

Закономерности изменчивости размеров и формы жужелицы *Carabus aeruginosus* F.-W., 1822 (Coleoptera, Carabidae)

Р. А. СУХОДОЛЬСКАЯ¹, Н. И. ЕРЕМЕЕВА²

¹ Институт проблем экологии и недропользования АН Республики Татарстан
420087, Казань, ул. Даурская, 28
E-mail: ra5suh@rambler.ru

² Кемеровский государственный университет
650041, Кемерово, ул. Красная, 6
E-mail: neremeeva@mail.ru

Статья поступила 3.10.2012

АННОТАЦИЯ

Проведен анализ морфометрической изменчивости у жужелицы *Carabus aeruginosus* F.-W., выборки которой взяты из различных биотопов в градиенте рекреации: г. Кемерово, его пригороды и естественные ценозы за пределами города. С использованием методов многомерной статистики (линейные модели (LM), компонентный анализ (PCA), многомерное дистанционное шкалирование (MDS)) показано, что все исследованные факторы (обитание в городе и пригороде, растительность биотопа) статистически значимо изменяют размеры жуков. Направленность таких изменений может быть разной у самок и самцов, что приводит к разным значениям полового диморфизма по размерам: он становится наибольшим под влиянием обитания на лугу, а под влиянием обитания в городе или пригороде принимает наименьшие значения. У *Carabus aeruginosus* отмечен также половой диморфизм по форме.

Ключевые слова: морфометрическая изменчивость, половой диморфизм по размерам и по форме, экологические факторы, жужелицы, многомерный анализ.

Размер тела – один из наиболее важных признаков организма, поскольку он неразрывно связан со многими физиологическими и экологическими параметрами, включая темпы метаболизма, плодовитость, выживаемость и способность к расселению [Vommarco, 1998]. В свою очередь, эти признаки, зависящие от размеров, влияют на сам размер как кратковременно, так и в более долгосрочных, эволюционных масштабах; они влияют также на структуру и динамику сообществ [Chown, Gaston, 2009].

В последнее десятилетие исследователи обращают большое внимание на изменчивость размеров беспозвоночных, особенно насекомых, связывая с этим параметром физиологические, экологические и эволюционные причины и следствия развития сообществ [Gaston, Blackburn, 2000]. Такой анализ является частью фундаментальных исследований по определению факторов динамики популяций и расселительных особенностей видов, их зависимости от климата и т. п. [Entling et al., 2010] и представляет центральную про-

блему бурно развивающегося направления – макроэкологии. В этом отношении мало представлены жуки-жужелицы, хотя карабиды считаются одним из самых прогрессивных таксонов и ценятся как прекрасные индикаторы среды обитания [Koivula, 2011]. Отдельное направление в карабидологии посвящено оценке степени нарушенности местообитаний, где анализируется размерный состав жуков на уровне сообществ [Sustek, 1987]. Внутривидовому анализу изменчивости размеров жужелиц посвящено относительно мало работ, при этом оценка ведется в узких географических масштабах без строгой математической обработки материала с целью выявления факторов, определяющих динамику размеров тела жуков в тех или иных условиях [Найденко, Гречканев, 2002; Дорофеев, 2009].

Цель настоящего исследования – оценка изменчивости размеров тела и его формы у жужелицы *C. aeruginosus* под воздействием факторов разной природы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования. *Carabus (Morphocarabus) aeruginosus* расселен по достаточно большой территории – от Уральских гор до Якутии и Байкала, отмечается на севере и центре восточной части Русской равнины. Вид приурочен к лесам, на севере встречается в тундре и лесотундре. Биотопический спектр достаточно широк – пихтово-березовые и кедрово-березовые леса, заболоченные луга, хвощево-папоротниковое редколесье [Obudov, 2011]. Жук обитает также в урбанизированных ценозах на лугах, где может достигать высокой численности [Савосин, 2008].

Район исследования. Материал собран в г. Кемерово, его пригородах и в загородной

зоне в 50 км от города (пос. Маручак, с/о Октябрьский). Обследованные ценозы включали как лесные, так и луговые участки. Среди лугов выделены лесные луга и типично суходольные участки, а также луга искусственного происхождения – газоны. По составу растительности все луга являются разнотравно-злаковыми. Лесные луга в пределах города – это естественные природные комплексы, сохранившиеся в сосновом бору Рудничного района. Жуков отлавливали стандартным методом ловушками Барбера в течение вегетационных сезонов 2003–2005 гг. Общее количество обследованных биотопов и собранных жуков исследуемого вида представлено в табл. 1.

Камеральная обработка материала. Жуков дифференцировали по полу и проводили индивидуальные промеры под бинокулярным микроскопом МБС 9 при увеличении 1 × 8. После определения пола у каждого жука оценивали с помощью окуляр-микрометра шесть мерных признаков: длина надкрылий – расстояние по шву от середины бортика до вершины; ширина надкрылий – расстояние между плечевыми углами левого и правого надкрылий; длина переднеспинки – расстояние по средней линии от основания до вершины; ширина переднеспинки – ширина основания; длина головы – расстояние от шеи до верхней губы; расстояние между глазами. В общей сложности проанализировано 1585 особей.

Статистическая обработка результатов. Весь материал, полученный в результате морфометрических промеров жуков, был объединен в одну общую таблицу и подвергнут статистическому анализу в программах на языке R [R Development..., 2011]. Для оценки влияния различных факторов на мерные характеристики жуков использовались линей-

Т а б л и ц а 1

Исследованные площадки и объем выборки

Степень антропогенного воздействия/тип биотопа	Газон		Суходольный луг		Лесной луг		Березняк	
	n*	N**	n	N	n	N	n	N
Город	5	354	4	200	2	108	1	74
Пригород	1	54	2	23	3	320	1	119
Загородная зона	–	0	2	100	2	33	1	200

* Число обследованных площадок. ** Число проанализированных особей *C. aeruginosus*.

ные модели. Возможности используемых моделей позволяют вычленить действие каждого исследуемого фактора в его спектре [Faraway, 2005; McCulloch et al., 2008; Borg, 2010; Honarkhah, Caers, 2010]. В нашем случае таким образом мы определяли влияние антропогенного фактора – насколько изменяется размер жука в зависимости от того, отловлен он в городе, пригороде или естественном биотопе, независимо от растительности биотопа; влияние фактора “растительность” – насколько изменяется размер жука в зависимости от растительности биотопа, независимо от того, отловлен он в городе, пригороде или естественном биотопе. Другими словами, в качестве зависимых переменных рассматриваются антропогенная нагрузка и биотоп. Влияние всех остальных переменных считается случайным и суммарно оценивается в виде члена ошибки в модели. Используемые переменные рассматриваются как категориальные, в качестве базы сравнения используются: для антропогенной нагрузки – естественные ценозы, для биотопа – лесные луга (как наиболее оптимальный для исследуемого вида биотоп в изучаемом регионе). Вклады антропогенной нагрузки и характера биотопа в морфометрическую изменчивость популяций исследуемого вида считаются аддитивными и независимыми. В модели участвуют пол жука и парные взаимодействия пола с каждым из перечисленных факторов. В записи на языке R модель зависимости, в частности для длины надкрылий, имеет вид: $Elytra.Length \sim fSex (fAntrop + fHabitat)$, где $fSex$ – код пола, $fHabitat$ – код биотопа. Контрасты для кодов выбраны так, что базовыми (соответствующими нулевым значениям в матрице модели) для каждого из них являются перечисленные выше значения. В качестве базовых значений можно взять любые, так как исследователь должен иметь “нулевую” точку отсчета. Обычно берутся значения размеров при действии таких факторов, которые считаются оптимальными для развития жука, в рассматриваемом случае это минимальное воздействие антропогенного фактора (естественный биотоп), растительность биотопа, сопутствующая успешному размножению жука и, соответственно, тому, что в данном биотопе он обычно входит в состав доминан-

тов или субдоминантов. В нашем случае это луга. При этом, поскольку проводится еще и сравнение значений самок и самцов, то за “изначальную” точку отсчета берутся значения самок. Эта процедура в результате вычислений, которые производит программа обработки данных, приводит к тому, что данные по самкам на рисунке “схлопываются” в одну точку (поскольку это самая “изначальная” точка), хотя, естественно, размеры самок имеют физическое измерение.

Для оценки значимости факторов использовался дисперсионный анализ построенной модели. Для каждого признака оценивался вклад всех переменных и взаимодействий с указанием доверительных интервалов и значимости (по критерию Стьюдента) и статистики остатков (ошибок). Полученные оценки и их доверительные интервалы использовались для представления результатов в графическом и табличном видах: взаимодействия сравнивались с базой сравнения (использовался 95%-й доверительный интервал для нормальной аппроксимации). Кроме того, выводились доверительные интервалы для суммы вклада пола и отдельных переменных (антропоген, растительность). Анализ формы жуков проводился с использованием метода главных компонент и многомерного дистанционного шкалирования [Cox, Cox, 2001].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты морфометрических промеров отдельных органов жука в целом по всем выборкам представлены на рис. 1. Видно, что существенного полового диморфизма у *S. aeruginosus* не наблюдается: средние величины признаков самок примерно равны таковым у самцов. Однако дальнейший анализ данных показал, что половой диморфизм у этого вида жужелиц существует, и величина его зависит от конкретных факторов среды. На рис. 2 представлены значения размеров отдельных органов у жуков изучаемого вида. Заметим, что на рисунках представлены такие значения признаков, которые имеет жук под влиянием указанного фактора (антропогенного или растительности) за вычетом всех других. Так, на рис. 2 видно, что базовые значения длины надкрылий *S. aeruginosus*, т. е. при обитании его в естественном биото-

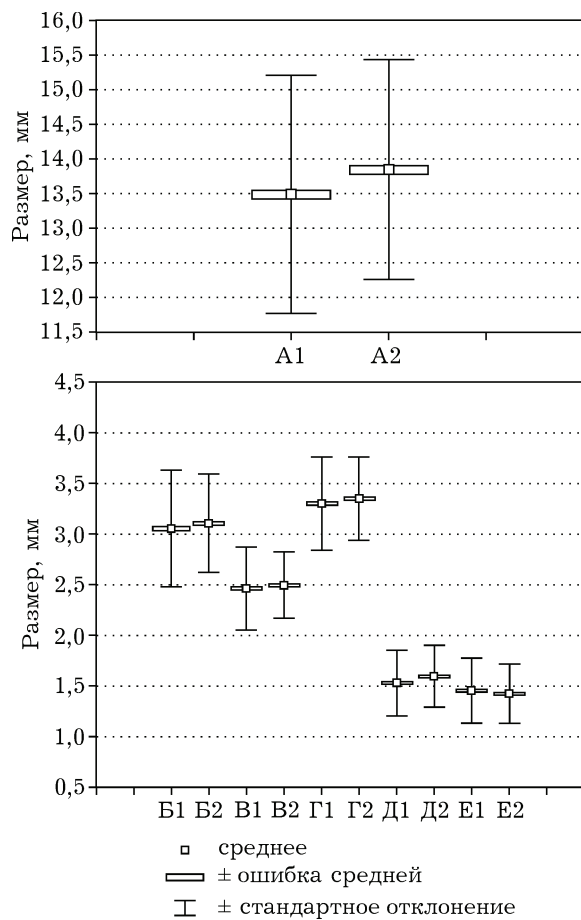


Рис. 1. Размеры органов жуков *C. aeruginosus*. А – длина надкрылий, Б – ширина надкрылий, В – длина переднеспинки, Г – ширина переднеспинки, Д – длина головы, Е – расстояние между глазами; 1 – самки, 2 – самцы

пе на лесном лугу, различаются у самок и самцов: самцы значительно меньше по этому признаку по сравнению с самками. Если же жуки обитают на лесном лугу, но в пределах города, то разница между самками и самцами по длине надкрылий становится статистически недостоверной. Другими словами, влияние фактора “город” на длину надкрылий жука выражается в том, что самки по этому признаку становятся меньше, а самцы – больше. Иллюстрация действия факторов различной природы на длину надкрылий *C. aeruginosus* представлена на рис. 3. Вертикальная штриховая линия обозначает базовые значения этого признака для *C. aeruginosus*. Анализ рисунка показывает, что влияние фактора “город” заключается в сильном уменьшении длины надкрылий у самок

и увеличении – у самцов, влияние фактора “пригород” сказывается только на самцах – длина их надкрылий увеличивается, но не настолько, чтобы стерлись половые различия по этому признаку (см. рис. 2). Влияние обитания в березняках и на газонах заключается в уменьшении длины надкрылий у самок, что приводит к стиранию полового диморфизма по этому признаку, а обитание на газонах – к уменьшению длины надкрылий у особей обоих полов.

Дальнейший анализ (рис. 2) показывает, что антропогенный пресс в виде условий города и пригородов ведет, как правило, к уменьшению величины всех исследуемых органов у самок и увеличению – у самцов. Это приводит к тому, что регистрируемый в базовых значениях признаков половой диморфизм по метрическим признакам под влиянием города и пригородов стирается.

В условиях обитания в березняке уменьшаются практически все размеры самцов, а у самок они увеличиваются (за исключением длины надкрылий). То же можно сказать и о влиянии условий обитания на газонах. Таким образом, для *C. aeruginosus* характерен половой диморфизм по размерам, причем самцы по промерам основных отделов тела меньше самок, что часто встречается в семье жуужелиц. Реакция самок и самцов на условия обитания бывает разной, что приводит или к усилению выраженности полового диморфизма по размерам, или, наоборот, к стиранию различий по этим признакам между самками и самцами. Степень выраженности полового диморфизма по размерам у жуужелиц исследуемого вида при действии разных факторов может быть различной. Обобщенный результат представлен на рис. 4. Видно, что половой диморфизм практически по всем исследованным признакам увеличивается в зависимости от растительности биотопа, где обитают жуки, и стирается при обитании в городе. Исключение составляет случай инверсии полового диморфизма в отношении ширины переднеспинки, когда самцы по этому признаку становятся больше самок.

Различные отделы тела самок и самцов исследуемого вида жуужелиц могут по-разно-

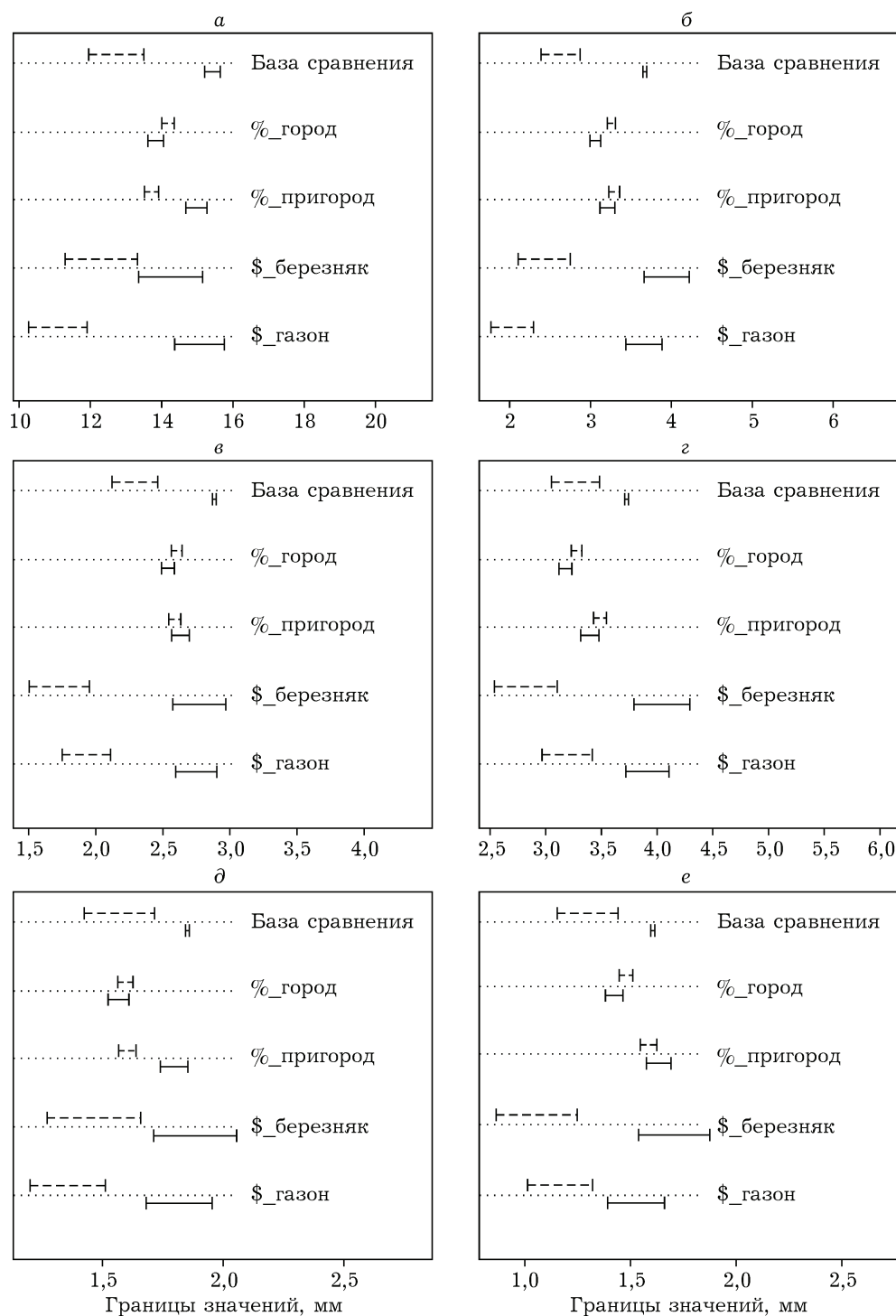


Рис. 2. Изменение размеров различных органов жуков *C. aeruginosus* (а – длина надкрылий, б – ширина надкрылий, в – длина переднеспинки, г – ширина переднеспинки, д – длина головы, е – расстояние между глазами) при действии факторов среды различной природы (% – антропогенный фактор, \$ – фактор растительности); — самки, ---- самцы

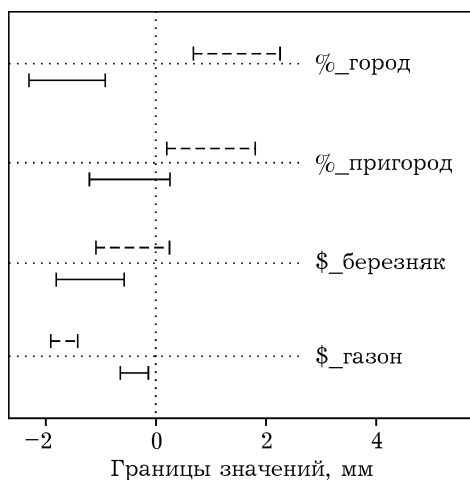


Рис. 3. Смещение значений надкрылий по отношению к базовым в популяциях *C. aegidinosus* при влиянии разных экологических факторов (% – антропогенный фактор, \$ – фактор растительности); — самки, --- самцы

му реагировать на одно и то же воздействие, что должно приводить к изменению формы жука по сравнению со стандартной для данного вида. Так, к примеру, условия обитания в пригороде у самцов исследуемого вида не влияют на длину надкрылий, но значительно уменьшают их ширину. Следовательно, надкрылья самцов становятся уже. Или другой пример. Обитание на газоне ведет к значимому уменьшению длины переднеспинки самцов с одновременным значимым увеличением ее ширины, следовательно, передне-

спинка становится шире, что должно сказаться на общей форме жука.

Значимость таких аллометрических изменений у самок и самцов показывает компонентный анализ. Сначала он был проведен отдельно для самок и самцов по всей выборке жуков вне зависимости от воздействующих факторов. Результаты представлены в табл. 2, 3.

Аллометрия у самок и самцов исследуемого вида выражена для отдельных органов примерно в равной степени. Половой диморфизм проявляется в том, что по второй компоненте у самок большая нагрузка падает на признаки головы, а у самцов – на длину надкрылий и признаки переднеспинки. При этом нагрузка по ширине надкрылий у самок и самцов имеет противоположно направленные векторы.

Такая структура изменчивости заставляет задуматься о том, как изменяется в целом форма жуков при действии факторов разной природы. Первая главная компонента отражает изменение “масштаба” жужелицы (синхронное изменение признаков с учетом аллометрии). И поскольку она объясняет более половины дисперсии, то все методы анализа, основанные на расстояниях, будут отражать в основном именно эту “масштабную” изменчивость, в то время как нас интересуют также структурные изменения размеров (формы жужелицы). Результаты многомерно-

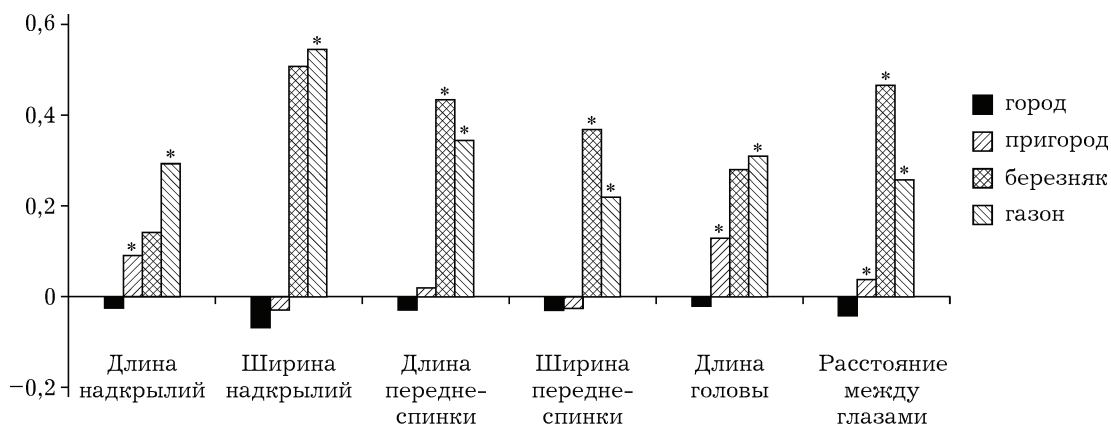


Рис. 4. Степень выраженности полового диморфизма по размерам в популяциях жужелицы *C. aegidinosus* при действии разных факторов. Половой диморфизм оценивался как разность в значении признака самок и самцов под действием определенного фактора, нормированная к среднему значению этого признака у вида. Знаком * обозначены статистически значимые значения с уровнем значимости $p < 0,001$

Т а б л и ц а 2

Результаты анализа главных компонент для самок *Carabus aeruginosus*

Признак	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
Длина надкрылий	0,47	-0,01	0,35	-0,03	-0,10	0,80
Ширина надкрылий	0,42	-0,28	0,36	0,52	0,49	-0,33
Длина переднеспинки	0,44	-0,17	0,27	-0,40	-0,57	-0,47
Ширина переднеспинки	0,34	-0,58	-0,72	-0,10	0,08	0,11
Длина головы	0,37	0,53	-0,38	0,54	-0,37	-0,07
Расстояние между глазами	0,39	0,52	-0,13	-0,52	0,54	-0,11
Доля объясненной дисперсии	53,8	14,9	10,1	8,8	7,2	5,3

го дистанционного шкалирования представлены на рис. 5. Как видно, под влиянием различных факторов форма жуков меняется в разной степени, и не всегда изменения у самок идут в параллельном направлении с изменениями у самцов. Если в условиях города и естественных биотопов полового диморфизма по форме практически не наблюдается, в условиях пригорода он выражен ярко: центроиды распределения признаков у самок и самцов располагаются практически в противоположных углах плоскости двух шкал. Если под влиянием обитания на лугу и на газонах форма самок и самцов меняется практически одинаково (с небольшой разницей), то при обитании в березняке нагрузка по первой шкале большая по величине и имеет противоположные знаки у особей разных полов.

Морфометрическая изменчивость *C. aeruginosus* изучалась в основном одномерными методами [Суходольская и др., 2008; Суходольская, Тимофеева, 2008]. Показано, что жуки этого вида, обитающие в городе, мель-

че, чем те, что обитают в естественных биотопах, однако в городе очень ярко представлен цветовой полиморфизм жуков, а количественно преобладают самки. В другой публикации оценивается морфометрическая изменчивость *C. aeruginosus* в зависимости от загрязнения среды обитания. Отмечается, что длина надкрылий жуков статистически значимо меньше в районах города со значительным промышленным загрязнением среды, в то время как в целом по городу она соизмерима с длиной надкрылий жуков, обитающих в естественных условиях. Во всех этих работах результаты дискриминантного анализа показали четкое различие в морфометрической структуре популяций, взятых из города, пригорода и из загородной зоны [Тимофеева, Савосин, 2009]. Учитывая, что в указанных исследованиях не проводилось дифференциации по полу, уменьшение размеров жуков в целом по выборке, в которой наблюдается преобладание самок, логично объясняется нашими результатами по влия-

Т а б л и ц а 3

Результаты анализа главных компонент для самцов *Carabus aeruginosus*

Признак	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
Длина надкрылий	0,43	-0,42	0,12	-0,47	0,25	0,58
Ширина надкрылий	0,47	-0,27	0,07	-0,32	-0,10	-0,77
Длина переднеспинки	0,39	-0,44	-0,37	0,71	-0,09	0,07
Ширина переднеспинки	0,33	0,52	-0,74	-0,22	0,16	0,03
Длина головы	0,42	0,36	0,28	0,03	-0,75	0,24
Расстояние между глазами	0,39	0,39	0,47	0,35	0,58	-0,08
Доля объясненной дисперсии	52,9	12,9	12,3	8,7	7,7	5,5

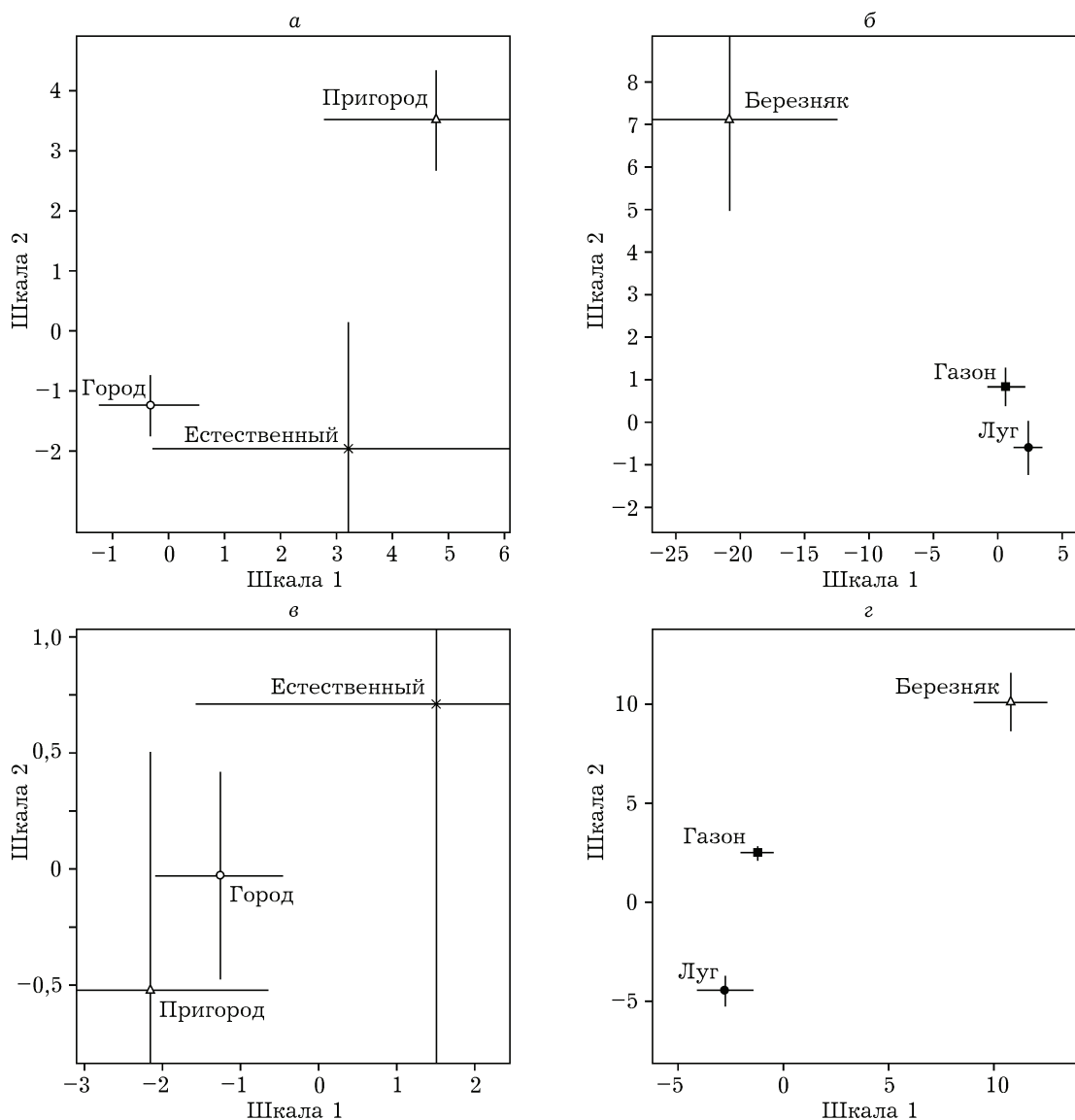


Рис. 5. Результаты сравнения действия экологических факторов на форму жуков *C. aeruginosus* методом многомерного шкалирования.

а – антропогенный фактор, самки; б – антропогенный фактор, самцы; в – фактор растительности, самки; г – фактор растительности, самцы

нию условий города на размеры жука: под влиянием города самки значительно уменьшаются по всем исследованным параметрам, следовательно, и в целом среднее значение признака в выборке меньше. Аналогичный эффект наблюдали у жужелицы вида *Carabus nemoralis*, у которой размеры жуков тоже уменьшались от окраин к центру города [Weller, Ganzhorn, 2003]. По всей видимости, уменьшение размеров самок в условиях города нельзя объяснить только повышенным уровнем загрязнения среды, поскольку, как

свидетельствуют результаты других исследований, морфометрические признаки жужелиц не изменяются даже в условиях повышенной поллютантной нагрузки [Гонгальский, Буговский, 1999]. Скорее самки более чувствительны к внешним воздействиям, в частности к изменениям влажности, поскольку *C. aeruginosus* – мезофильный вид, динамическая плотность которого имеет положительную связь с влажностью местообитания [Савосин, 2010]. Степень аридности в условиях города выше, что приводит к тому, что сам-

ки заканчивают метаморфоз раньше самцов и при меньших размерах. Это подтверждается и результатами анализа влияния растительности на размеры жуков обоих полов: условия обитания на газонах приводят к уменьшению особей.

В этой связи уместно предостеречь исследователей от возможных не соответствующих действительности выводов о характере изменений мерных признаков насекомых. Как правило, оценка влияния какого-либо фактора на размер органа осуществляется без должной статистической обработки материала (факторный анализ, линейные модели), и зачастую непонятно, действительно ли обсуждаемый фактор определяет размер объекта. Как показано в нашем исследовании, размер надкрылий жуков определяется в большей степени характером растительности биотопа, нежели антропогенным влиянием. К тому же в подавляющем большинстве цитированных нами публикаций размер надкрылий является единственным признаком, по которому судят о размере тела в целом, хотя размеры разных органов в ответ на один и тот же фактор могут меняться по-разному. Последнее положение имеет непосредственное отношение и к систематике. Зачастую карабидологи присваивают статус подвида и даже вида определенной группе особей, основываясь на одномерной оценке размеров отдельных органов, причем оценка формы органа (“слегка выпуклая”, “слегка вогнутая”) проводится чисто визуально, что привносит определенный элемент субъективности.

Неоднозначная реакция размеров самок и самцов на экологические факторы приводит к половому диморфизму по форме, который играет большую роль в процессах микроэволюции и адаптации животных к факторам среды [Fairbairn, 1997; Blanckenhorn, 2007; Cox, Calsbek, 2010]. Разнонаправленные аллометрические изменения самок и самцов можно считать одним из проявлений приспособленности организмов к меняющимся условиям среды. Половой диморфизм по размерам разных органов у насекомого может быть различен. Это предполагает дальнейшие исследования полового диморфизма уже по форме с целью прояснения механизмов адаптации жужелиц к меняющимся условиям сре-

ды. Исследования этих параметров в пределах ареала позволят определить, насколько жужелицы подчиняются общебиологическим правилам динамики размеров (правило Бергмана, правило Ренча и т. п.).

ЛИТЕРАТУРА

- Гонгальский К. Б., Бутовский Р. О. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) в окрестностях Косогогорского металлургического комбината // Проблемы почвенной зоологии: Биоразнообразие и жизнь почвенной системы: мат-лы 2 (12) Всерос. совещ. по почвенной зоологии. М., 1999. С. 258–259.
- Дорофеев Ю. В. Некоторые аспекты экологии популяций *Platynus assimilis* Pk. (Coleoptera, Carabidae) в урболандшафтах Тульской области // Экология, эволюция и систематика животных: мат-лы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Рязань, 2009. С. 72.
- Найденко В. В., Гречканев О. М. Состояние элементов биоты как показатель нарушенности природных экосистем при нефтехимическом загрязнении // Экология. 2002. № 1. С. 67–69.
- Савосин Н. И. Доминантные виды жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в структуре герпетобионтных комплексов города Кемерово // Труды Кемеровского отделения Русского энтомологического общества. Кемерово, 2008. Вып. 6. С. 105–109.
- Савосин Н. И. Эколого-фаунистическая характеристика герпетобионтного населения членистоногих крупного промышленного центра (г. Кемерово): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Барнаул, 2010. 23 с.
- Суходольская Р. А., Еремеева Н. И., Тимофеева Г. А. Структура популяций жужелиц в разных частях ареала // Труды Кемеровского отделения русского энтомологического общества. Кемерово, 2008. Вып. 6: Энтомологические исследования в Западной Сибири. С. 118–125.
- Суходольская Р. А., Тимофеева Г. А. Популяции жужелиц в условиях современного города // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: мат-лы X популяционного семинара. Ижевск, 2008. С. 423–425.
- Тимофеева Г. А., Савосин Н. И. Некоторые аспекты фауны населения и популяционной структуры жужелиц Кемерово и прилегающих территорий // Вестн. Морд. ун-та. Сер. биол. 2009. № 1. С. 69–70.
- Blanckenhorn W. U. Case studies of the differential-equilibrium hypothesis of sexual size dimorphism in two dung fly species // Sex, Size and Gender Roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford, UK: Oxford University Press, 2007. 208 p.
- Bommarco R. Reproduction and Energy Reserves of a Predatory Carabid Beetle Relative to the Agroecosystem Complexity // Ecological Applications. 1998. Vol. 8, N 3. P. 846–853. doi:http://dx.doi.org/10.1890/1051-076.
- Borg I. Modern Multidimensional Scaling: Theory and Applications (Springer Series in Statistics). Springer, 2010. 638 p.

- Chown S. L., Gaston K. J. Body size variation in insects: a macroecological perspective // *Biol. Rev.* 2009. Vol. 85, N 1. P. 139–169.
- Cox R. M., Calsbek R. Sex-specific selection and intraspecific variation in sexual size dimorphism // *Evolution*. 2010. Vol. 64, N 3. P. 798–809.
- Cox T. F., Cox M. A. A. *Multidimensional Scaling*. Chapman and Hall, 2001. 328 p.
- Entling W., Schmidt-Entling M. H., Bacher S., Brandl R., Nentwig W. Body-size relationships in European spiders // *J. Biogeogr.* 2010. Vol. 37, N 3. P. 477–485.
- Fairbairn D. J. Allometry for sexual dimorphism: pattern and process in the evolution of body size in males and females // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1997. Vol. 28. P. 659–687.
- Faraway J. J. *Linear models with R*. Chapman & Hall/CRC, 2005. 229 p.
- Gaston K. J., Blackburn T. M. *Pattern and Process in Macroecology*. London: Blackwell, 2000. 214 p.
- Honarkhah M., Caers J. Stochastic Simulation of Patterns Using Distance-Based Pattern Modeling // *Mathematical Geosciences*. 2010. Vol. 42. P. 487–517.
- Koivula M. J. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions // *ZooKeys*. 2011. Vol. 100. P. 287–317, doi: 10.3897/zookeys.100.1533
- McCulloch C. E., Searle S., Neuhaus J. *Generalized, Linear and Mixed Models*. 2nd ed. New York: J. Wiley, 2008. 424 p.
- Obydov D. A new subspecies of *Carabus (Morphocarabus) aeruginosus* Fischer Von Wildheim, 1822 (Coleoptera, Carabidae) from East Sayan Mountains (East Siberia) // *Munis Entomol. Zool.* 2011. Vol. 1. P. 146–149.
- R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [Электронный ресурс]: <http://www.R-project.org/>
- Sustek Z. Changes in body size structure of Carabid communities (Coleoptera, Carabidae) among an urbanization gradient // *Biologia (Bratislava)*. 1987. Vol. 42, N 2. P. 145–156.
- Weller B., Ganzhorn J. U. Carabid beetle community composition, body size and fluctuating asymmetry along an urban-rural gradient // *Basic Appl. Ecol.* 2003. Vol. 5. P. 193–201.

Body Size and Shape Variation in Ground Beetle *Carabus aeruginosus* F.-W., 1822 (Coleoptera, Carabidae)

R. A. SUKHODOLSKAYA¹, N. I. EREMEEVA²

¹ *State Budgetary Establishment Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences*
420087 Kazan, Daur'skaya str., 28
E-mail: ra5suh@rambler.ru

² *Kemerovo State University*
650041 Kemerovo, Krasnaya str., 6
E-mail: neremeeva@mail.ru

We studied the variation of morphometric traits in Ground Beetle *Carabus aeruginosus* F.-W. Beetles were sampled in Kemerovo region in the gradient of urbanization: the city, its suburbs and natural biotopes outside the city. We used General Linear Models, Principal Component Analysis and Multidimensional Scaling to show that all environmental factors (anthropogenic disturbance, vegetation of biotope) contributed significantly into the size variation of the beetles. Females and males reacted in different ways to the environmental factors. These phenomena lead to the different values of size sex dimorphism (SSD). Factors “City” and “Suburbs” decreased the value on SSD in the species investigated, but factor “Meadows” increased SSD. Our results indicated shape sex dimorphism (ShSD) in *Carabus aeruginosus* as well.

Key words: morphometric variation, carabids, size and shape sex dimorphism, environmental factors, multivariate analysis.