находится перед серединой края, задние углы переднеспинки тупые, булава четырёхчлениковая (Рис 1).

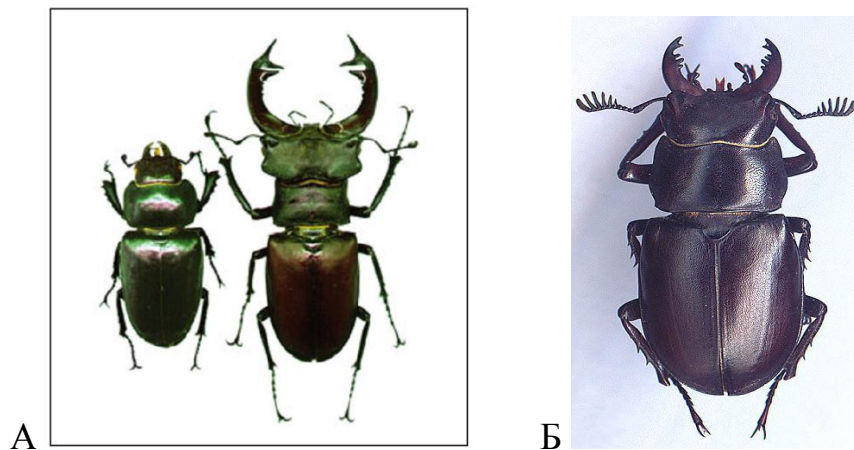


Рис. 1. Внешний вид жука-оленя: А – *L.cervus*; Б – *L. ibericus*

Личинки жука-оленя s-образные, с мягким белым телом, состоящим из тринадцати сегментов. Длина тела до 1 см. Голова явственно выражена, длина её, около 6 мм, а ширина составляет 8,5 мм. Личинка не имеет глазков. Тергиты тела не складчатые. Анальный сегмент тела на брюшной стороне занят щетинками шиповидной формы. Стилудационный киль, находящийся на средних тазиках состоит из тесно сближенных бугорков продолговатой формы (Шарова, 2002).

1.3. Распространение, биология и экология жука-олени (*Lucanus cervus*)

Ареал распространения жука-олени охватывает Переднюю Азию, Иран, Турцию, частично Кавказ, большую часть Средней и Западной части Европы. В Восточной части Европы границы ареала проходят через Беларусь, Прибалтийские государства, Чувашию, Тульскую область и Башкирию. Исключение составляют острова и северная часть Африки. В Белгородской области распространён достаточно широко. Частота встречаемости вида в центральной части и на западе района выше, чем в восточной (Рис. 2).

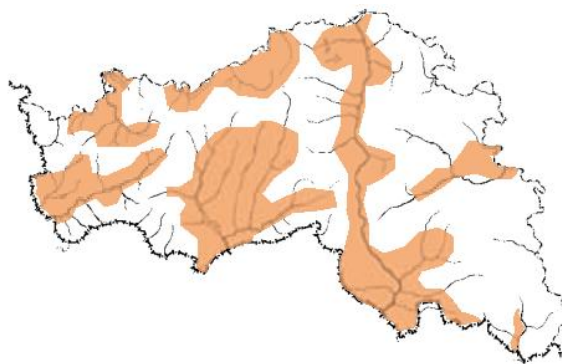


Рис. 2. Ареал распространения жука-олени (*L. cervus*) на карте Белгородской области

Жук-олень способен заселять как равнинные, так и горные районы, но не поднимается в горы на высоту 800-900 м над уровнем моря. Обитает в смешанных и широколиственных лесах, изредка в старых лесополосах. Нередко встречается в садах, городских парках, на относительно открытых территориях. Наличие сухостоя в лесах является необходимым условием распространения жука-олени. Присутствие этого вида является показателем старых дубрав. Жук выбирает, главным образом, южные, хорошо освещённые, изреженные дубравы. Исходя из этого, можно сделать вывод, что жук-олень принадлежит к термофильным видам. Это объясняет частую встречаемость его в урбанизированных районах, которые, как известно, более прогреваемы (Sprecher-uebersax, 2003).

Лёт самцов жука-оленья приурочен к вечернему времени суток. Причём оптимальная температура начинается с 16⁰С, ниже этой точки жуки спускаются ближе к земле (Sprecher-Uebersax, 2001; Hernandez-Sanchez, 2008).

Развитие личинок продолжается около четырёх лет в пнях, а также в подземных частях крупных и старых деревьев, таких как: дуб, вяз и груша. Также взрослые самки способны откладывать яйца и в прикорневую часть молодых деревьев. Окукливание происходит в колыбельке, рядом с пнём или деревом в земле, где происходило развитие. Питание личинок осуществляется за счёт трухлявых частей ствола или корней деревьев, но также способны питаться древесиной. Генерация личинок 4 – 6 годичная. Полностью сформировавшаяся личинка достигает размера 8 см в длину и 2 см в ширину. В процессе развития личинки претерпевают несколько линек. Личинки, из которых в процессе онтогенеза развиваются самцы, имеют стридуляционный аппарат. Его функция – извлечение звуковых сигналов, предположительно служащая инструментом коммуникации, между особями своего вида (Harvey, 2011). Выход взрослых жуков приходится на сентябрь, но они остаются в колыбельке до июня следующего года. Наиболее интенсивных лёт этих жуков приходится на вторую декаду июня. Взрослые жуки питаются соком старых деревьев, а также соком, который вытекает из повреждённых ими молодых побегов (Klausnitzer, Krell 2012). В период лёта можно наблюдать «брачные турниры» самцов жуков-оленьей (Fremlin, 2007). После этого происходит спаривание и самки уходят под почву для откладки яиц и там погибают. К началу июля многие самцы погибают. Некоторые экземпляры данного вида можно встретить даже в августе и в начале сентября (Красная книга Белгородской области, 2004).

Поведенческие реакции для обоих полов жука-оленья различны. Самки преимущественно ползают по земле. Причём радиус их распространения невелик. После выхода взрослых самок из-под земли во время брачного периода, их распространение напрямую зависит от наличия и количества пищевого ресурса, который необходим для откладки яиц и развития личинок.

Поиск новых ресурсов и переход на новые территории ведёт к значительному расходу энергии, которая могла бы быть направлена на размножение и развитие потомства. Самцы же обитают в верхних ярусах и спускаются ниже для поиска самки. Именно по причине большего расхода энергии, расселительную функцию выполняют самцы жуков-олений (Hawes, 2005, Sprecher-Uebersax, 2001).

1.4. Известные методы исследования популяций жука-олени (*Lucanus cervus*)

Жук-олень, как известно, является охраняемым видом и занесён в Красную книгу Российской Федерации. В странах Западной и Центральной Европы этот вид имеет статус «В», как национально сокращающийся вид. Ареал распространения, по сводкам наших зарубежных коллег, постоянно сокращается. Этот редкий вид уже полностью исчез в Дании, его численность постоянно сокращается в Западной Германии, Нидерландах, Великобритании. Для того чтобы проследить динамику распространения популяции данного вида, было необходимо разработать методы мониторинга как для имаго, так и для личинок (Tochtermann, 1987; van Helsdingen et al., 1995; Block, 2008; Bruno, 2007).

Ранее для понимания распространения этого жука использовались записи, на основе случайных наблюдений, которые сложно оценивать с позиции достоверности. Взрослые особи жука-олени не регистрируются с помощью традиционных методов отлова на свет, а провести учёт личинок невозможно без разрушения их среды обитания (Harvey, 2007).

Опыты зарубежных учёных показали, что взрослые жуки положительно реагируют на летучие вещества, выделяемые разлагающейся древесиной или фруктами (Harvey, 2007). Исходя из этого, были разработаны специальные приспособления, направленные на привлечение и отлов, как самцов, так и самок жуков-олений. Такие ловушки широко используются для

мониторинга насекомых, поскольку единственным требованием явилось размещение и периодические проверки (Wileyto et al., 1994; Rink, 2006).

Перед тем как собрать ловушку и начать отлов насекомых следует вначале выбрать оптимальную приманку. Вначале необходимо подобрать контейнер. Чаще всего используются пластиковые контейнеры размером 50, 40, 10 см. Проводят несколько повторностей, как с самками, так и с самцами взрослых жуков. Взрослого жука помещают в контейнер с приманкой. Причём приманку от жука отделяют слоем инертной глины. О том, привлекает ли жука приманка, можно судить по тому, в какую сторону движется жук и как он ощупывает приманку усиками. После этого положение приманки меняют и повторяют эксперимент. При положительном результате производят фиксацию в блокноте. После каждого повторения и смены жука контейнеры промывают дистиллированной водой. Эксперименты проводили в вечернее время с 20 – 22 часов и при температуре воздуха около 18 °С. Все эксперименты проводили в период лёта жуков, а именно с середины мая по середину июля. Во избежание ошибок жуки «отдыхали» несколько ночей. Надкрылья жуков помечали, чтобы избежать повторения. Всего в эксперименте было задействовано 25 самок и 25 самцов одного вида (Thomaes, 2011).

Плоды и корни некоторых растений выделяют аттрактанты на которые как раз и реагируют жуки. Для эксперимента были выбраны плоды манго, авокадо, а также банан, клубника, томаты, картофель, морковь, корень имбиря, красное и белое вино, пиво и кленовый сироп. Также была протестирована гниющая древесина и грибок, который часто встречается на пнях (Чернышев, 1980).

Конструкция ловушки, которая содержала приманку, достаточно проста и не дорогостоящая. Материал, из которого была изготовлена ловушка, это пластиковая плёнка. Она состоит из двух частей. Верхняя содержит приманку, а нижняя оснащена контейнером, предназначенным для удержания жуков. Внешний вид ловушки представлен на рис. 3.



Рис. 3. Ловушка из пластиковой плёнки

Представленная выше ловушка вывешивалась в местах отдыха населения. Приманки меняли раз в два дня. В ходе эксперимента были пойманы и другие виды (*Scarabaeoidea*). Отлов производился в течение шести недель, а затем учтённые экземпляры были выпущены (Hazel, 2012).

Нередка для учёта насекомых используют и ловчие ямы. Данный вид ловушек очень хорош для захвата герпетобионтов и подходит преимущественно для самок жуков-олений. Ещё одним недостатком данных ловушек является их неисчислимость, поскольку площадь захвата попавших в них насекомых неизвестна (Woodcock, 2005; Hardersen, 2000, 2010).

В тех случаях, когда самки *L.cervus* в полёте приподнимаются на высоту около двух метров над землёй, возможно их столкновение с автотранспортом, и многие жуки при этом погибают. Исследование проезжих частей также может случить показателем численности данного вида по аналогии с млекопитающими (Taylor, Goldingay, 2004; Gange, 2008).

Для нахождения личинок чаще всего используют ручной сбор. При изъятии личинок из почвы неизбежно разрушается их местообитание. Для того, чтобы избежать этого, многие исследователи разрабатывали свои методы обнаружения этих личинок в почве. Один из способов предложили наши коллеги из Великобритании. Их метод основывается на выработке личинками феромонов, которые можно выделить из воздушного

пространства, и после этого, адресно находить личинок в почве, практически не повреждая их естественное место обитания (Svensson et al., 2004). В основе этого метода лежит использование специальных радиальных диффузных пробоотборников. Они состоят из патрона из абсорбирующего материала, помещённого внутрь пористого цилиндра, находящегося в тестовой среде. После определённого периода ловушка снимается и исследуется с помощью газовой хроматографии после термической десорбции и экстракции растворителем (Bruno et al., 2007, 2008; Taylor, 2010).

Многие животные в результате своей жизнедеятельности издают различные звуки, либо для общения с представителями своего вида, либо в процессе передвижения (ходьба, полёт и т.д.). В первом случае такие звуки обозначаются термином «не случайные звуки», а во втором – «случайные». Методы обнаружения звуковых сигналов с помощью компьютерных технологий достаточно затратные. Необходима разработка таких программ, которые бы позволяли фиксировать случайные звуки, даже без постоянного контроля испытателем (Chesmore, Ohya, 2004). Акустические методы распознавания звуковых сигналов животных используются достаточно широко для записи птиц (Anderson et al., 1996) и лягушек (Taylor et al., 1996), а акустические записи насекомых достаточно редко (Chesmore, 2001; Farr, Chesmore, 2007). Такие авторы как Sprecher-Uebersax и Durrer (1998) и Harvey (2007), сообщили о наличии у личинок жука-оленья случайных звуковых сигналов. Анализ этих звуковых сигналов может служить одним из методов нахождения и безопасного извлечения личинок их почвы. Для проверки звуковых сигналов был использован метод, который основан на использовании преобразовательных дисков и микрофонов, которые были подведены в почву, где предположительно находились личинки *L. cervus*. Полученные звуки с помощью специальной программы анализировались и сравнивались со звуками, издаваемыми личинками различных жуков, чтобы подтвердить уникальность записанных звуков (Harvey et al., 2011).

Неотъемлемой частью мониторинга жука-оленья является разработка методов маркировки особей. Многие энтомологические исследования требуют учёта, чтобы проследить распространение вида в целом. Существует метод маркировки, который является не дорогостоящим и простым в использовании. Маркировка производится с помощью корректора, который используется для исправления ошибок при письме. Остриём корректора наносят точечный рисунок на различные стергиты брюшка, надкрылья, грудь, голову или переднеспинку жука как показано на Рис. 4.

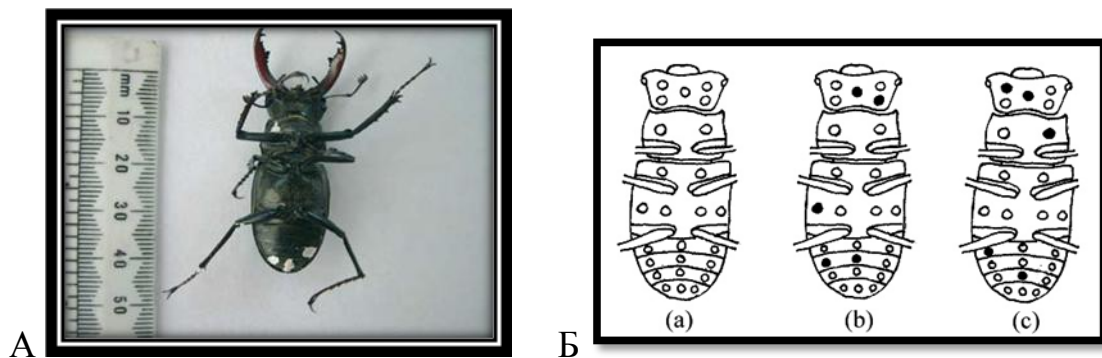


Рис. 4. А – точечная маркировка на конце брюшка у самца жука-оленья (*L. cervus*): Б – Схема распределения точечной маркировки на различные участки тела насекомого

Применимый метод оказался лёгок в использовании, сэкономил много времени на нанесение рисунка. Кроме того, используемая краска быстро сохла и сохранялась в течение восьми недель. Всё это позволяет точно контролировать численность жуков-оленьей на определённой территории во время периода их активности (Hawes, 2005; Campanaro, 2009; Cotter, 2008).

1.5. Изменчивость и структура популяций жука-оленья (*Lucanus cervus*)

Жук-олень широко распространён по всей Европе, хотя и является в некоторых странах весьма немногочисленным видом (Bartolozzi, Sprecher-Uebersax, 2006). Данный вид имеет разновидности, знание которых

существенно облегчает обеспечение защиты жука на протяжении всего ареала распространения.

L. cervus имеет широкий диапазон изменений в размере, который напрямую связан с успехом в размножении (Harvey, Gange, 2006). Появление различных морфотипов в популяции жука-оленья, как предполагают, может быть связано с качеством и количеством пищевого ресурса в момент личиночной фазы. Фенотип особи может изменяться в зависимости от меняющихся условий среды. Появление крупных особей в ранний период объясняется тем, что в это время идёт лучшее обеспечение личинок пищевым ресурсом, нежели в более поздний. Появление в популяциях мелких особей приурочен к позднему сезону, что связано с сокращением пищевого ресурса (Bonduriansky, 2007; Chesmore, 2001, 2004). Альтернативная точка зрения связывает появление мелких особей с наличием определённого типа хищников в начальный период развития насекомого. Предполагается, что большее давление со стороны хищников оказывается на крупные особи (Svensson, Friberg, 2007, Setsuda и др., 1999). Но данная гипотеза не нашла широкого распространения (Kašić-Lelo, 2010).

Исследования зависимости аллометрии верхней челюсти и размера тела очень важны, так как на основе их размера у жука-оленья можно выделить два основных подвида: *L. c. faciescervus* и *L. c. faciescapreolus* (Harvey et al., 2011; Sagarin, 2011).

Зарубежными учёными были проведены исследования, которые позволили проследить динамику распространения данного вида, а также выявить сходства и различия между популяциями жука-оленья различных стран (Lagarde, 2008; Mamonov, 2005; Ranius, 2007).

В ходе исследования были взяты данные из 40 стран, причём проводился анализ различных параметров: сходство и различие жизненного цикла, влияние хищников, зависимость между размером верхней челюсти и общим размером тела насекомого.

Анализируя жизненный цикл, особое внимание уделяли продолжительности и количеству личиночных стадий. Несмотря на то, что развитие насекомого проводили в стандартных экспериментальных условиях, количество стадий разнилось. Наибольшее количество личиночных стадий наблюдалось у жуков, распространённых на территории Великобритании. Там личиночная стадия у жуков-олений длится около 6 лет, а количество стадий – 5 (Harvey, 2007). Тогда как в Германии, Нидерландах и Испании на две меньше. Такое изменение в числе возрастных стадий описывается учёными как полиморфизм развития. Зачастую сложно предположить какие именно факторы или физиологические механизмы повлияли на это явление, но возможными являются: температура, влажность, качество пищи (Zhou, Torp, 2000.) Эсперк с соавторами отметил, что изменчивость в числе возрастных стадий, которая доказывается и в условиях эксперимента, является постоянной (Esperk et al., 2007). Предположительно, что ограниченная среда обитания в Великобритании способствовала увеличению числа возрастных личиночных стадий (Harvey, 2011; Young, 2005).

Ещё одним показателем явились аллометрические различия между размером мандибул и длиной тела насекомого. Самые сильные различия наблюдались между популяциями в странах: Германия, Испания и Великобритания. Асимметрия вычислялась с помощью коэффициентов Джини и Лоренца (Damgaard, Weiner, 2000). Первый показывает меру изменчивости признака в популяции, а второй указывает на преобладание класса (крупные или мелкие насекомые) в популяции. На рис. 5 показано, что в Великобритании самые низкие коэффициенты Джини и Лоренца, что говорит о низкой изменчивости по сравнению с остальными странами. Это наиболее видно по сравнению с бельгийскими и голландскими популяциями. Кроме того, в Германии, Словении и Испании коэффициент Лоренца был порядка 1. Исходя из этого можно предположить, что в популяциях жука-оленья этих стран преобладают крупные самцы с выраженными мандибулами, по сравнению с мелкими особями.

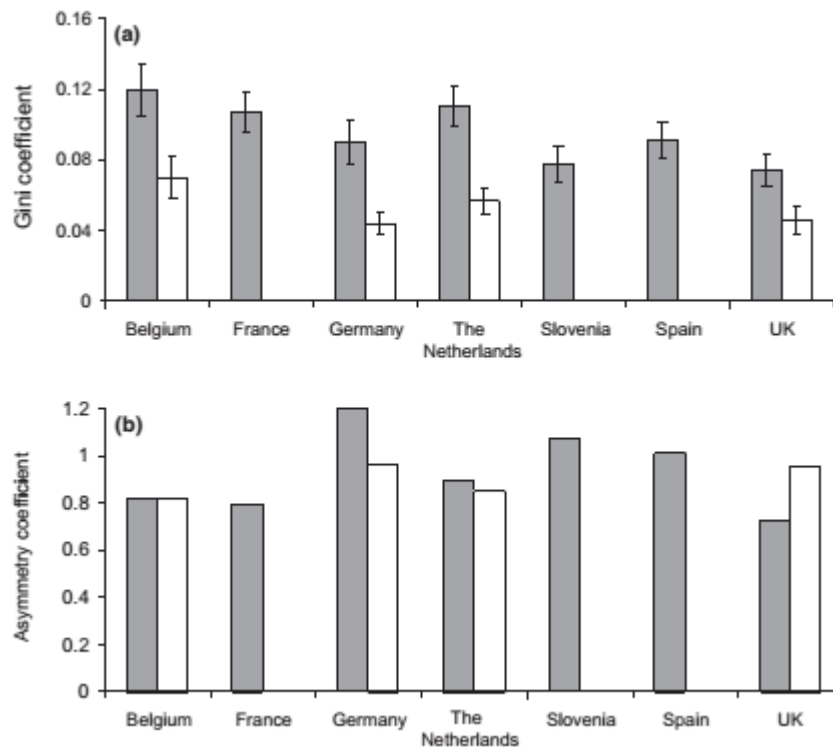


Рис.5. а –коэффициент Джини; б – Коэффициент Асимметрии (по Bubler, 2011)

Аллометрические различия между размером верхней челюсти и общей длиной тела изменялись у различных разновидностей жука-оленья. Всё это может говорить о генетическом отличии некоторых популяций Европы по сравнению с остальными странами (Bubler, 2011; Kawano, 2009).

Наши коллеги из Боснии и Герцеговины сообщают, что изменчивость представителей *L. cervus* наблюдается и в диапазоне окраски. Известно, что основной телесный цвет колеблется от светло-каштанового до тёмно-каштанового. Причём более светлый оттенок характерен для мужских особей, а более тёмный для женских. Интересно то, что у жуков-оленья, которые обитают в Боснии и Герцеговине грудь покрыта тонкими волосками. В связи с этим выделяют два различных фенотипа: фенотип 1 и фенотип 2. Фенотип 1 характеризуется меньшим опушением груди, а фенотип 2 – большим. Самки жуков-оленья обладают преимущественно первым фенотипом, тогда как самцы – вторым. Стоит отметить, что голова и брюшко не имеют волосков (Li, 2006; Stefanescu, 2011).

Ещё одним интересным признаком, который был выбран для изучения – это количество зубчиков на мандибулах. Их число постоянно варьирует в пределах от $2+2+1+1$ до $2+9+4+1$. Вероятно это связано со степенью развития конкретного экземпляра. Экспериментально было показано, что самцы, достигающие в размере около 3,8 см имеют число зубцов равное 6, а более крупные экземпляры – 15 и более зубцов (Gärdenfors, 2014; Kodric-Brown, 2006).

Генетическое сходство или различие между популяциями *L. cervus* определяется с помощью молекулярных методов анализа. Для выявления родства между различными морфотипами жука-оленья используется метод основанный на исследовании особых областей митохондриального гена CO1 (Цитохром оксидаза 1). В ходе лабораторных испытаний были проведены генетические сравнения между различными подвидами, изучаемого вида. Анализ показал, что некоторые подвиды следует отнести к морфотипам, поскольку особых генетических отличий между ними нет и выделение их в отдельный подвид невозможно. Другие морфологически разнородные группы были объединены, из-за недостатка отличий между ними. Для того чтобы оценить всё разнообразие разновидностей необходимо более подробно проводить генотипирование фенотипов, особенно таких как: *L. s. macrophyllus*, *L. s. ibericus*, *L. s. judaicus*, *L. s. fabiani* и *L. s. laticornis*, поскольку данный анализ не смог точно определить родство между ними (Karen Cox et al., 2013; Fielding, 2005; Kotiaho, 2010).

Примером изучения генетической структуры популяции *L. cervus* с помощью молекулярно-генетических методов, может служить анализ особей, обитающих в условиях лесостепи юга Среднерусской возвышенности (Гиляров, 1990; Akaike, 2007; Anderson, 2008).

Несмотря на то, что жизненный цикл жука-оленья в среднем длится около 5 лет, некоторые особи опережают его и их цикл развития сокращается до 3-4 лет. Выход молодых жуков приурочен к началу августа, уже после окончания репродуктивного периода. Их потомство, пройдя полный пятилетний онтогенез способно к сдвигу рамки развития, размножаясь уже в

другой репродуктивной группе. В результате этого было выдвинуто предположение, что между различными репродуктивными группами возможен перенос генов (Снегин, 2011).

Для определения генетической изменчивости в популяциях широко применяют метод электрофореза в полиакриламидном геле, метод RAPD-PCR, а также анализ маркёров *Issr* и локуса неспецифических эстераз *LCEst3* с двумя аллелями, наследуемыми по кодоминантному типу (Снегин, 2011, 2013).

По данным метода RAPD-PCR был сделан вывод, что у репродуктивных групп разных лет есть столь же высокий уровень генетического разнообразия. По RAPD-маркёрам были отмечены меньшие показатели генетической изменчивости, чем по локусу *LCEst3*.

Анализ локуса *LCEst3* показал, что в исследуемой автором статье, в популяциях отмечены высокие показатели генетической изменчивости, низкий уровень инбридинга и все исследуемые группы находятся в состоянии равновесия по данному гену (Снегин, 2011).

Проводимый молекулярно-генетический анализ позволил разъяснить, что репродуктивно изолированные поколения различных лет в популяциях отмечены высоким генетическим подобием, но есть ограниченная передача генетической информации между этими группами. Генный обмен между различными репродуктивными поколениями обеспечивает генетическую целостность популяции и высокую изменчивость, что определяет увеличение жизнеспособности (Снегин, 2014).

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Геологическое строение

Белгородская область является железорудным районом Курской магнитной аномалии и важной составляющей Центрального Черноземья. Расположена она на переходной зоне между степью и лесом на юге Среднерусской возвышенности. Природа лесостепной зоны типична для средней полосы европейской части России.

Первым пунктом в описании района исследования следует охарактеризовать его геологическое строение. Поверхность Белгородской области формировалась в течение длительной геологической истории. Она тесно связана с геоморфологическим развитием всей Русской равнины. В основании равнины залегает Русская платформа – геологическое сооружение, которое характеризуется рядом опущенных и приподнятых участков. Один из этих участков образует Воронежскую антиклизу. Под её покровом залегают древние кристаллические породы, которые сверху покрыты осадочными образованиями.

Наличием этих древнейших толщ в недрах Белгородской области объясняется залегание самых крупных в мире запасов железной руды, которые образуют Курскую магнитную аномалию. Больше всего скоплений железной руды на территории нашей области концентрируются в Старооскольском, Губкинском и Новооскольском районах.

В палеозойской эре территория Белгородской области долгое время являлась плоской возвышенностью. Но уже начиная с девонского периода происходило отступление и наступление моря в связи с климатическими изменениями, что вызвало накопление морских и континентальных отложений. Там, где некогда были глубоководные моря, отлагались известняки и мел, а в более мелководных зонах – пески, глины и песчаники.

Самые древние породы, которые сформировались в девонском периоде находятся на территории верхнего Поосколья, которое расположено на северо-востоке Белгородской области.

К каменноугольному периоду в бассейне реки Оскол накопилось значительное количество известняков, и вскоре поверхность области освободилась от морского покрова и долгое время находилась в условиях континентальной суши вплоть до среднеюрского времени, в которое было сформировано маломощная толща песчано-глинистых отложений.

В нижнемеловой период поверхность области, за исключением её восточной части была приподнята над уровнем моря, но вскоре произошло опускание земной коры и суша вновь оказалась затоплена водой и верхнемеловое море полностью покрыло Белгородскую область.

В третичный период в связи с колебаниями земной коры поверхность нашего края окончательно стала сушей. Важной чертой четвертичного периода было резкое похолодание климата, которое привело к великому оледенению. В этот период Среднерусская возвышенность стала непреодолимым препятствием для ледяного потока со Скандинавии. Вследствие этого, территория области была свободной ото льда.

Особенности геологической истории области и строения определили характер залегания и распространения горных пород.

Преобладающей горной породой является железная руда, которая сконцентрирована преимущественно в четырёх районах (Белгородский, Старооскольский, Губкинский, Новооскольский районы).

Железные руды – не единственные богатства области. Известны залежи бокситов (с. Петропаловка), бурого железняка – его запасы не велики. В осадочной толще сосредоточены огромные запасы мела, мергеля, фосфоритов, каменного и бурого угля и т.д. (Авраменко, 2002).

2.2. Особенности рельефа

Как уже было ранее сказано, Белгородская область лежит почти в центре Восточно-европейской равнины. Южная граница её совпадает с южной окраиной Среднерусской возвышенности.

Поверхность области представляет собой немного приподнятую равнину. Равнинная поверхность поделена многочисленными речными долинами и овражно-балочной сетью. Исходя из этого можно сказать, что территория носит овражно-балочный характер.

Из-за особенности рельефа поверхность изучаемого района приподнята над уровнем моря в среднем на 200 метров, преимущественно в интервале высот от ста пятидесяти до двухсот двадцати пяти метров. Рассматривая равнину, можно выделить отдельные возвышенности и низменности. Наибольшая возвышенность на территории области расположена между сёлами Ольховатка и Истобное Губкинского района. Самые нижние точки отмечены в местах расположения долин рек Оскол и Северский Донец. Высота этих долин над уровнем моря составляет семьдесят девять и сто два метра соответственно (Антимонов, 1985).

Для всей области характерно превышение водоразделов над днищами, которые расположены вблизи речных долин. Местами они достигают ста и ста двадцати метров.

Территория области значительно приподнята, изрежена речной сетью, что при наличии рыхлых, легко размывающихся пород, слагающих верхние слои земной коры, обуславливает процессы, которые ведут к глубинной эрозии. Она, в свою очередь формирует глубокие речные долины, овраги и балки.

Из-за постоянной разности высот и частого чередования пониженных и повышенных участков, создаётся большое разнообразие местного рельефа эрозионного и неэрозионного происхождения. К формам рельефа неэрозионного происхождения относят: карстовые воронки, степные блюдца, провалы, оползни на склонах, сторожевые курганы и валы.

2.3. Характеристика климата

Климат – это характеристика, которая обуславливается сложным комплексом факторов. Самыми важными считаются географическая широта и общая циркуляция атмосферы.

Изменение погодных условий в значительной мере зависит от ветров. Они возникают из многократного изменения барометрического давления. В юго-восточной части Белгородской области проходит линия повышенного давления (ось Воейкова). Эта линия является своеобразной климатораздельной границей. Эта ось проходит от Харькова через Валуйки, Алексеевку и далее в сторону Саратова и тем самым делит область на западную циклоническую и юго-восточную. Первая часть отличается преобладанием западных ветров, которые приносят осадки. Вторая же часть характеризуется преобладанием восточных ветров, которые приносят сухую погоду. Воздушные массы, которые приходят с Атлантики, в зимнее время вызывают повышение температуры воздуха, а в весеннее время – похолодание, осадки. Воздух, который приходит с Арктики зимой вызывает сильные морозы, весной и осенью заморозки.

Ось Воейкова ослабевает в тёплое время года и тогда наша область попадает под влияние азиатского материка. Этот период характеризуется преобладанием суховеев, юго-восточных ветров, которые часто иссушают почву и вредят сельскохозяйственным угодьям.

Немаловажным компонентом климата является температура воздуха. В Белгородской области среднегодовая температура воздуха составляет порядка 18,3 – 21,2 °С. Самым холодным месяцем считается январь (от минус 7,2 – 9,2 °С). Прогревание и промерзание почвы составляет один метр.

Важной характеристикой температурного режима считается сумма среднесуточных температур, которая превышает десять градусов. Для нашего региона она составляет примерно 2450⁰ на севере и 2700⁰ на юге. Продолжительность солнечного сияния равна 1800 часам. Тёплая весенняя

погода благоприятно влияет на рост растительной массы, однако в этот период не редки заморозки, которые часты в начале мая. Они вызываются вторжением арктического воздуха и выхолаживанием земли.

Продуктивность растительного сырья определяется количеством выпадаемых осадков. В среднем за год на территории региона выпадает от четырёхсот двадцати до 590 мм осадков. Они распределяются не равномерно, что связано с разнообразием рельефа и наличием крупных лесов. Немного больше выпадает осадков на западных склонах возвышенностей, а также долинах, которые открываются на запад. Запад области является наиболее увлажнённым.

Количество осадков неодинаково и каждый год рознится. Несмотря на это можно указать их примерный диапазон – от 260 – 750 мм. Неустойчивость выпадения осадков часто приводит к засухам.

Зима, в регионе, устанавливается не сразу. Чаще всего в начале зимы погода неустойчивая, часто морозные дни сменяются оттепелью. Переход зимы к весне начинается в марте.

Наступление весны на северо-востоке Белгородской области имеет тенденцию задерживаться на три-пять дней по сравнению с более южными районами. Лето продолжительное, жаркое, пасмурных дней мало. Осень и весна короткие.

По агроклиматическим признакам территория области делится на два района – северо-западный (наиболее холодный) и юго-восточный (более тёплый).

2.4. Характеристика водных ресурсов

Область относится к маловодным регионам. Только около 0,45 % территории занято поверхностными водами (реками, озёрами, искусственными водоёмами).

В Белгородской области берут начало реки бассейнов Азовского и Чёрного морей. Данные реки имеют ледниковое происхождение и текут в меридиоальном направлении с севера на юг. Такие реки как Оскол и Северский Донец имеют хорошо выработанные русла и отчётливые долины. Для более мелких рек характерны несколько другие черты, а именно: слабо выработанные русла, пологие берега, достаточно медленное течение. Эти особенности рек обусловлены физико-географическими условиями. Которые характерны для южной части Среднерусской возвышенности.

В конце апреля – начале мая начинается период летне-осенней межени. Наиболее низкие уровни фиксируются в августе и сентябре. Практически ежегодно устойчивая межень нарушается дождевыми паводками.

Постепенный прогрев рек начинается с середины июня и держится в пределах двадцати – двадцати пяти градусов, но в первых числах декабря реки замерзают. Толщина льда составляет в среднем около сорока сантиметров. Вскрытие рек происходит после начала подъёма воды в последней декаде марта.

На территории Белгородской области протекают, в основном, малые реки, и лишь некоторые из них достигают длины около ста километров. К таким рекам относятся – Оскол, Ворскла, Северский Донец и Тихая сосна.

Белгородская земля бедна озёрами. В большинстве своём они представляют старицы, которые находятся на пойменных террасах. Летом, уровень их вод постепенно понижается, но длительные дожди восполняют их объём (Хижняк, 1980).

Болота в области практически отсутствуют. В основном они располагаются на пониженных участках пойм, в местах выхода ключей и подножия склонов. Также для регулирования поверхностного водного стока в области были созданы водохранилища.

2.5. Характеристика почв

Почвы Белгородской области сформировались в результате действия комплекса условий, которые характерны для лесостепной зоны. Колоссальный вклад в формирование почвенных горизонтов внесли степная и лесная растительность. В этих условиях были сформированы серые лесные почвы и чернозёмы.

Преобладающим типом являются типичные чернозёмы. Они имеют большой запас гумуса и мощный плодородный горизонт. Данный тип земель занимает более тридцати процентов почвенной площади. Также не стоит забывать об оподзоленных и выщелоченных чернозёмах, которые наряду с типичными составляют основную часть земель региона.

Почвы юго-востока области представлены обыкновенными чернозёмами. Мощность перегнойного горизонта у них колеблется в пределах от пятидесяти до семидесяти сантиметров. Северная часть правобережного Поосколья представлена массивами серо-лесных почв. Нередко по области встречаются солонцы и солончаки. Причиной засоления почв является близкое залегание к поверхности грунтовых вод, богатых минеральными солями.

Территорию пойменных террас образуют аллювиально-луговые почвы. В основе их образования лежит переработка речных отложений, которые образовались за счёт накопившейся органики на днищах долин во время половодья. Эти почвы очень плодородны и образованные ими площади представляют ценнейшие сенокосные угодья и пастбища (Петин, 2002).

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор жуков осуществлялся преимущественно в широколиственных лесах, расположенных на юге Среднерусской возвышенности. Определение местоположения выборок проводилось с помощью навигатора Статус GPS 7.5.162. Размер и площадь биотопов, которые заняты популяциями жука-олени, определялись по карте.

Исходя из того, что данный вид жуков является природоохранным, проводился ограниченный сбор самцов и самок *L. cervus*. Для исследований в области морфометрии были взяты коллекционные экземпляры, которые хранятся в криобанке НИЦ геномной селекции НИУ «БелГУ». Для белкового анализа был проведён новый сбор жуков ручным способом, поскольку из-за быстрой деградации белковой молекулы возможно повреждение исследуемого материала, а следовательно – неточность проводимой работы.

Для того, чтобы получить более-менее полную картину исследуемых популяций, было принято решение объединить их в четыре группы, которые охватывают некоторые районы Белгородской области. Первая группа объединяет популяции, собранные в городе Белгород и в Белгородском районе, вторая – Борисовский район (заповедник «Лес на Ворскле»), третья и четвёртая – Новооскольский (заповедник «Стенки Изгорья») и Старооскольский районы соответственно (Рис.6).

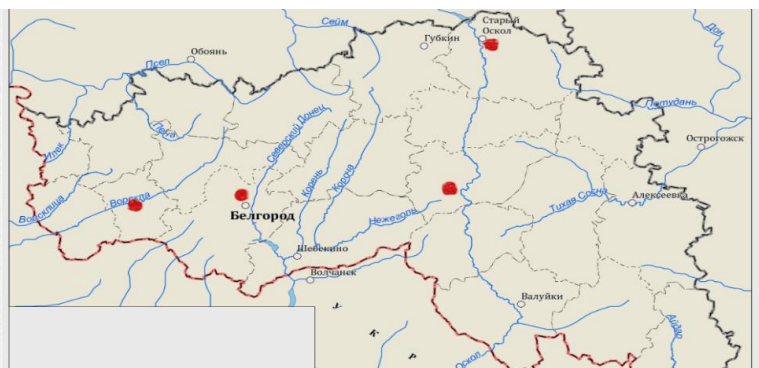


Рис. 6. Карта схема Белгородской области с обозначенными пунктами исследования

3.1. Методика морфометрического анализа

Для оценки состояния природных популяций был использован морфометрический метод. Он основан на измерениях наиболее значимых для исследователя частях тела насекомого. В нашем случае у жуков-оленей были измерены с помощью штангенциркуля следующие части тела:

- длина головы (LH)
- длина груди (LB)
- длина надкрылий (LBe)

Общая длина тела насекомого вычислялась по формуле: $L=LH+LB+LBe$. Отдельно были сделаны промеры верхних челюстей (LJ) у самцов *L. cervus*. Параметры измерений тела жука-олени представлены на рисунке 7.

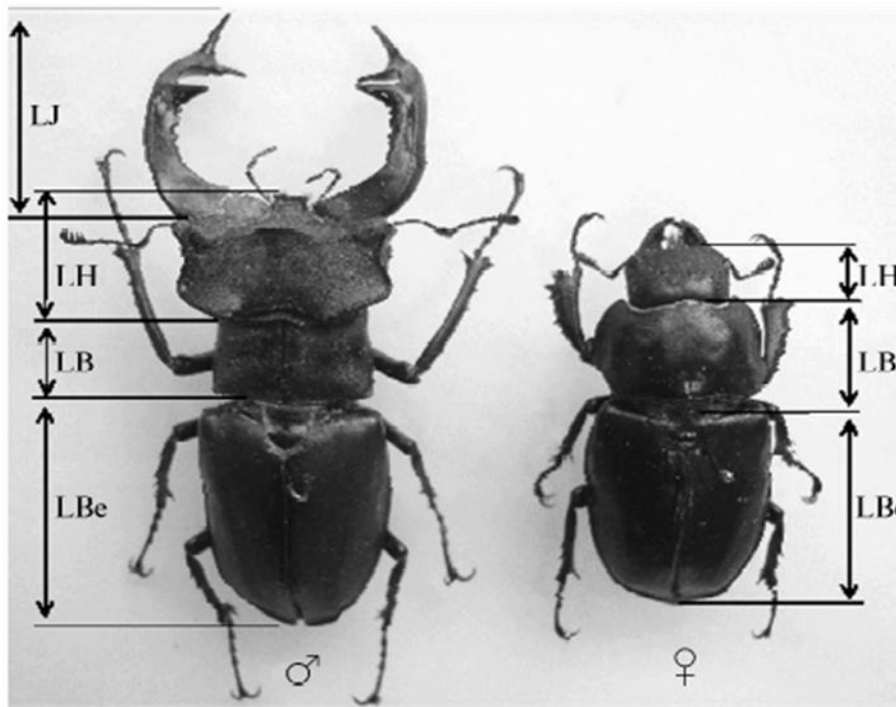


Рис. 7. Схема измерений частей тела *L. cervus* (по Снегин 2011)

Нами были взяты как абсолютные значения (представлены выше), так и индексы – отношение взятых нами параметров друг к другу. Для вычисления индексов были взяты следующие категории данных: длина головы к длине

тела, длина груди к длине тела, длина надкрылий к длине тела и отдельно у самцов отношение длины рогов к длине тела. После проведения измерений провели статистическую обработку данных.

3.2. Методика электрофореза белков в полиакриламидном геле (ПААГ)

Электрофорез в полиакриламидном геле проводили по методике Мауера (1974) и Остермана (1981) в вертикальных пластинках полиакриламидного геля (ПААГ) в камере VE-20 (Helicon, Россия).

Вначале велась пробоподготовка материала исследования. Для выделения белков использовались грудные мышцы жуков-олений, которые после изъятия замораживались при температуре (-20°C).

Перед проведением электрофореза в ПААГ от замороженных проб пинцетом отбирали кусочки примерно равные 20 мг. После этого проводили гомогенизацию в ступке с добавлением 40% раствора сахарозы и раствора бромфенолового синего (данный краситель используется в качестве метки, без которой невозможно проследить окончание электрофореза).

После этого данную суспензию подвергали заморозке в течение суток, а затем проводили осаждение с помощью центрифуги при 8000 об/мин. в течении 40 минут при температуре 5°C .

Электрофорез белков проводился в 10 % разделяющем ПААГ. Данный гель состоит из двух слоёв. Первый – верхний крупнопоровый или концентрирующий гель. Он предназначен для концентрации белков, растворимых в воде, на одном уровне перед началом разгонки. Второй – нижний мелкопоровый или разделяющий гель, в котором происходит разгонка белков.

Кюветы электрофоретических камер заполняли 10%-ным разделяющим полиакриламидным гелем. Затем очень осторожно, с помощью пипетки, наслаивали дистиллированную воду. Процесс полимеризации геля происходит приметно около 30-40 минут. Для успешной полимеризации

обязательно добавляли персульфат аммония и тетраметилэтилендиамин (ТЕМЭД). Об окончании реакции свидетельствует появление чёткой границы между дистиллированной водой и гелем. После этого воду отбирают фильтровальной бумагой. Затем в кювету доливают раствор крупнопорового геля и погружают в него гребёнки, для того чтобы сформировались лунки в геле. В это время произошла полимеризация в верхнем концентрирующем геле за счёт фотохимической реакции в присутствии рибофлавина.

После окончания реакции гребёнки осторожно вынимали и камеру помещали в электродный Трис-глициновый буфер pH=8,3. Этим же буфером заливают и катодную часть камеры. Схемы для приготовления различных растворов для электрофореза в ПААГ приведены в таблицах 1 и 2.

Таблица 1

Компоненты для проведения электрофореза изоферментов в ПААГ

| Раствор | Составляющие компоненты | Количество вещества |
|-------------------------------|-------------------------|---------------------|
| А pH = 8,9 | НСI (1 н раствор) | 48 мл |
| | Трис | 36,6 г |
| | Вода | до 100 мл |
| В pH = 6,7 | НСI (1 н раствор) | 48 мл |
| | Трис | 5,98 г |
| | Темед | 0,46 мл |
| | Вода | до 100 мл |
| С | Акриламид | 28 г |
| | Бисакриламид | 0,735 г |
| | Вода | до 100 мл |
| Д | Акриламид | 10 г |
| | Бисакриламид | 2,5 г |
| | Вода | до 100 мл |
| Е | Рибофлавин | 4 мг |
| | Вода | до 100 мл |
| F | Сахароза | 40 мг |
| | Вода | до 100 мл |
| Электродный буфер pH = 8,3 | Трис | 2,9 г |
| | Глицин | 13,8 г |
| | Вода | до 1,2 |

Под буферный раствор в готовые лунки вносили по 15 мкл гомогената. После этого камеру подключали к источнику питания. Электрофорез проходил от трёх до четырёх часов, при напряжении 200 В и температуре среды порядка 4⁰С.

Законченным считается только тот электрофорез, метка которого вышла в буфер, а сами белки разделились после этого в течении 10-15 минут. Иначе из-за сближения аллелей чтение белковых блоков оказалось бы затруднено. После электрофореза гель вынимали, и проводили окраску на необходимые ферменты (Хедрик, 2003).

Окраску белков на эстеразы проводили по схеме описанную в пособиях. Для начала гель подвергали инкубации в растворе 3% борной кислоты в течении 15 минут. После этого гель был выдержан в растворе 0,1 М буфера Трис-НСl рh=7,8 с добавлением красителя прочного красного (FastRed) и α -нафтилацетата (Корочкин и др. 1977; Лойда и др. 1982; Остерман, 2007). Схема компонентов для ферментативной реакции приведена в таблице 3.

Таблица 2

Объёмы растворов, необходимые для приготовления гелей различных концентраций

| Концентрация геля (%) | Исходные растворы (мл) | | | |
|--------------------------------------|------------------------|------|------------------|--------|
| Мелкопоровый (разделяющий) гель | | | | |
| Раствор | А | С | Н ₂ О | ПФ |
| 7,5 | 4,8 | 8,5 | 20,8 | 55 мкл |
| 8,0 | | 9,6 | | |
| 9,0 | | 10,7 | | |
| 10,0 | | 11,9 | | |
| Крупнопоровый (концентрирующий) гель | | | | |
| Раствор | В | Д | Е | Ф |
| | 1 | 3 | 1 | 3 |

Схема компонентов для ферментативной реакции

| Фермент | Составляющие компоненты | Количество вещества |
|----------|---|---------------------|
| Эстеразы | α -нафтилацетат (растворенный в ацетоне) | 10 мг |
| | Прочный красный TR | 3 мг |
| | 0,1 М буфер Tris-HCl pH 7,8 | 100мл |

3.3. Методы статистической обработки

После получения необходимых данных по морфометрии нами была проведена статистическая обработка по следующим формулам:

Средняя арифметическая – величина, которая вычисляется как сумма всех чисел делённое на их количество:

$$M = \frac{\sum V}{n} \quad (3.3.1)$$

где, M – средняя арифметическая; \sum - знак суммирования; V – дата, результат первичного измерения признака у каждого объекта в исследуемой группе; n – число объектов в группе.

Ошибка средней арифметической вычисляется по следующие формуле:

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \quad (3.3.2)$$

где, σ – среднее квадратическое отклонение; n – объём выборки.

Среднее квадратическое отклонение – это показатель, который отражает степень разнообразия по изучаемому признаку:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (V - M)^2}{n - 1}} \quad (3.3.3)$$

где, σ – среднее квадратическое отклонение, V – дата, M – средняя арифметическая, $n-1$ – число степеней свободы, равное числу объектов в группе без одного.

Зависимость между признаками оценивали с помощью коэффициента корреляции:

$$r = \frac{\Sigma a_x * a_y}{\sqrt{\Sigma a_x^2 * \Sigma a_y^2}} \quad (3.3.4)$$

где, $a_x = V_x - M_x$ и $a_y = V_y - M_y$

Ошибка коэффициента корреляции:

$$m_r = \sqrt{\frac{1 - r^2}{n - 2}} \quad (3.3.5)$$

где, r^2 – коэффициент корреляции в квадрате; n – число пар значений для вычисления коэффициента корреляции.

Достоверность полученных данных оценивалось по критерию Фишера для малочисленных выборок:

$$F = \frac{(M_1 - M_2)^2}{\sigma_z^2} * \frac{n_1 - n_2}{n_1 + n_2} \geq F_{st}(v_1 = 1; v_2 = n_1 - n_2 - 2) \quad (3.3.6)$$

где, F – критерий достоверности по Фишеру; $M_1 - M_2$ – разность средних арифметических; n_1 и n_2 – объемы выборок; C_1 и C_2 – дисперсия центральных отклонений первой и второй выборок; v_1 и v_2 – число степеней свободы

Для анализа генетической и фенетической изменчивости использовались следующие формулы:

Теоретически ожидаемая гетерозиготность:

$$He = 1 - \sum p_i^2 \quad (3.3.7)$$

где, p_i – частота i -аллеля

Коэффициент инбридинга (Fixation index)

$$F = 1 - \frac{H_o}{H_b} \quad (3.3.8)$$

Информационная мера разнообразия (индекс Шеннона-Уивера):

$$I_{sh} = - \sum p_i * \ln * p_i \quad (3.3.9)$$

где p_i – частота i -аллеля

Эффективное число аллелей в выборке

$$A_e = \frac{1}{1 - H_e} \quad (3.3.10)$$

где, H_e – теоретически ожидаемая гетерозиготность (Зверев, 2013; Снегин, 2016).

ГЛАВА 4. ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Первоначальным этапом исследования явилась оценка морфологических особенностей между разными популяциями самцов и самок жука-оленя. Из приложения 1 видно, что наибольший размер мандибул наблюдается у самцов первой группы (Белгород), а наименьшее значение соответствует самцам второй группы (с. Борисовка – «Лес на Ворскле»). Так же обстоит дело с длиной надкрылий и общей длиной тела насекомого. Индексы по всем заявленным показателям практически не отличаются между популяциями. Самые крупные самки были собраны в 3 группе («Старый Оскол»), а самые мелкие – четвёртой («Новый Оскол»). Рассматривая значения индексов, самым отличным является отношение длины головы к длине тела. Он наибольший у третьей группы (табл. 1 Приложения 1).

По результатам Однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) было выявлено, что межгрупповые вариации некоторых групп признаков имеют достоверные отличия. У самцов таковыми являются: длина надкрылий и длина тела. У самок же: длина надкрылий, длина тела, отношение длины груди к длине тела. Отсутствие других достоверных межгрупповых отличий говорит о подобии исследуемых популяций по данным признакам (табл. 2 Приложения 2).

Следующим моментом явилось выявление степени зависимости основных параметров тела в популяции жука-оленя, как у самцов, так и у самок. Для этого для десяти различных вариаций признаков был посчитан коэффициент корреляции и ошибка коэффициента корреляции. Исходя из данных, представленных в приложении 3 можно сказать, что корреляция отсутствует у самцов по признакам – длина головы к длине груди у Старооскольской группы, а у самцов из Новооскольской популяции отсутствует корреляция между размером мандибул и числом зубчиков на них. У самок из Белгородской популяции корреляция отсутствует в ряду

признаков: длина головы с длиной груди и длина груди с длиной надкрылий. В популяциях Борисовского района и Старооскольского районов отсутствует корреляция в ряду признаков: длина головы с длиной тела, длина груди с длиной надкрылий (табл. 3 Приложения 3).

Для оценки исследуемых нами популяций был взят признак – число зубчиков на мандибулах. Нами было выделено 60 различных вариантов. В результате проведённого анализа была получена таблица, в которой показана генетическая изменчивость всех четырёх популяций. Из таблицы видно, что индекс Шеннона не велик, что указывает на низкую изменчивость популяций по данному признаку. Тем не менее, ожидаемая гетерозиготность выше в Борисовском районе, меньше всех в Старом Осколе. Исходя из этого, можно сказать, что наиболее разнообразной является популяцией популяция из Борисовки, а более мономорфной – группа из Старого Оскола (табл. 4).

Таблица 4

Анализ срастания зубчиков на мандибулах

| Популяции | <i>N</i> (число особей) | <i>I</i> (индекс Шеннона) | <i>He</i> (теоретически ожидаемая гетерозиготность) |
|-----------------------|----------------------------|------------------------------|--|
| Белгород | 100 | 0,342±0,03 | 0,215±0,02 |
| Борисовский район | 12 | 0,36±0,03 | 0,234±0,02 |
| Новооскольский район | 10 | 0,353±0,04 | 0,233±0,03 |
| Старооскольский район | 33 | 0,283±0,03 | 0,181±0,02 |

Фенетическое расстояние по количеству зубчиков на мандибулах вычислялось с помощью программы Mega 6. На представленной дендрограмме чётко видны два основных кластера. Наиболее близкими популяциями по количеству зубчиков можно считать первую и третью (Белгород и Старый Оскол соответственно), наиболее обособленную – четвёртую (Новый Оскол). Всё это может говорить о различии условий среды, которые действуют на популяции (Рис. 8).

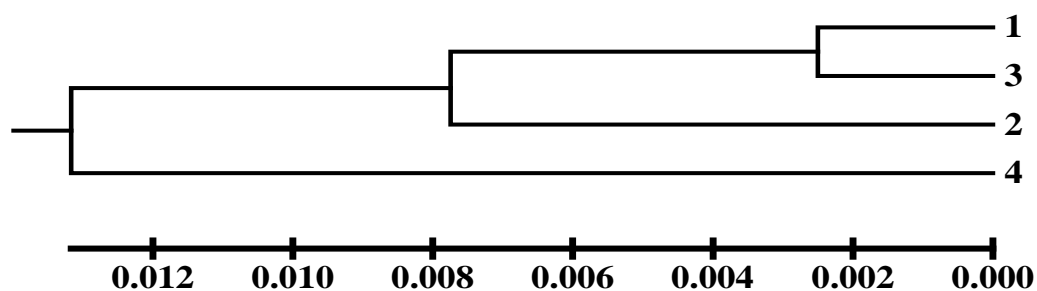


Рис. 8. Дендрограмма генетических расстояний по Неи (Nei, 1972) (UPGMA) между популяциями *L. cervus* по количеству зубчиков на мандибулах: 1 – Белгород; 2 – Борисовский район; 3 – Старооскольский район; 4 – Новооскольский район

В дополнение к выше изложенному был сделан генетический анализ по локусу неспецифических эстераз. Было выделено 2 аллеля, дающих три генотипические комбинации (Рис. 9).

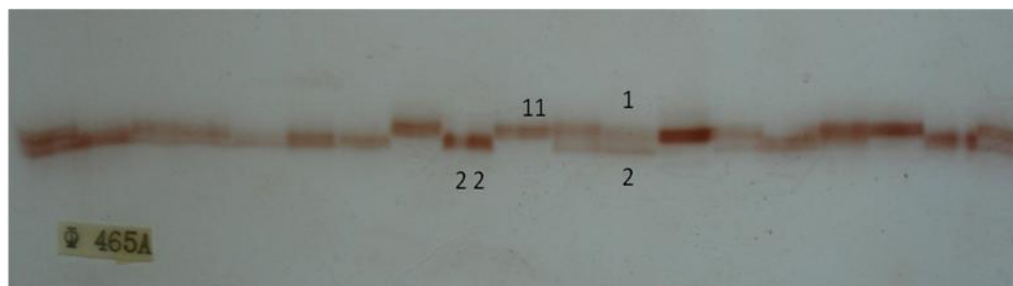


Рис. 9. Локус не специфических эстераз

Исходя из полученных данных видно, что эффективное число аллелей приближается к 2, индекс Шеннона находится на достаточно высоком уровне, что говорит о генотипическом разнообразии исследуемых групп. Фактическая гетерозиготность больше теоретически ожидаемой, что говорит об устойчивости популяций. Наибольшее значение фактической гетерозиготности наблюдается в Борисовке, а наименьшая – в Белгороде. Коэффициент инбридинга во всех группах незначительный, что свидетельствует об отсутствии близкородственного скрещивания и ярко выраженной панмиксии (табл. 5).

Показатели генетического разнообразия по локусу не специфических эстераз

| Популяции | <i>N</i> | <i>Aa</i> | <i>Ae</i> | <i>I</i> | <i>Ho</i> | <i>He</i> | <i>F</i> |
|-----------------------|----------|-----------|-----------|----------|-----------|-----------|----------|
| г. Белгород | 19 | 2,000 | 1,870 | 0,658 | 0,421 | 0,465 | 0,095 |
| Борисовский район | 60 | 2,000 | 1,935 | 0,676 | 0,517 | 0,483 | -0,069 |
| Старооскольский район | 15 | 2,000 | 1,867 | 0,657 | 0,467 | 0,464 | -0,005 |
| Новооскольский район | 55 | 2,000 | 1,997 | 0,692 | 0,455 | 0,499 | 0,090 |

Примечание: *N*– число особей; *Aa* – среднее число аллелей в выборке; *Ae*– эффективное число аллелей; *I* – индекс Шеннона; *Ho* – фактическая гетерозиготность; *He* – теоритически ожидаемая гетерозиготность; *F*– коэффициент инбридинга

Рассматривая генетическое расстояние между популяциями по локусу неспецифических эстераз можно сказать, что на дендрограмме отчётливо видны два основных кластера, причём 2, 3, 4 группы образуют один кластер, а 1 группа остаётся обособленной. Это говорит о том, что 1 группа (Белгород) является наиболее генетически удалённой по сравнению с остальными, а 2 и 3 наиболее родственными по данному признаку. Тем не менее, генетические расстояния между группами невелики, что говорит о том, что между популяциями происходит интенсивный обмен генами и все изученные группы можно представить, как единую панмиктическую популяцию. Стоит отметить, что дендрограмма генетических расстояний по локусу не специфических эстераз никак не соотносится с дендрограммой по количеству зубчиков на мандибулах. Эти отличия обусловлены тем, что в основе генетических расстояний лежит процесс дрейфа генов, а в основе фенетических – естественный отбор, поэтому генетические расстояния лучше отражают степень родства (Рис.10.)

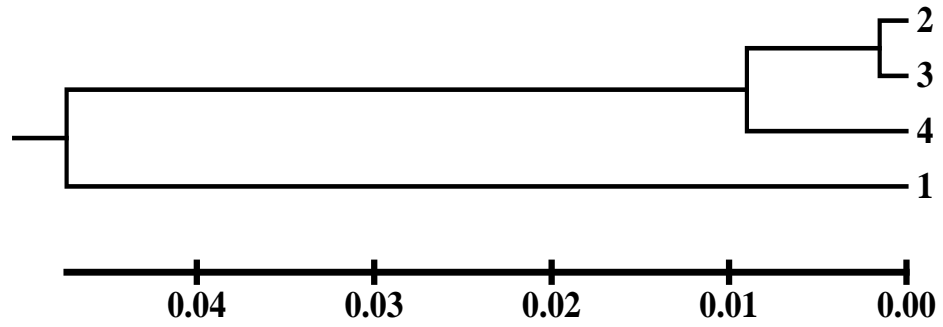


Рис. 10. Дендрограмма генетических расстояний по Неи (Nei, 1972) (UPGMA) между популяциями *L. cervus* по локусу эстераз: 1- Белгород; 2- Борисовский район; 3-Старооскольский район; 4 – Новооскольский район

ВЫВОДЫ

1. Наибольший размер мандибул наблюдается в популяциях Белгорода и Нового Оскола, а наименьшее значение соответствует самцам в популяции «Лес на Ворскле». Так же обстоит дело с длиной надкрылий и общей длиной тела насекомого.

2. Достоверные межгрупповые отличия у самцов выявлены по признакам: длина надкрылий и длина тела. У самок же: длина надкрылий, длина тела, отношение длины груди к длине тела. По остальным признакам группы статистически значимо не отличаются.

3. Большинство морфометрических параметров коррелируют между собой. Исключения составляют в некоторых группах: длина головы с длиной надкрылий, длина груди с длиной надкрылий и длина головы к длине тела.

4. По результатам фенетического анализа обособленной популяцией является популяция Нового Оскола, наиболее близкими – популяции Белгорода и Старого Оскола. Во всех популяциях индекс Шеннона находится в пределах 2, что указывает на низкую изменчивость популяций по используемому признаку. Наиболее высокое значение гетерозиготности наблюдается в Борисовке, наименьшее – в Старом Осколе. Исходя из этого можно сказать, что наиболее разнообразной является популяция из Борисовки, а более мономорфной – группа из Старого Оскола.

5. По локусу неспецифических эстераз индекс Шеннона находится на достаточно высоком уровне, что говорит о генотипическом разнообразии исследуемых групп. Наибольшее значение фактической гетерозиготности наблюдается в Борисовке, а наименьшая в Белгороде. Коэффициент инбридинга во всех группах незначительный, что свидетельствует об отсутствии близкородственного скрещивания и ярко выраженной панмиксии. Дендрограмма генетического расстояния свидетельствует об обособленности популяции жуков в Белгороде, а наиболее близкими являются популяции Старооскольского и Борисовского районов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антимонов, Н. А. Природа Белгородской области [Текст] : Учеб. пособие / Н. А. Антимонов. – Белгород, 1985. – 325 с.
2. Гиляров, А. М. Популяционная экология [Текст] : Учеб. пособие / А. М. Гиляров. – М.: Издательство МГУ, 1990. – 191 с.
3. Гребенников, В.С. Тайны мира насекомых [Текст] : Учеб. пособие / В. С. Гребенников. – Новосибирск, 2000. – 273 с.
4. Захваткин, Ю. А. Курс общей энтомологии [Текст] : Учеб. пособие / Ю. А. Захваткин. – М.: Колос, 2001. – 376 с.
5. Зверев, А. А. Статистические методы в биологии [Текст] : Учебно-методическое пособие / А. А. Зверев, Т. Л. Зефирова. – Казань, 2013. – 42 с.
6. Корочкин, Л. И. Генетика изоферментов [Текст] : Учеб. пособие / Л. И. Корочкин, О. Л. Серов, А. И. Пудовкин, и др. – М.: «Наука», 1977. – 275 с.
7. Остерман, Л. А. Методы исследования белков и нуклеиновых кислот: Электрофорез и ультрацентрифугирование [Текст] : Практическое пособие / Л. А. Остерман. – М.: Наука, 2007. – 288 с.
8. Петин, А. Н. Экология Белгородской области [Текст]: Учеб. пособие / А. Н. Петин, Л. Л. Новых, В. Н. Петина, Е. Г. Глазунов. – М.: Изд-во МГУ, 2002. – 288 с.
9. Снегин, Э. А. Анализ динамики генетической структуры популяций жука-оленья (*Lucanus cervus* L.) на основе аллозимной изменчивости и RAPD – маркеров [Текст] / Э. А. Снегин // Известия Тульского государственного университета. Естественные науки. – 2011. № 2. – С. 355-362.
10. Снегин, Э. А. Оценка жизнеспособности популяций жука-оленья *Lucanus cervus* L., 1758 в условиях лесостепного ландшафта [Текст] / Э. А. Снегин // Евразийский энтомологический журнал. – 2011. – № 10 (2). – С. 137-142.
11. Снегин, Э. А. Практикум по биометрии [Текст]: Учеб. пособие / Э. А. Снегин. – Белгород: И Д «Белгород» НИУ «БелГУ», 2016. – 56 с.

12. Хедрик, Ф. Генетика популяций [Текст] : Учеб. пособие / Ф. Хедрик. – М.: Техносфера, 2003. – 592 с.
13. Хижняк, А. А. Приосколье [Текст] : Учеб. пособие / А. А. Хижняк. – Воронеж, 1984. – 95 с.
14. Хижняк, А. А. Природные ресурсы земли Белгородской [Текст] : Учеб. пособие / А. А. Хижняк. – Воронеж, 1980. – 90 с.
15. Чернышев, В. Б. Суточные ритмы активности насекомых [Текст] : Учеб. пособие / В. Б. Чернышев. – М.: Изд-во МГУ, 2000. – 216 с.
16. Чернышев, В. Б. Экология насекомых [Текст] : Учеб. пособие / В. Б. Чернышев. – М.: Изд-во МГУ, 1996. – 304 с.
17. Шарова, И. Х. Зоология беспозвоночных [Текст] : Учеб. пособие / И. Х. Шарова. – М.: ВЛАДОС, 2002. – 592 с.
18. Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные [Текст] : Официальное издание / А. В. Присный. – Белгород, 2004. – 532 с.
19. Природные ресурсы и окружающая среда Белгородской области [Текст] : справочное издание / П. М. Авраменко, П. Г. Акулов, Ю. Г. Атанов и др.; под ред. С. В. Лукина. – Белгород, 2007. – 556 с.
20. Akaike, H. A new look at the statistical model identification [Текст] / H. Akaike // IEEE Trans. Automat. Contr. – 2007. Vol. 19, № 5. – P. 716-723.
21. Anderson, S. E. Template based automatic recognition of bird song syllables from continuous recordings [Текст] / S. E. Anderson // Journal of the Acoustical Society of America. – 2010. – Vol. 100, № 25. – P. 1209-1219.
22. Block, M. Developmental costs of rapid growth in a damselfly [Текст] / M. Block, M. Campero, R. Stoks // Ecol. Entomol. – 2008. Ecol. Vol. 33, № 12. – P. 313-318.
23. Bruno, P. Monitoring of odor compounds produced by solid waste treatment plants with diffusive samplers [Текст] / P. Bruno, M. Caselli, G. de Gennaro, M. Solito, M. Tutino // Waste Management. – 2007. – Vol. 27, № 7. – P. 539-544.

24. Bruno, P. Monitoring of volatile organic compounds in non-residential indoor environments [Текст] / P. Bruno, M. Caselli, G. de Gennaro // *Indoor Air*. – 2008. – Vol. 18, № 18. – P. 250-256.
25. Bubler, H. Vacuum cleaning for conservationists: a new method for inventory of *Osmodermaeremita* (Scop., 1763) (Coleoptera: Scarabaeidae) and other inhabitants of hollow trees in Natura 2000 areas [Текст] / H. Bubler, J. Muller // *Journal of Insect Conservation*. – 2011. – Vol. 13, № 13. – P. 355-359.
26. Campanaro, A. Monitoring of *Lucanus cervus* (Coleoptera, Lucanidae) by means of remains of predation [Текст] / A. Campanaro // *Entomol. Gen.* – 2009. Vol. 17, № 4. – P. 18-22.
27. Chesmore, E. D. Application of time domain signal coding and artificial neural networks to passive acoustical identification of animals [Текст] / E. D. Chesmore // *Applied Acoustics*. – 2001. – Vol. 62, № 6. – P. 1359-1374.
28. Chesmore, E. D. Automated identification of field-recorded songs of four British grasshoppers using ucanidaecs signal recognition [Текст] / E. D. Chesmore, E. Ohya // *Bulletin of Entomological Research*. – 2004. – Vol. 94, № 9. – P. 319-330.
29. Cotter, S. C. Male morph predicts investment in larval immune function in the dung beetle, *Onthophagus Taurus* [Текст] / S. C. Cotter, M. Beverige, L. W. Simmons // *Behav. Ecol.* – 2008. Vol. 19, № 5. – P. 331-337.
30. Crook, D. J. Development of a host-based semiochemical lure for trapping emerald ash borer *Agrilusplanipennis* (Coleoptera: Buprestidae) [Текст] / D. J Crook, A. Khrimian, J.A Francese, I. Fraser, T. M. Poland, A. J Sawyer, V. C. Mastro // *Environmental Entomology*. – 2008. – Vol. 3, № 3.-P. 356-365.
31. Emlen, D. J. Costs and the diversification of exaggerated animal structures [Текст] / D. J. Emlen // *Science*. – 2001. Vol. 291, № 85. – P. 1534-1536.
32. Emlen, D. J. Evolution of sexual dimorphism and male dimorphism in the expression of beetle horns: phylogenetic evidence for modularity, evolutionary lability, and constrain [Текст] / D. J. Emlen. J. Hunt, L. W. Simmons // *Am. Nat.* (Suppl.). – 2010. Vol. 166, № 5. – P. 42-68.

33. Emlen, D. J. The development and evolution of exaggerated morphologies in insects [Текст] / D. J. Emlen, H. F. Nuhout // *Annu. Rev. Entomol.* – 2009. Vol. 45, № 15. – P. 661-708.
34. Farr, I. Automated Lucanidae detection and identification of wood-boring insects for quarantine screening and insect ecology [Текст] / I. Farr, E. D. Chesmore // *Proceedings of the International Conference on Bioacoustics.* – 2011. – Vol. 29, № 9. – P. 201-208.
35. Fielding, A. H. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models [Текст] / A. H. Fielding, J. F. Bell // *Envir. Cons.* – 2005. Vol. 24, № 2. – P. 38-49.
36. Gange, A. C. Sampling insects from roots [Текст] / A. C. Gange // *Insect Sampling in Forest Ecosystems.* 2008. – Vol. 13, № 3. – P. 16-35.
37. Gärdenfors, U. Classifying threatened species at national versus global levels [Текст] / U. Gärdenfors // *Trends in Ecology and Evolution.* – 2014. – Vol. 16, № 5. – P. 511-516.
38. Hardersen, S. Seasonal variation of wings potallometry in *Calopteryx splendens* [Текст] / S. Hardersen // *Ethol. Ecol. Evol.* – 2010. – Vol. 22, № 2. – P. 365-373.
39. Hardersen, S. The role of behavioural ecology of damselflies in the use of fluctuating asymmetry as a bioindicator of water pollution [Текст] / S. Hardersen // *Ethol. Ecol. Evol.* – 2000. – Vol. 25, № 25. – P. 45-53.
40. Harvey, D. J. Development of non-invasive monitoring methods for larvae and adults of the stag beetle, *Lucanus cervus* [Текст] / D. J. Harvey, C. J. Hawies, A. C. Gange, P. Finch, D. Chesmore, I. Farr // *Insect Conserv. Diver.* – 2011. Vol. 4, № 2. – P. 4-14.
41. Harvey, D.J. Aspects of the Biology and Ecology of the Stag Beetle (*Lucanus cervus*) [Текст] / J. D. Harvey // Unpublished PhD thesis, University of London, UK. – 2007. – Vol. 4, № 4. – P. 4-14.

42. Harvey, J. D. Development of non-invasive monitoring methods for larvae and adults of the stag beetle, *Lucanus cervus* [Текст] / J. D. Harvey // *Insect Conservation and Diversity*. – 2011. – Vol. 4, № 4. – P. 4-14.
43. Hawes, C. J. The stag beetle *Lucanus cervus* L. (Coleoptera: Lucanidae) in the county of Suffolk (England): distribution and monitoring [Текст] / C.J. Hawes // *Proceedings of the 3rd Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxyllic Beetles*. – 2005. – Vol. 51, № 2. – P. 51-67.
44. Hawes, C.J. The stag beetle *Lucanus cervus* (L.) (Coleoptera: Lucanidae) in the County of Suffolk (England): Distribution and monitoring [Текст] / C.J. Hawes // *Proceedings of the 3rd Lucanidae and Workshop on the conservation of saproxyllic Beetles*. – 2005. – Vol. 11, № 7. – P. 51-67.
45. Hazel, W. N. A polygenic model for the evolution and maintenance of conditional strategies [Текст] / W. N. Hazel, R. Smock, M. D. Johnson // *Proc. R. Soc. Lond.* – 2012. Vol. 242. № 28. – P. 181-187.
46. Hernandez-Sanchez, G. Attractiveness for *Ceratitiscapitata* (Wiedemann) (Dipt., Tephritidae) of mango (*Mangifera indica*, cv. Tommy Atkins) airborne terpenes [Текст] / G. Hernandez-Sanchez, I. Sanz-Berzosa, V. Casanaginer, E. Primo-Yufera // *Journal of Applied Entomology*. – 2008. – Vol. 125, № 25. – P. 189-192.
47. Kašić-Lelo, M. Basic sexual characteristics and sex ratio of *Cetonia aurata* (Linnaeus, 1761) (Coleoptera: Cetoniidae, Cetoniinae) in some populations south regions of Bosnia and Herzegovina and neighboring states [Текст] / M. Kašić-Lelo // *Department for Biology of Faculty of Science, Sarajevo. (MSc Thesis, manuscr.) [in Bosnian]*. – 2010. – Vol. 3, № 4. – P. 172-175.
48. Kawano, K. Genera and allometry in the stag beetle family Lucanidae, Coleoptera [Текст] / K. Kawano // *Ann. Entomol. Soc. Am.* – 2009. Vol. 93, № 24. – P. 198-207.
49. Knell, R. J. The limits of the elaboration: curved allometries reveal the constraints on mandible size in stag beetles [Текст] / R. J. Knell, J. C. Pomfret, J. L. Tomkins // *Proc. R. Soc. Lond.* – 2011. Vol. 271, № 38. – P. 523-528.

50. Knell, R. J. On the analysis of non-linear allometries [Текст] / R. J. Knell // *Ecol. Entomol.* – 2009. Vol. 34, № 15. – P. 1-11.
51. Kodric-Brown, A. The allometry of ornaments and weapons [Текст] / A. Kodric-Brown, R. M. Sibly, J. H. Brown // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2006. Vol. 103, № 74. – P. 8733-8738.
52. Kopke, D. Does egg deposition by herbivorous pine sawflies affect transcription of sesquiterpene synthases in pine [Текст] / D. Kopke, R. Schroder, H. M. Fischer, J. Gershenson, M. Hilker, A. Schmidt // *Planta.* – 2008. – Vol. 228, № 35. – P. 427-438.
53. Kotiaho, S. The discrimination of alternative male morphologies [Текст] / S. Kotiaho, J. L. Tomkins // *Behav. Ecol.* – 2008. Vol. 12, № 4. – P. 553-557.
54. Lagarde, F. Polymorphism and fighting performance of stag beetle (*Lucanus cervus*) males [Текст] / F. Lagarde, J. Corbin, C. Goujon, M. Poisbleau // *Revue D'Ecologie La Terre et La Vie.* – 2008. – Vol. 60, № 19. – P. 127-137.
55. Li, S. Q. Influence of larval frass extracts on the oviposition ucanida of *Monochamus alternatus* (Col., Cerambycidae) [Текст] / S. Q. Li, Z. N. Zhang // *Journal of Applied Entomology.* – 2006. – Vol. 130, № 25. – P. 177-182.
56. Maes, D. Prediction of butterfly diversity hotspots in Lucanid: a comparison of statistically-focused and land use-focused models [Текст] / D. Maes, M. Gilbert, N. Titeux, P. Goffart // *J. Biogeogr.* – 2010. – Vol. 30, № 11. – P. 1907-1920.
57. Mamonov, G. The great European stag beetle – its past and its future [Текст] / G. Mamonov // *The Bulletin of the Amateur Entomologists' Society.* – 2005. – Vol. 50, № 15. – P. 157-163.
58. Pratt, C. An investigation into the status history of the stag beetle *Lucanus cervus* L (Lucanidae) in Sussex [Текст] / C. Pratt. // *The Coleopterist.* – 2005. – Vol. 9, № 3. – P. 75-90.
59. Ranius, T. A comparison of three methods to survey saproxylic beetles in hollow oaks [Текст] / T. Ranius, N. Jansson // *Biodiversity and Conservation.* – 2007. – Vol. 11, № 5. – P. 1759-1771.

60. Rink, M. Habitatpräferenzen des Hirschkäfers *Lucanus cervus* (Lucanida, 1758) in der Kulturlandschaft – eine methoden kritische Analyse (Coleoptera: Lucanidae) [Текст] / M. Rink // Entom. Zeitschr. – 2006. – Vol. 116, № 11. – P. 228-234.
61. Rink, M. Radio-telemetric monitoring of dispersing stag beetles: implications for conservation [Текст] / M. Rink, U. Sinsch // Journal of Zoology. – 2006. – Vol. 272, № 28. – P. 235-243.
62. Sagarin, R. D. The abundant centre distribution: to what extent is it a biogeographical rule [Текст] / R. D. Sagarin, S. D. Gaines // Ecology Letters. – 2011. – Vol. 5, № 5. – P. 137-147.
63. Shelly, T. E. Mating success of male Mediterranean fruit flies following exposure to two sources of alpha copaene, manuka oil and mango [Текст] / T. E. Shelly, A. N. Cowan, J. Edu, E. Pahio // Florida Entomologist. – 2008. – Vol. 91, № 3. – P. 9-15.
64. Snegin, E. A. Analysis of Gene Flow between Generations of Various Years in Population of Stag Beetle (*Lucanus Cervus* L.) Based on RFLP and ISSR DNA Markers [Текст] / E. A. Snegin // Advances in Environmental Biology. – 2014. Vol. 8, № 13. – P. 9-12.
65. Snegin, E. A. Evaluation of population viability of stag beetle *Lucanus cervus* L., 1758 in conditions of forest-steppe landform [Текст] / E. A. Snegin // Eurasian entomologic magazine. – 2010. Vol. 10, № 2. – P. 137-142.
66. Sprecher-Uebersax, E. Studien zur Biologie und Phänologie des Hirschkäfers im Raum Basel: mit Empfehlungen von Schutzmassnahmen zur Erhaltung und Fordernung des Bestandes in der Region (Coleoptera: Lucanidae, *Lucanus cervus* L.) [Текст] / E. Sprecher-Uebersax // Doctoral dissertation, Basel University. – 2001. – Vol. 25, № 4. – P. 265-275.
67. Sprecher-Uebersax, E. Untersuchungen zum Stridulationsverhalten der Hirschkäfer-Larven (*Lucanus cervus*) [Текст] / E. Sprecher-Uebersax // Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft. – 2003. – Vol. 71, № 7. – P. 471-479.

68. Stefanescu, C. El butterfly monitoring scheme en Catalunya: los primero scinco años [Текст] / C. Stefanescu // Treballs de la Societat Catalana de Lepidopterologi. – 2010. – Vol. 15, № 10. – P. 5-48.

69. Suvad. L. Some morphological characteristics and distribution of *L. cervus* in Bosnia and Herzegovina [Текст] / L. Suvad, K. L. Mirzeta, A. Vesnic // Bulletin of the Natural History Museum. – 2010. – Vol. 3, № 3. – P. 161-172.

70. Svensson, G. P. Attraction of the larval predator, *Elator ferrugineus* to the sex pheromone of its prey, *Osmoderma eremite*, and its implication for conservation biology [Текст] / G. P. Svensson, M.C. Larsson, J. Hedin // Journal of Chemical Ecology. – 2006. – Vol. 30, № 13. – P. 353-363.

71. Taylor, A. Monitoring frog communities: an application of machine learning [Текст] / A. Taylor, G. Watson, G. Grigg, H. McCallum // Proceedings of the 13th National Conference on Artificial Intelligence. – 2010. – Vol. 1, № 2. – P. 1564-1569.

72. Taylor, B. D. Wildlife road-kill on three major roads in north-eastern New South Wales [Текст] / B. D. Taylor, B. D. Goldingay // Wildlife Research. – 2004. – Vol. 31, № 3. – P. 83-91.

73. Thomaes, A. Applying species distribution modelling for the conservation of the threatened saproxylic stag beetle (*Lucanus cervus*) [Текст] / A. Thomaes, T. Kervyn, D. Maes // Biological Conservation. – 2008. – Vol. 141, № 15. – P. 1400-1410.

74. Tochtermann, E. Modell zur Artenerhaltung der Lucanidae [Текст] / E. Tochtermann. // Allgemeine Forst Zeitschrift. – 2012. – Vol. 6, № 6. – P. 183-184.

75. Whitehead, P. F. *Lucanus cervus* (Coleoptera: Lucanidae) in Worcestershire with a hypothesis for its distribution [Текст] / P. F. Whitehead // entomologist's monthly magazine. – 2003. Vol. 129, № 9. – P. 206.

76. Wileyto, E. P. Markovrecapture population estimates: a tool for improving interpretation of trapping experiments [Текст] / E. P. Wileyto, W. J. Ewens, M. A. Mullins // Ecology. – 2002. – Vol. 75. № 12. – P. 1109-1117.

77. Wileyto, E.P. Markovrecapture population estimates: a tool for improving interpretation of trapping experiments [Текст] / E. P. Wileyto, W. J. Ewens, M. A. Mullins // Ecology. – 2012. – Vol. 75, № 15. –P. 1109-1117.

78. Woodcock, B. A. Pitfall trapping in ecological studies [Текст] / B. A. Woodcock // Insect Sampling in Forest Ecosystems. – 2005. – Vol. 5, № 2. – P. 37-57.

79. Young, M. Insects in flight [Текст] / M. Young // Insect Sampling in Forest Ecosystems (ed. By S.R. Leather). – 2005. – Vol. 7, № 2. – P. 116-145.

80. Fremlin, M. Stag beetles. All they need is love and wood [Электронный ресурс] / M. Fremlin // All they need is love and wood. науч. журн. – 2013. – № 4. – Режим доступа: <http://maria.Fremlin.de/stagbeetles/index.html>.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Данные морфометрического анализа

| пол | группа | Длина мандибул, мм | Длина головы, мм | Длина груди, мм | Длина надкрылий, мм | Длина тела, мм | Отношение длины мандибул к длине тела | Отношение длины головы к длине тела | Отношение длины груди к длине тела | Отношение длины надкрылий к длине тела |
|-------|-----------|--------------------|------------------|-----------------|---------------------|----------------|---------------------------------------|-------------------------------------|------------------------------------|--|
| Самцы | 1 (N=188) | 21,9±0,36 | 11,7±0,17 | 8,5±0,09 | 25,7±0,2 | 45,8±0,4 | 0,48±0,01 | 0,25±0,01 | 0,19±0,01 | 0,56±0,02 |
| | 2 (N=51) | 20±0,80 | 10,8±0,50 | 8,3±0,20 | 24,37±0,50 | 43,5±1,07 | 0,45±0,01 | 0,24±0,01 | 0,19±0,02 | 0,56±0,01 |
| | 3 (N=12) | 20,42±1,60 | 11±0,70 | 7,9±0,35 | 24,42±1,25 | 43,3±2,03 | 0,46±0,02 | 0,25±0,01 | 0,18±0,01 | 0,56±0,01 |
| | 4 (N=11) | 21,9±1,70 | 11±0,65 | 8,18±0,37 | 25,7±0,90 | 44,9±1,80 | 0,48±0,002 | 0,24±0,01 | 0,18±0,01 | 0,58±0,01 |
| Самки | – | 5,32±0,12 | 8,51±0,20 | 21,8±0,20 | 35,6±0,40 | – | 0,15±0,03 | 0,24±0,03 | 0,61±0,03 | – |
| | – | 5,5±0,33 | 9,5±0,82 | 22,25±0,54 | 37,25±1,30 | – | 0,15±0,01 | 0,25±0,01 | 0,6±0,01 | – |
| | – | 6,0±0,57 | 7,6±0,80 | 24,3±3,18 | 38±3,08 | – | 0,16±0,02 | 0,2±0,02 | 0,64±0,04 | – |
| | – | 4,4±0,32 | 7,7±0,45 | 20,6±0,52 | 32,7±0,90 | – | 0,14±0,01 | 0,24±0,01 | 0,63±0,01 | – |

Данные однофакторного дисперсионного анализа

| пол | признак | Var | SS | MS | F | P – вероятность критерия Фишера |
|-------------------------------------|---------|-----|----------|----------|-------|---------------------------------|
| Самцы | Lj | 1 | 131,74 | 43,91 | 1,68 | 0,17 |
| | | 2 | 6758,97 | 26,09 | | |
| | LH | 1 | 36,55 | 12,18 | 1,83 | 0,14 |
| | | 2 | 1728,28 | 6,67 | | |
| | LB | 1 | 5,03 | 1,68 | 0,98 | 0,4 |
| | | 2 | 443,12 | 1,71 | | |
| | LBe | 1 | 81,51 | 27,17 | 2,75* | 0,04 |
| | | 2 | 2557,97 | 9,88 | | |
| | L | 1 | 332,98 | 110,99 | 2,63* | 0,05 |
| | | 2 | 10931,64 | 42,21 | | |
| | Lj/L | 1 | 0,02 | 0,007 | 1,38 | 0,25 |
| | | 2 | 1,24 | 0,005 | | |
| | LH/L | 1 | 0,0045 | 0,0015 | 1,714 | 0,16 |
| | | 2 | 0,226 | 0,00087 | | |
| | LB/L | 1 | 0,0019 | 0,000642 | 1,802 | 0,15 |
| | | 2 | 0,093 | 0,00036 | | |
| | LBe/L | 1 | 0,0015 | 0,00049 | 0,54 | 0,7 |
| | | 2 | 0,235 | 0,000908 | | |
| df: 3; 259, F _{st} : 2,64; | | | | | | |

Примечание: Var – источник вариации: 1 – между группами; 2 – внутри групп; * – достоверные отличия

Продолжение таблицы 2

Данные однофакторного дисперсионного анализа

| пол | признак | Var | SS | MS | F | P – вероятность критерия Фишера | |
|-------|-----------------------------------|-----|---------|---------|--------|---------------------------------|--|
| Самки | LH | 1 | 7,453 | 2,48 | 2,06 | 0,1 | |
| | | 2 | 120,7 | 1,207 | | | |
| | LB | 1 | 21,64 | 7,22 | 1,82 | 0,2 | |
| | | 2 | 395,58 | 3,95 | | | |
| | LBe | 1 | 206,16 | 68,72 | 20,85* | 1,4*10 ⁻² | |
| | | 2 | 329,5 | 3,29 | | | |
| | L | 1 | 475,98 | 158,66 | 10,61* | 4,06*10 ⁻⁶ | |
| | | 2 | 1495,56 | 14,95 | | | |
| | LH/L | 1 | 0,0016 | 0,00054 | 0,8 | 0,5 | |
| | | 2 | 0,067 | 0,00067 | | | |
| | LB/L | 1 | 0,0065 | 0,00216 | 2,73* | 0,05 | |
| | | 2 | 0,079 | 0,00079 | | | |
| | LBe/L | 1 | 0,0064 | 0,00213 | 2,19 | 0,09 | |
| | | 2 | 0,097 | 0,00097 | | | |
| | df: 3; 100, F _{st} : 2,7 | | | | | | |

Примечание: Var – источник вариации: 1 – между группами; 2 – внутри групп; * – достоверные отличия

Значения коэффициента корреляции

| пол | группа | признак | $r \pm m_r$ | группа | признак | $r \pm m_r$ |
|-------|--------|-------------|-------------|--------|-------------|-------------|
| Самцы | 1 | cpLj– LH | 0,860±0,037 | 3 | cpLj– LH | 0,939±0,108 |
| | | LH – LB | 0,573±0,059 | | LH – LB | 0,388±0,291 |
| | | LB – LBe | 0,592±0,058 | | LB – LBe | 0,516±0,271 |
| | | LBe – L | 0,929±0,027 | | LBe – L | 0,955±0,094 |
| | | cpLj – L | 0,889±0,033 | | cpLj – L | 0,929±0,117 |
| | | cpLj – LBe | 0,842±0,039 | | cpLj – LBe | 0,811±0,185 |
| | | cpLj – LB | 0,569±0,059 | | cpLj – LB | 0,563±0,261 |
| | | cpLj – cpnZ | 0,643±0,056 | | cpLj – cpnZ | 0,783±0,196 |
| | | pLj – nZ | 0,719±0,051 | | pLj – nZ | 0,687±0,229 |
| | | llj – nZ | 0,651±0,055 | | llj – nZ | 0,795±0,192 |
| | 2 | cpLj– LH | 0,825±0,081 | 4 | cpLj– LH | 0,869±0,165 |
| | | LH – LB | 0,761±0,093 | | LH – LB | 0,669±0,249 |
| | | LB – LBe | 0,739±0,96 | | LB – LBe | 0,712±0,234 |
| | | LBe – L | 0,947±0,046 | | LBe – L | 0,977±0,071 |
| | | cpLj – L | 0,895±0,064 | | cpLj – L | 0,895±0,148 |
| | | cpLj – LBe | 0,871±0,070 | | cpLj – LBe | 0,844±0,178 |
| | | cpLj – LB | 0,768±0,092 | | cpLj – LB | 0,773±0,211 |
| | | cpLj – cpnZ | 0,793±0,087 | | cpLj – cpnZ | 0,542±0,280 |
| | | pLj – nZ | 0,763±0,092 | | pLj – nZ | 0,584±0,270 |
| | | llj – nZ | 0,777±0,089 | | llj – nZ | 0,379±0,308 |

Примечание: r – коэффициент корреляции; m_r – стандартная ошибка коэффициента корреляции

Значения коэффициента корреляции

| пол | группа | признак | $r \pm m_r$ |
|-------|--------|----------|--------------|
| Самки | 1 | LH – LB | 0,283±0,110 |
| | | LH – LBe | 0,406±0,105 |
| | | LH – L | 0,627±0,089 |
| | | LB – LBe | 0,557±0,095 |
| | | LBe – L | 0,866±0,057 |
| | 2 | LH – LB | 0,033±0,267 |
| | | LH – LBe | -0,013±0,267 |
| | | LH – L | 0,264±0,257 |
| | | LB – LBe | 0,644±0,204 |
| | | LBe – L | 0,824±0,151 |
| | 3 | LH – LB | 0,866±0,500 |
| | | LH – LBe | -0,554±0,832 |
| | | LH – L | -0,115±0,993 |
| | | LB – LBe | -0,064±0,998 |
| | | LBe – L | 0,890±0,455 |
| | 4 | LH – LB | 0,354±0,418 |
| | | LH – LBe | 0,048±0,447 |
| | | LH – L | 0,511±0,385 |
| | | LB – LBe | 0,605±0,356 |
| | | LBe – L | 0,816±0,258 |

Примечание: r – коэффициент корреляции; m_r – стандартная ошибка коэффициента корреляции