

## Оценка жизнеспособности популяций жука-олени *Lucanus cervus* L., 1758 в условиях лесостепного ландшафта

### Assessment of viability of populations of a stag-beetle *Lucanus cervus* L., 1758 in forest-steppe landscape

Э.А. Снегин  
E.A. Snegin

Белгородский государственный университет, ул. Победы 85, Белгород 308015 Россия. E-mail: snegin@bsu.edu.ru.  
Belgorod State University, Pobeda str. 85, Belgorod 308015 Russia.

**Ключевые слова:** особо охраняемый вид, популяционные генофонды, лесостепной ландшафт.

**Key words:** specially protected species, population genofunds, forest-steppe landscape.

**Резюме.** На основе многоуровневого подхода изучено состояние популяций жука-олени (*Lucanus cervus* L.) в условиях лесостепного ландшафта юга Среднерусской возвышенности. Анализ проводился с использованием морфометрических показателей тела, аллозимов, выявляемых методом электрофореза в ПААГ, а также ДНК-маркёров (RAPD-PCR). Результаты показали высокую оригинальность популяций по исследуемым признакам. Отмечен высокий уровень гетерозиготности и другие показатели генетической изменчивости в изучаемых популяциях. Рассмотрены векторы естественного отбора, приводится расчёт эффективной численности, и даётся прогноз времени дальнейшего существования изучаемых популяций. Выдвигаются аргументы в пользу стабильного существования популяций жука-олени на территории района исследования.

**Abstract.** On the basis of the multilevel approach the state of populations of the stag-beetle (*Lucanus cervus* L., 1758) in conditions of a forest-steppe landscape of the south of Mid-Russia Upland was investigated. The stuff has been collected with 2003 for 2010 ( $N=369$ ). For analysis were used metric parameters of a body, and also biochemical markers of genetic frame: a two-allelic locus nonspecific esterase *LCEst3*, revealed by a method of electrophoresis in PAAG, and also the DNA-markers revealed by method RAPD-PCR (primers *OPF-5* and *OPF 12*). Results have shown high originality of populations, both on absolute measurements of a body, and on calculated indexes. It is revealed correlation dependence of inter-population variances of morphological frames with their functional loads. The high level of heterozygosity ( $H_0=0,432$ ) and other parameters of genetic variability in investigated populations is marked. Vectors of natural selection are considered, and calculation of effective number of populations which has made 76–85 % from an aggregate number is resulted. The forecast of time of the further existence of investigated populations which has made more than ten thousand years is given. Arguments for the benefit of stable existence of populations of a stag-beetle in terrain of area of research which is consequence of nature-protection actions, and also

actions of population homeostasis mechanisms are put forward.

#### Введение

Известно, что антропогенное уничтожение видов, идущее всё возрастающими темпами, снижает информационную ёмкость биосферы и может вызвать в ней цепные реакции саморазрушения. Вместе с тем, гомеостатические механизмы естественных популяций, дополняемые разумной природоохранной деятельностью человека, значительно снижают риск подобного сценария развития событий. Процессу восстановления видов, а вместе с ними и экосистем различных уровней иерархии, во многом может способствовать изучение генетических процессов, происходящих в популяциях актуальных организмов. В рамках данного направления и проводились наши исследования.

Целью работы стала оценка состояния популяций жука-олени (*Lucanus cervus* L., 1758), обитающих на юге лесостепи Среднерусской возвышенности Белгородской области на основе морфо-генетических данных.

Жук-олень — сокращающийся в численности вид, который занесён в Красную книгу Российской Федерации, а также в приложение 3 Бернской конвенции [Красная книга ..., 2001]. Основным ограничивающим фактором для вида являются лесотехнические мероприятия, сопровождающиеся вырубкой дубрав, удалением старых деревьев и выкорчёвыванием пней.

Стоит отметить, что изучаемая область относится к центральной части ареала этого вида, и выяснение особенностей генетических процессов происходящих в популяциях, обитающих в наиболее благоприятной среде, во многом может дать представление о перспективах выживания этого вида.

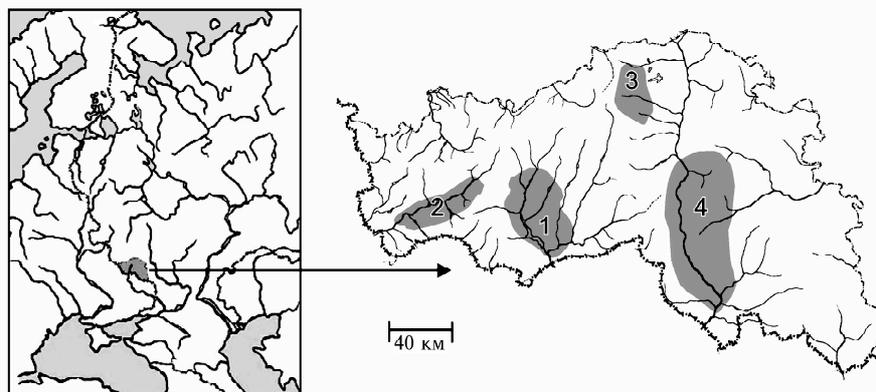


Рис. 1. Район исследования (цифрами обозначены изучаемые группы жука-олени).  
Fig. 1. Area of research (investigated stag-beetle clusters given in numerals).

## Материал и методика

Сбор жуков проводился в широколиственных лесах юга Среднерусской возвышенности. Координаты выборок отмечались с помощью GPS навигатора Garmin 76. Общая площадь биотопов, занимаемых жуками, определялась по карте.

Ввиду того, что исследуемый вид является охраняемым, проводился лишь ограниченный сбор особей из различных популяций в течение семи лет с 2003 по 2010 годы. Большинство собранных экземпляров хранится в криобанке лаборатории популяционной генетики и генотоксикологии БелГУ.

Для получения репрезентативной картины выборки были объединены в 4 группы, охватывающие различные районы Белгородской области (рис. 1): 1. Центральная группа (г. Белгород, Белгородский и Шебекинский районы); 2. Западная группа (Борисовский и Яковлевский районы, включая заповедный участок «Лес на Ворскле»); 3. Северная группа (Прохоровский, Губкинский и Корочанский районы); 4. Восточная группа (Красногвардейский и Новооскольский и Валуйский районы, включая заповедный участок «Стенки Изгорья»).

Для оценки состояния природных популяций изучаемого вида использовался многоуровневый подход, включающий морфометрический анализ тела, а также биохимический анализ на основе аллозимной изменчивости и RAPD-маркёров. Всего было исследовано: по морфометрии — 369 особей, по изоферментному локусу — 360 особей, методом RAPD — 312 особей жука-олени.

Собранных жуков измеряли при помощи штангенциркуля. Схема промеров тела самцов и самок *L. cervus* приведена на рисунке 2.

У жука-олени был диагностирован один локус неспецифических эстераз *LCEst3* с двумя аллелями, наследуемыми по кодоминантному типу (рис. 3). Экстракцию ферментов проводили из грудных мышц насекомого, путём замораживания при  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  с последующим оттаиванием и механическим измельчением тефлоновым гомогенизатором в 0,05 М

трис-НСI-буфере (рН 6,7). Электрофорез изоферментов проводился в 10 % полиакриламидном геле в камере VE-3 («Helicon»). Гелевый трис-НСI-буфер (концентрирующий гель рН 6,7, разделяющий гель рН 8,9); электродный трис-глициновый-буфер (рН 8,3). Окрашивание блоков проводилось в субстратной смеси: трис-НСI (рН 7,4),  $\alpha$ -нафтил-ацетат, прочный красный TR.

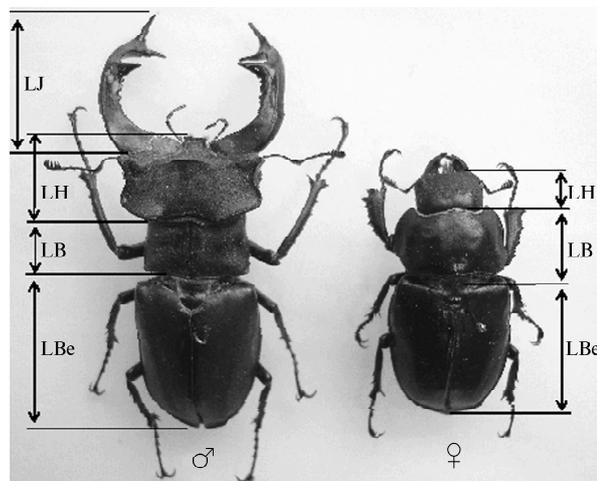


Рис. 2. Схема промеров тела *L. cervus*: LJ — длина верхних челюстей («рогов»), LH — длина головы, LB — длина груди, LBe — длина надкрылий.

Fig. 2. *L. cervus* body measurements: LJ — length of mandibles («horns»), LH — length of head, LB — length of breast, LBe — length of elytra.

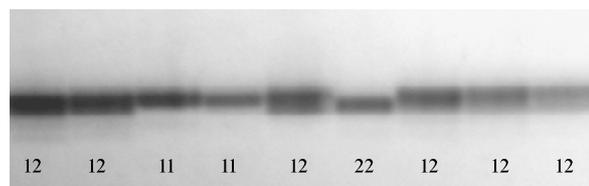


Рис. 3. Фрагмент электрофореграммы локуса *LCEst3* (цифрами обозначены комбинации аллелей).

Fig. 3. *LCEst3* locus electrophoregram fragment (alleles combinations given in numerals).

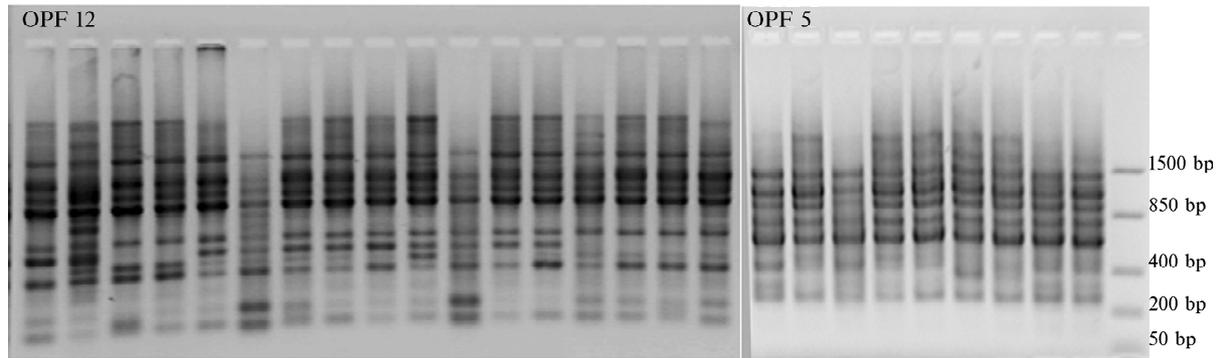


Рис. 4. RAPD-PCR спектры ДНК *L. cervus* при использовании праймеров *OPF 12* и *OPF 5*.  
Fig. 4. RAPD-PCR specters DNA of *L. cervus* in use of primers *OPF 12* and *OPF 5*.

*Исследование генома на основе ДНК-маркёров (метод RAPD)*. На первоначальном этапе был проведён скрининг по 17 случайным праймерам. Из них были выбраны два праймера, дающие наиболее хорошо выделяющиеся и воспроизводимые фингерпринты — *OPF 12* (5'-TGTCATCCCC-3') и *OPF 5* (5'-CCGAATTCCC-3') (рис. 4). RAPD-PCR выполняли в соответствии с правилами его постановки. Реакцию проводили в 20 мкл смеси, содержащей 20 нг геномной ДНК, 100 мМ трис-HCl (pH 8,3), 500 мМ KCl, 2 мМ MgCl<sub>2</sub>, 0,25 дНТФ, 0,5 мМ праймера, 0,5 единиц Taq ДНК полимеразы. Реакция проходила в следующих условиях: «горячий старт» — 2 мин. / 94 °С, 45 циклов (денатурация — 45 с. / 94 °С, отжиг праймера — 30 с. / 30 °С, 15 с. / 45 °С, синтез — 2 мин. / 72 °С), дополнительный синтез — 10 мин. / 72 °С, охлаждение до 4 °С. Продукт ПЦР разделяли с помощью электрофореза в 2 % агарозном геле с использованием ТАЕ буфера. Блоки окрашивали бромистым этидием.

По картинам электрофореза составлялись бинарные матрицы, где присутствие полосы обозначалось как «1», отсутствие «0». Для каждого праймера было

выделено по 16 продуктов амплификации. Ввиду того, что при методе RAPD могут появляться неспецифические продукты амплификации, для анализа использовались чётко просматриваемые и воспроизводимые ампликоны.

Обработка полученных данных проводилась с использованием программы GenAlEx [Peakall, Smouse, 2001].

### Полученные результаты и их обсуждение

Результаты морфометрического анализа приведены в таблице 1. Среди самцов наиболее крупные особи встречаются в северной и центральной группах, а наиболее крупные самки отмечены в центральной и восточной группах. По индексам тела исследуемые группы образуют два отдельных кластера: центрально-западный (1–2) и северо-восточный (3–4).

Согласно данным, приведённым в таблице 2, межгрупповые варианты во всех случаях превосходят внутригрупповые, что говорит о большой

Таблица 1. Результаты измерений и вычисленные индексы тела *L. cervus*  
Table 1. Results of measurements and calculated indexes of *L. cervus* body

Пол	Группа	LJ, мм	LH, мм	LB, мм	LBe, мм	L, мм	LJ/L	LH/L	LB/L	LBe/L
Самцы	1 (N=217)	22,4±0,7 9,0-30,0	9,7±0,3 4,4-18,0	8,6±0,1 6,0-11,5	25,8±0,4 18,4-33	44,1±0,8 28,9-59,0	0,500±0,010	0,220±0,004	0,200±0,002	0,590±0,004
	2 (N=24)	20,9±2,6 10,0-30,5	7,9±0,9 4,0-12,0	8,4±0,5 6,5-10,6	24,5±1,4 17,7-30,0	40,8±2,6 28,7-50,8	0,501±0,038	0,190±0,014	0,207±0,006	0,603±0,010
	3 (N=10)	23,7±3,0 15,0-30,0	11,8±1,8 7,0-16,0	9,0±0,6 8,0-11,0	27,3±2,0 22,5-31,0	48,1±4,1 38,0-58,0	0,494±0,050	0,242±0,019	0,189±0,012	0,569±0,015
	4 (N=24)	21,0±1,7 11,0-29,0	10,7±1,0 5,0-15,0	8,1±0,4 5,0-10,0	25,1±0,9 20,0-30,0	43,9±2,1 30,0-55,0	0,475±0,023	0,241±0,014	0,186±0,007	0,574±0,011
Самки	1 (N=37)	-	5,3±0,2 4,0-7,0	8,7±0,3 7,0-10,5	22,9±0,6 20,0-27,0	36,8±1,0 31,0-44,0	-	0,144±0,004	0,235±0,004	0,621±0,005
	2 (N=14)	-	5,2±0,4 4,0-6,0	8,7±0,7 6,0-11,0	22,9±1,0 20,0-26,5	36,7±1,6 31,0-43,0	-	0,141±0,008	0,236±0,013	0,623±0,014
	3 (N=9)	-	6,2±0,4 5,0-7,0	8,7±0,3 8,0-9,0	24,2±1,1 23,0-28,0	39,1±1,5 36,0-43,0	-	0,159±0,009	0,222±0,005	0,619±0,012
	4 (N=34)	-	5,5±0,4 4,0-12,0	8,1±0,3 6,0-10,0	21,9±0,5 18,0-24,0	35,5±1,0 28,6-44,5	-	0,155±0,008	0,228±0,006	0,617±0,008

N — количество промеренных особей; L=LH+LB+LBe; над чертой M±Δ, под чертой min—max.

N — number of measured specimens; L=LH+LB+LBe; M±Δ above line, min—max under line.

Таблица 2. Результаты однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) исследуемых групп *L. cervus* по морфометрическим признакам  
Table 2. Results of one-factorial analysis of variance (ANOVA) of researched clusters of *L. cervus* on metric attributes

Пол	Признак	Var	SS	MS	F
Самцы	LJ	1	103,0	34,3	1,3
		2	7170,3	26,6	
	LH	1	143,2	47,7	8,1 *
		2	1589,6	5,9	
	LB	1	7,1	2,4	2,1
		2	312,8	1,2	
	LBe	1	67,1	22,4	2,2
		2	2704,5	10,0	
	LJ/L	1	0,02	0,006	0,9
		2	1,6	0,006	
LH/L	1	0,04	0,01	11,0 *	
	2	0,3	0,001		
LB/L	1	0,006	0,002	7,3 *	
	2	0,075	0,0003		
LBe/L	1	0,01	0,004	5,5 *	
	2	0,2	0,0008		
df 3; 271. Fst 2,6; 3,8; 5,6					
Самки	LH	1	7,4	2,5	2,5
		2	88,0	1,0	
	LB	1	6,6	2,2	2,2
		2	89,4	1,0	
	LBe	1	45,2	151	4,7 *
		2	289,8	3,2	
	LH/L	1	0,004	0,001	4,1 *
		2	0,03	0,0003	
	LB/L	1	0,002	0,0006	2,3
		2	0,02	0,0003	
LBe/L	1	0,0006	0,0002	0,4	
	2	0,04	0,0004		
df 3; 90. Fst 2,7; 4,0; 5,9					

Var-источник вариации: 1 — между группами, 2 — внутри группы. \* — достоверные отличия.

Var-variation source: 1 — between groups, 2 — in group. \* — reliable differences.

дифференциации изучаемых групп в условиях лесостепи по морфометрическим параметрам, вызванной как различием биотопических характеристик, так и, вероятно, генетической дистанцией.

По абсолютным показателям среди самцов достоверная дифференциация между группами отмечена по длине головы (*LH*). Это, возможно, связано с тем, что на голове находятся ротовые органы как обеспечивающие питание, так и используемые как турнирное оружие и обеспечивающие тем самым конкурентоспособность особей в борьбе за самку (мандибулы). Оригинальность групп по этому признаку, вероятно, является следствием направленного внутривидового отбора самцов в пе-

риод размножения. Среди самок достоверные межгрупповые отличия отмечены по длине надкрылий (*LBe*). Возможно, этот признак отражает степень дифференциации групп в развитии половых продуктов, расположенных в брюшке, длина которого коррелирует с длиной надкрылий.

Достоверные межгрупповые отличия среди самцов отмечены также по индексам *LH/L*, *LB/L* и *LBe/L*, а среди самок — по индексу *LH/L*. Данные показатели, вероятно, можно считать индикаторными для диагностики популяционной принадлежности особей.

В исследованных группах популяций жука-оленья отмечены резко отличающиеся по размерам особи, как среди самцов, так и среди самок (рис. 5). Вероятно, уменьшение размеров является результатом модификации, связанной с недостатком корма в личиночный период развития. Либо такая дискретная изменчивость соответствует полиморфизму в определении Э. Форда [Ford, 1940]. Тем не менее, уменьшение размеров как у самцов, так и у самок ухудшает их репродуктивные возможности (мелкие самцы проигрывают в турнирных стычках, а мелкие самки откладывают меньше яиц или яйца меньшего размера). Поэтому, учитывая частоту встречаемости этого признака, можно оценить шансы на успешное размножение изучаемых групп.

Результаты анализа представлены на рисунке 6. Во всех группах преобладают крупные особи. Наибольший процент самцов, имеющих длину тела (*L*) менее 40 мм, отмечен в Восточной группе. Здесь же зафиксирован и наибольший процент самок с длиной тела менее 35 мм. Наиболее благополучной в этом отношении можно считать северную группу, но меньший процент мелких особей здесь, вероятно, можно объяснить небольшим числом проанализированных животных.



Рис. 5. Варианты размеров самцов жука-оленья из заповедного участка «Лес на Ворскле» (западная группа), собранных в 2010 г.

Fig. 5. Size variants of stag-beetle males from State reservation «Les na Vorskle», the western bunch, collected in 2010.

Таблица 3. Частоты аллелей локуса *LCEst3* и показатели генетической изменчивости в исследуемых группах *L. cervus*

Table 3. Frequencies of alleles of locus *LCEst3* and parameters of genetical variability in researched clusters of *L. cervus*

Группа	N	Частоты аллелей локуса <i>LCEst3</i>		$\chi^2$	$\mu$	Ae	I	H <sub>o</sub>	H <sub>e</sub>	F
		1	2							
1	248	0,466	0,534	0,041	1,998	1,991	0,691	0,504	0,498	0,013
2	38	0,553	0,447	0,067	1,994	1,978	0,688	0,474	0,494	0,042
3	19	0,289	0,711	0,207	1,906	1,699	0,602	0,368	0,411	0,104
4	55	0,391	0,609	2,160	1,976	1,909	0,669	0,382	0,476	0,198

P — процент полиморфных локусов;  $\mu$  — среднее число фенотипов; Ae — эффективное число аллелей; I — индекс Шеннона; H<sub>o</sub> — средняя наблюдаемая гетерозиготность; H<sub>e</sub> — средняя ожидаемая гетерозиготность; F — коэффициент инбридинга.

P — percentage of polymorph locuses;  $\mu$  — average number of phenotypes; Ae — allele effective number; I — Shannon index; H<sub>o</sub> — average observable heterozygosity; H<sub>e</sub> — average estimated heterozygosity; F — inbreeding coefficient.

Анализ частот аллелей локуса *LCEst3* показал, что все исследуемые группы находятся в состоянии равновесия по данному гену, согласно закону Кастанла-Харди-Вайнберга [Ли, 1978]. Кроме того, во всех группах отмечены высокие показатели генетической изменчивости и пониженные значения коэффициента инбридинга (табл. 3).

Использование F-статистики Райта показало, что индекс пространственной дифференциации у вида незначителен ( $F_{st}=0,038$ ). Об этом же говорит довольно высокая средняя оценка потока генов между популяциями ( $Nm=6,269$ ). Индекс, отражающий степень инбридинга особи относительно субпопуляции также мал ( $F_{is}=0,081$ ). Несколько повышенное значение отмечено для коэффициента инбридинга особи относительно большей популяции ( $F_{it}=0,116$ ), что говорит о наметившейся тенденции дефицита гетерозиготности особей в популяциях региона.

По RAPD-маркёрам отмечены несколько меньшие показатели генетической изменчивости, чем по локусу *LCEst3* (табл. 4). Дело в том, что полученные фингерпринты отражают состояние генома в целом. При этом амплифицируются анонимные участки ДНК, включая полиморфные и мономорфные локусы, что, вероятно, находит своё отражение в снижении среднего уровня изменчивости.

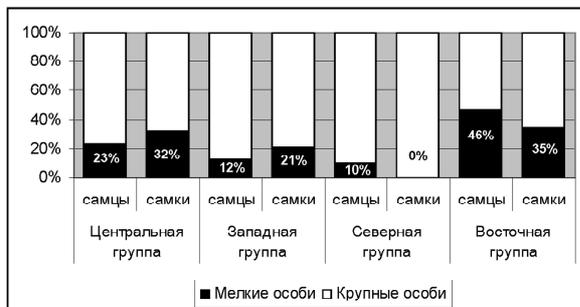


Рис. 6. Соотношение мелких и крупных особей *L. cervus* в исследуемых группах (мелкие самцы  $L < 40$  мм, мелкие самки  $L < 35$  мм).

Fig. 6. Small/large *L. cervus* specimen ratio in studied clusters (small male  $L < 40$  mm, and female  $L < 35$  mm).

Таблица 4. Показатели генетической изменчивости, выявленные методом RAPD

Table 4. The parameters of genetical variability revealed by method RAPD

Группа	N	Ae	I	h	He
1	206	1,570	0,501	0,334	0,334
2	33	1,471	0,273	0,411	0,276
3	18	1,407	0,235	0,354	0,225
4	55	1,587	0,338	0,504	0,338

h — генное разнообразие, остальные обозначения как в таблице 3.

h — genic diversification, other designations as in Table 3.

Таблица 5. Генетическое расстояние между сравниваемыми группами *L. cervus*.

Table 5. Genetical distance between compared clusters of *L. cervus*

Сравниваемые группы	Генетическое расстояние	
	По локусу <i>LCEst2</i>	По RAPD маркёрам
2/3	0,132	0,081
1/3	0,055	0,064
2/4	0,052	0,068
3/4	0,017	0,044
1/2	0,015	0,049
1/4	0,011	0,024

Генетическое расстояние, рассчитанное по М. Неи [Nei, 1978], демонстрирует сходное соотношение между группами, как по изоферментному локусу, так и по RAPD-маркёрам. Наиболее близкими оказались центральная и восточная группа, а наиболее далёкими — западная и северная группы (табл. 5).

В заключение был проведён прогноз длительности существования изучаемых популяций жука-олени на исследуемых территориях с учётом эффективной численности популяций ( $N_e$ ), которая была рассчитана на основе соотношения полов:

$$N_e = \frac{4Nm \times Nf}{(Nm + Nf)},$$

где  $N_e$  — эффективная численность;  $Nm$  — количество половозрелых самцов;  $Nf$  — количество половозрелых самок.

Эффективную численность рассчитывали по первичному и по вторичному соотношению полов. Во вторичном соотношении не учитывали мелких самцов ( $L < 40$  мм), которые не допускались до размножения в ходе брачных турниров. В целом для региона эффективная численность составила по первичному соотношению полов 280 особей (при  $N=369$ ), по вторичному соотношению полов — 260 особей (при  $N=304$ ). Отношение  $N_e/N$  в первом случае получилось равным 0,76, во втором — 0,85. Стоит отметить, что по данным Дж. Кроу и Н. Мортонна [Crow, Morton, 1955] в разных популяциях человека соотношение эффективной численности к репродуктивному размеру популяций составляет 0,69–0,95. Таким образом, полученные значения входят в данный диапазон.

В ходе полевых наблюдений было вычислено, что на периферии дубового леса (глубина 50 м) плотность изучаемого вида составила в среднем 10 особей на 1000 м<sup>2</sup>, а в глубине леса — 1 особь на 1000 м<sup>2</sup>. Средняя площадь дубовых лесов на юге Среднерусской возвышенности — 0,5 км<sup>2</sup>. Общее количество дубрав такой площади в районе исследования, согласно справочным данным [Атлас природных ресурсов..., 2005], составляет около 5000. Исходя из приведённых данных, общее количество особей жука-олени для отдельной дубравы ориентировочно составляет 1760 особей, а для территории района исследования — 8800000 особей. Результаты этих расчётов можно считать приближительными, т.к. в них не учитывались другие биотопы, в которых обитает жук-олень (смешанные леса, ивняки, яблоневые и грушевые сады).

Учитывая вычисленные соотношения  $N_e/N$ , эффективная численность популяций жука-олени для отдельного леса по первичному соотношению полов в среднем составила 1337,6 особей.

Для расчёта предположительного времени дальнейшего существования изучаемых групп использовали формулу, предложенную М. Сулеем [Soule, 1985]:

$$t = 1,5 \times N_e, \text{ где } t \text{ — количество поколений.}$$

Ввиду того, что одно поколение исследуемого вида живёт в среднем пять лет (четыре года — личинка, один год — имаго), то для отдельного леса срок существования популяции составит более 10000 лет.

Процесс убыли гетерозиготности за  $t$  поколений рассчитывали по формуле [Crow, Kimura, 1970]:

$$H_{10000} = \left(1 - \frac{1}{2N_e}\right)^{10000} \times H_0 = 0,008,$$

где  $H_0=0,432$  (исходный средний уровень гетерозиготности, вычисленный для района исследования);  $N_e$  — эффективная численность;  $H_{10000}$  — уровень гетерозиготности популяции через 10000 лет.

## Заключение

Таким образом, на основании полученных результатов можно констатировать стабильное существование изучаемых групп *L. cervus* в районе исследования, что, вероятно, является следствием природоохранной деятельности человека, а также действия популяционных гомеостатических механизмов. Вместе с тем, стоит отметить, что приведённые данные являются сугубо предварительными. Поэтому для получения более чёткой картины состояния популяций жука-олени требуются дополнительные исследования с использованием большего числа локусов и большего количества популяций.

## Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке программы РНПВШ № 2.2.3.1/ 9731, РФФИ № 09-04-97513 р\_центр\_a, Министерства образования и науки РФ ГК П 1050.

## Литература

- Атлас природных ресурсов и экологическое состояние Белгородской области. 2005. Белгород: Изд-во БелГУ. 180 с.  
Красная книга Российской Федерации (животные). 2001. М.: АСТ Астрель. 863 с.  
Ли Ч. 1978. Введение в популяционную генетику. М.: Мир. 560 с.  
Crow J.F., Morton N.E. 1955. Measurement of gene frequency drift in small population // *Evolution*. Vol.9. P.202–214.  
Crow J.F., Kimura M. 1970. An introduction to population genetics theory. New York: Harpers and Row. 591 p.  
Ford E.B. 1940. Polymorphism and taxonomy // *The new systematics*. Oxford: Clarendon press. P.493–513.  
Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics*. Vol.89. P.583–590.  
Peakall R., Smouse P.E. 2001. GenAlEx V5: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Australian National University, Canberra, Australia. <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAlEx/>.  
Soule M.E. 1985. What is conservation biology? // *Bioscience*. No.35. P.727–734.

Поступила в редакцию 28.02.2011