

УДК 573.01:595.762.12

Р. А. Суходольская

А. А. Савельев

**Половой диморфизм по размерам жужелицы *Carabus cancellatus* Ill.
(Coleoptera, Carabidae)**

Проведены морфометрические промеры жуков (выборка составила более 600 особей), собранных в трех точках ареала в градиенте антропогенного воздействия (города, пригороды и естественные ценозы) в биотопах с различной растительностью. Было задействовано шесть признаков: длина и ширина надкрылий, переднеспинки, длина головы и расстояние между глазами. По всем исследованным признакам самки больше самцов. Материал анализировали с помощью редуцированных моделей регрессии II типа. Коэффициенты детерминации при анализе всех признаков приближаются к 1, что говорит о том, что модели адекватно описывают изучаемый феномен. Коэффициенты регрессии всегда положительны — свидетельство того, что изменчивость размеров самок и самцов однонаправлена. По параметрам надкрылий и переднеспинки самки *Carabus cancellatus* более чувствительны к факторам среды, чем самцы, поскольку константы моделей в отношении этих признаков положительны.

Ключевые слова: половой диморфизм по размерам, карабиды, редуцированные модели регрессии, изменчивость размеров, факторы среды.

Рациональное использование биологических ресурсов предполагает систематический мониторинг за состоянием популяций растений и животных, который включает не только оценку численности какого-либо вида в определенном локалитете, но и оценку состояния биоты. Оно может учитываться по целому ряду параметров жизненного цикла, которые непосредственно связаны с приспособленностью. Одним из таких признаков считается размер тела, обусловленный многими факторами приспособленности — развитием и размножением [17, 54], ростом соматических и репродуктивных тканей [19, 25], терморегуляцией [35] и расселительными способностями [32]. Изучение изменчивости размеров тела проясняет процессы приспособления организмов к среде и формирования их взаимоотношений. Кроме того, эколого-морфологический подход позволяет выяснить внутри- и межпопуляционные взаимосвязи, которые не могут быть определены другими методами и не поддаются экспериментальной проверке [1].

Одним из наиболее привлекательных с точки зрения биоиндикации считают половой диморфизм по размерам тела (ПДР), который широко распространен в животном мире [11, 29]. Размер самок и самцов может быть одинаковым (мономорфизм) или же различаться — когда крупнее или самки, или самцы. Начиная с 60-х годов прошлого века ПДР становится предметом исследований при изучении самых разных групп животных [9, 30, 56]. Одной из главных целей таких исследований является выяснение вопроса, насколько тот или иной таксон следует правилу Ренча. Последнее гласит, что в пределах таксона ПДР увеличивается с возрастанием размеров, если самцы крупнее самок, и, наоборот, ПДР уменьшается с увеличением размеров, если крупнее самки [41]. Другими словами, правило Ренча свидетельствует о большей изменчивости размеров самцов и о ведущей роли самцов в дивергенции морфометрических признаков. Размеры самок же коварируют пассивно с размерами самцов, приводя, таким образом, к аллометрии ПДР [26, 33].

Правило Ренча было подтверждено у представителей многих таксонов, включая насекомых, рыб, рептилий, птиц и млекопитающих [24, 27, 39, 45, 46]. Однако оно не универсально. Если в случаях больших размеров самцов в данном таксоне оно, как правило, подтверждается, то в случае более крупных самок в таксоне информация противоречива,

© Суходольская Р. А., Савельев А. А., 2017

и можно сказать, что это правило не подтверждается в 50% случаев [59]. Особенно это касается беспозвоночных, в частности насекомых. Обзоры по теме ПДР у этой группы являются компиляцией результатов работ разных исследователей, выполненных в самые разные периоды [20, 21, 55]. По всей видимости, этим и объясняется противоречивость выводов по направленности ПДР у насекомых. К тому же в анализ, как правило, берется один признак или разные исследователи оценивают ПДР по разным признакам. Это может быть и длина элитры, и длина бедра, и ширина головы. Таким образом, разные работы представляют собой и различные подходы к оценке ПДР. Имеются более систематические исследования, когда авторы анализируют ПДР у определенного вида насекомых и оценивают факторы, влияющие на величину ПДР. Однако такие работы выполнены на лабораторных культурах насекомых, что затрудняет экстраполяцию полученных данных по ПДР на природные популяции [18, 27, 48].

Таким образом, для корректной оценки ПДР у определенной группы насекомых материал должен собираться в природе, в разной экологической обстановке, и обрабатываться одной группой исследователей по единой методике с привлечением в анализ нескольких признаков. При этом актуально брать в анализ виды-индикаторы антропогенного или другого воздействия, чтобы по величине и направлению ПДР регистрировать изменения в среде обитания. В этом плане хорошими индикаторами считаются жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) [36, 40, 44]. Они являются необходимым элементом почвенного ценоза, а поскольку большинство видов этого семейства хищники, они представляют собой хороший модельный объект, мало зависящий от кормового субстрата. Жужелиц в качестве индикаторов привлекают в большом количестве исследований, однако эти работы выполнены на уровне сообществ [52, 53]. На видовом уровне работ по изменчивости размеров тела и выявлению паттернов ПДР у карабидов очень мало, и в них рассматривается в большей степени изменчивость формы жуков и в узколокальном масштабе [4, 10, 15, 16]. Основная цель данного исследования — выявление паттернов полового диморфизма у жужелицы *Carabus cancellatus* Ill., 1798 (Coleoptera, Carabidae).

Материал и методы

Объект исследования. *Carabus cancellatus* (русское название — жужелица решетчатая) — крупный жук от 18 до 30 мм в длину (рис. 1 а).

Надкрылья выпуклые, с цепочками бугорков и ребрышками. Между каждыми двумя продольными рядами ямок на надкрыльях различимы не более пяти промежутков. Верх медный или бронзовый, редко темно-синий, темно-зеленый или бронзово-черный, первый членик усиков и часто бедра красные. В умеренных широтах взрослые особи встречаются с апреля по сентябрь. Кладка в июне-июле. Через два месяца появляются молодые жуки. Зимует имаго [3]. Переваривание пищи (часто это падаль), как у большинства жужелиц, внеполостное, с помощью отрыгнутого пищеварительного сока. Неморальный палеарктический вид, распространен в Центральной Европе, за Уралом встречается спорадически вплоть до Байкала. Интродуцирован в Северную Америку. Преимущественно равнинный, с южностепным ареалом. Обитает также в пойменных и нагорных лесах, предпочитая места с умеренным увлажнением, часто под камнями, бревнами. Приурочен к глинистым почвам, хотя встречается также в песчаных почвах под сельскохозяйственными культурами. Принадлежит к брахиоптерам, следовательно, бескрылый, миграционные способности ограничиваются хождением и беганьем. Может распространяться потоками воды во время половодья, расширяя, таким образом, свой ареал. В Финляндии зарегистрировано активное плавание особей этого вида, в результате чего происходит заселение островов. Ночной хищник, однако в репродуктивный период проявляет и дневную активность.

Районы исследования. Выборки жуков были взяты из разных частей ареала, в каждом из которых отлов проводился три последовательных сезона.

Материал из Удмуртии любезно предоставлен доцентом Ижевского государственного университета, кандидатом биологических наук С. В. Дедюхиным (сборы 2006—2008 гг., 73 особи). Жуки отловлены в национальном парке «Нечкинский», который расположен в долине Средней Камы в пределах Воткинского, Завьяловского и Сарапульского районов Удмуртии. Отбор производили в липняке правого и левого коренного берега р. Кама в окрестностях с. Нечкино.

Материал из заказника «Предуралье» (Пермский край, Ординский район) собран под руководством доктора биологических наук, профессора Пермского государственного университета С. Л. Есюнина в биотопе березняк. Сборы 2002—2004 гг., 120 особей.

В Республике Татарстан материал собирали в 1996—2006 гг. Исследуемые участки располагались на территориях с разным антропогенным воздействием:

- г. Казань — обследовано семь биотопов в разных частях города (четыре биотопа представляли кустарники и три — лесные массивы в пределах города, липняки);

- десять биотопов в пригороде (вязовник, три березняка, три сосняка, три кустарниковых биотопа в окрестностях г. Казани близ поселений Пановка, Бирюли, Нагорный в Пестречинском районе Республики Татарстан);

- агроценозы — поле с ячменем и малинник близ с. Масловка Рыбно-Слободского района Республики Татарстан и два поля с вико-овсяной смесью близ с. Нармонка Лаишевского района Республики Татарстан;

- естественные биотопы — Зеленодольский район (вязовник и березняк на территории Волжско-Камского государственного заповедника и березняк близ пос. Октябрьский), липняк близ с. Новошигалеево Пестречинского района Республики Татарстан.

Жуков отлавливали стандартным методом ловушками Барбера. В каждом биотопе ставили линии по 10 ловушек диаметром 8 см, которые находились в рабочем состоянии 5 суток. Таким образом, на территории Татарстана в общей сложности отработано 3250 ловушко/суток, отловлено 600 особей исследуемого вида.

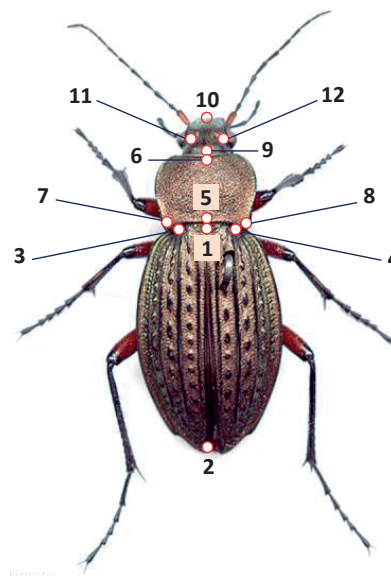
В работе также использован материал, проанализированный в диссертации Р. А. Гринько [2].

Методика исследования

Техника исследования. Для выявления паттернов ПДР были привлечены морфометрические признаки. Это связано с тем, что, если насекомое продолжает питаться на стадии имаго, масса тела его будет зависеть от кормовых ресурсов. Таким образом, масса тела будет очень вариabельным показателем и не может служить надежным инструментом при полевых сборах. Морфологические признаки менее вариabельны у имаго и в целом мало зависят от условий питания [37], поэтому они обычно используются как показатели размеров тела [47]. Поскольку паттерны ПДР по разным признакам у особей одного и того же вида могут варьировать [31], в наш анализ было взято шесть морфометрических признаков жужелиц. Морфометрические промеры проводили под бинокулярным микроскопом МБС-9 при увеличении 1×8. После определения пола у каждого жука оценивали с помощью окулярного микрометра шесть мерных признаков (рис. 1 б): 1—2 (здесь и далее цифрами у точек обозначены терминальные концы промеров) — длина надкрылий — расстояние по шву от середины бортика до вершины; 3—4 — ширина надкрылий — расстояние между плечевыми углами левого и правого надкрылий; 5—6 — длина переднеспинки — расстояние по средней линии от основания до вершины; 7—8 — ширина переднеспинки — ширина основания; 9—10 — длина головы — расстояние от шеи до верхней губы; 11—12 — расстояние между глазами.



а. В природе



б. Схема промеров

Рис. 1. Внешний вид *Carabus cancellatus*

Статистическая обработка результатов. Использовали модели регрессии II типа [8]. Сделаны расчеты линейной зависимости логарифмов квантилей распределения значения исследуемых признаков самцов и самок, что дает зависимость вида $Y = \alpha X^\beta$ для исходных значений. Для построения зависимости была использована регрессия на главные оси [38]. Положительные значения коэффициента регрессии (β) означают одинаковое направление изменения признака у самцов и самок, другими словами, с увеличением значения признака у самок значения этого же признака у самцов тоже увеличиваются. Положительные значения константы модели (Intercept) говорят о том, что размеры самок увеличиваются быстрее, чем размеры самцов, то есть к изменениям в среде более чувствительны самки, отрицательные — свидетельствуют об обратном [55]. При анализе материала учитывали также коэффициент детерминации (R^2). Его рассматривают, как правило, в качестве основного показателя, отражающего меру качества регрессионной модели, описывающей связь между зависимой и независимыми переменными модели. Коэффициент детерминации показывает, какая доля вариации объясняемой переменной учтена в модели и обусловлена влиянием на нее факторов, включенных в модель. Чем ближе R^2 к 1, тем выше качество модели. При равенстве коэффициента единице линия регрессии точно соответствует всем наблюдениям.

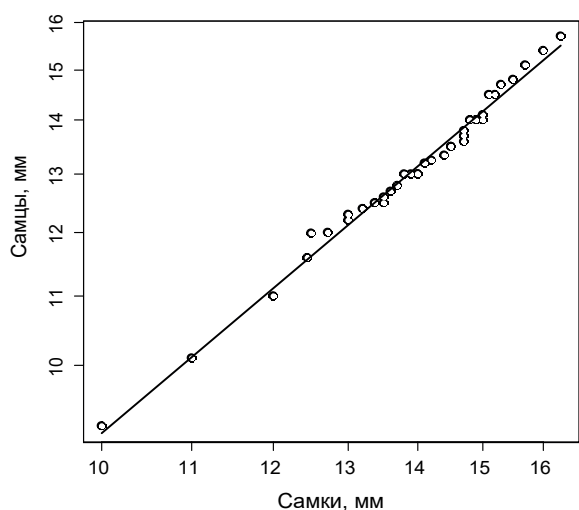
Результаты

На рисунке 2 представлены результаты редуцированных моделей регрессии размеров отдельных органов самцов на таковые самок у исследуемого вида, описательная характеристика которых дана в таблице 1.

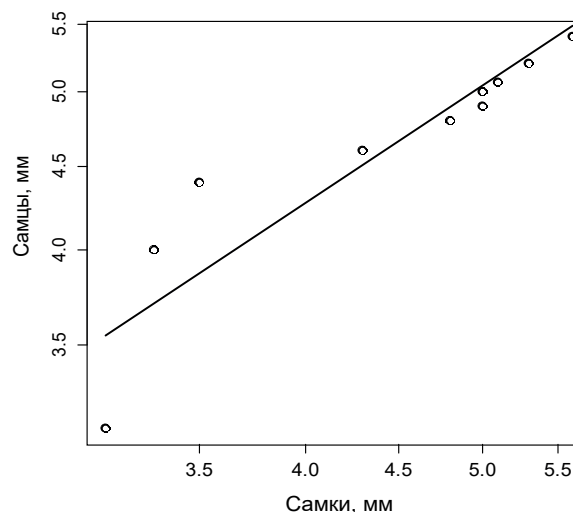
Таблица 1

Основные статистики по результатам моделей регрессии размеров самок и самцов у *C. cancellatus*

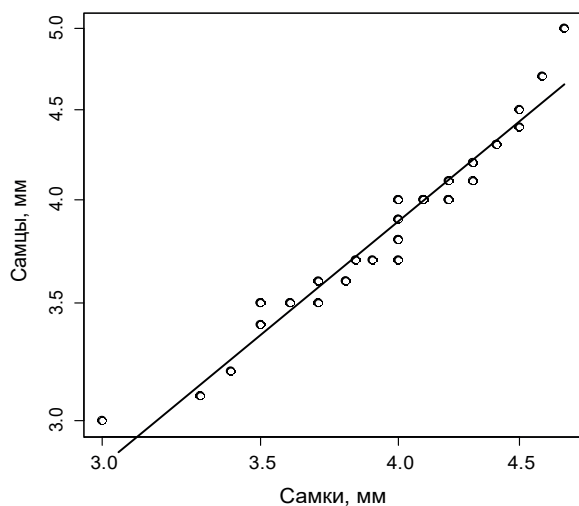
Признак	Константа модели	p-level	Коэффициент регрессии	p-level	Коэффициент детерминации
Длина надкрылий	-0,27	***	1,08	***	0,988
Ширина надкрылий	-0,19	***	1,06	***	0,98
Длина переднеспинки	-0,12	***	1,07	***	0,94
Ширина переднеспинки	-0,14	***	1,07	***	0,98
Длина головы	-0,05	***	1,01	***	0,97
Расстояние между глазами	0,04	***	0,91	***	0,93



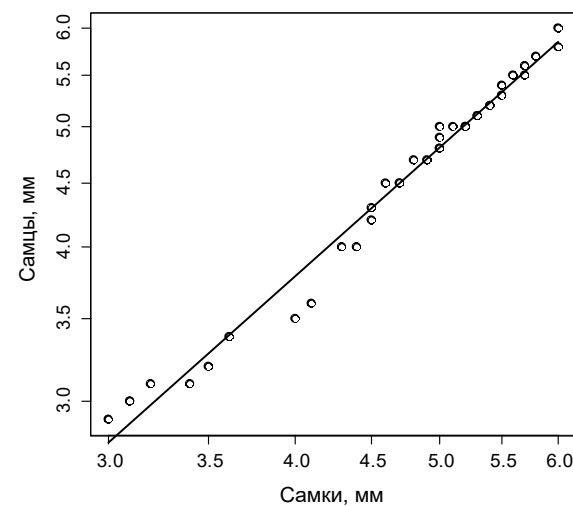
Длина надкрылий



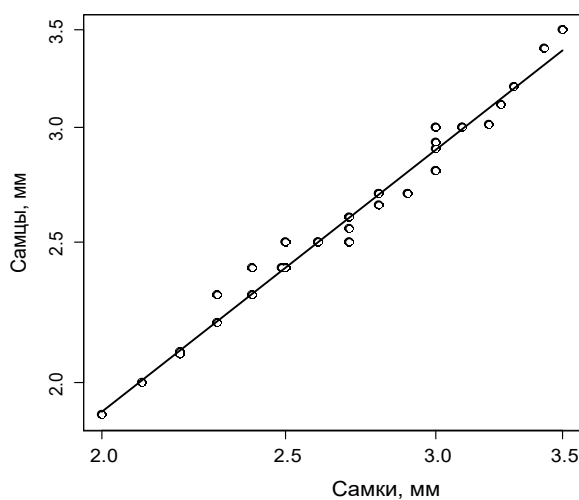
Ширина надкрылий



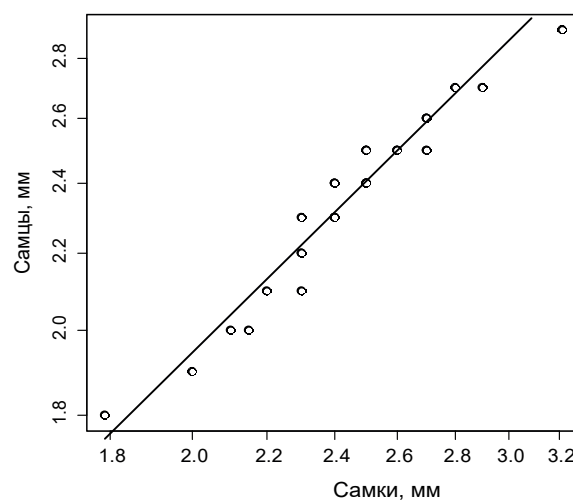
Длина переднеспинки



Ширина переднеспинки



Длина головы



Расстояние между глазами

Рис. 2. Регрессия на главные оси размеров у *C. cancellatus*

Как видно из рисунка 2 и таблицы 1, модели, описывающие регрессию размеров самцов на размеры самок, по всем исследованным признакам имеют коэффициенты детерминации, близкие к 1, то есть во всех случаях модели хорошо передают изучаемую закономерность.

Коэффициент регрессии для всех признаков положителен, это говорит о том, что размеры у особей обоих полов изменяются однонаправленно.

В отношении параметров надкрылий и переднеспинки константы моделей всегда отрицательны, то есть размеры самцов увеличиваются быстрее, чем размеры самок. В отношении признаков головы константы моделей статистически недостоверны. Это свидетельствует в пользу того, что размеры головы у самок и самцов исследуемого вида изменяются одинаково. Если учитывать, что касательно признака «расстояние между глазами» коэффициент регрессии меньше единицы, то следует заключить, что ширина головы у самок изменяется быстрее по сравнению с таковой у самцов.

Обсуждение

Основной итог нашего исследования — ПДР может различаться, если в анализ брать несколько признаков. В исследованиях ПДР по насекомым обычно задействуют 1—2 признака, из мерных признаков это длина тела (водомерки, стрекозы, ручейники), длина торакса (диопсиды, дрозофилы, сепсиды, скатопсиды), длина задней голени (водомерки, навозные мухи). У жужелиц в анализ ПДР обычно берут только длину надкрылий. Не умаляя важности этого признака для карабид, мы подчеркиваем, что изменчивость размеров надкрылий может отличаться от таковой других отделов тела насекомого, поэтому в зависимости от выбранного признака значения ПДР могут сильно разниться. Об этом говорят и другие исследователи [12, 31].

Эти выводы имеют непосредственное отношение к проблеме подтверждения правила Ренча. Большинство работ по этой тематике посвящено млекопитающим и птицам, где правило Ренча соблюдается. Однако и у птиц, у видов, где самки больше самцов, это правило не соблюдается и авторы заключают, что правило Ренча не существует в качестве независимого масштабирующего феномена [58]. У насекомых правило Ренча соблюдается лишь в половине исследованных видов и, по всей видимости, не является правилом для этого класса. К тому же стоит отметить, что как число исследований, так и их качество (наличие поправки на филогению или ее отсутствие) существенно разнятся по отрядам. К примеру, у двукрылых и клопов ПДР и его динамика оценена в нескольких семействах, в то время как в других отрядах данные по всем семействам объединены или обследовано всего одно семейство в отряде (например, ручейники). С другой стороны, данные по утверждению правила Ренча у двукрылых и клопов достаточно однотипны, а у муравьевидок оно может соблюдаться на уровне семейства, но не рода.

Таким образом, данные по подтверждению правила Ренча у насекомых достаточно разрозненны. Среди них крайне редко встречаются исследования по жукам-жужелицам, и при этом исследуется ПДР только по одному признаку. Первоначально В. Rensch [41], исследовав общую длину тела у 9 видов карабид, приходит к выводу, что в целом они не следуют правилу Ренча. По всей видимости, это определялось тем, что в целом по семейству карабид коэффициент регрессии составил величину 0,97. Другими словами, самки исследованных видов карабид были крупнее самцов и в филогенетическом ряду с увеличением размеров тела значения ПДР должны уменьшаться (обратное правило Ренча).

Полученные нами данные мы можем сравнивать с результатами лишь нескольких работ. В обзорной статье эстонских исследователей, изучивших большой объем литературы по изменчивости ПДР у насекомых, отмечается, что факторы среды могут изменять степень выраженности, но не направленность ПДР [55].

Таким образом, противоречивость литературных данных, на наш взгляд, состоит в том, что изменчивость различных признаков у одного и того же вида может подчиняться различным закономерностям. В зависимости от времени отбора выборки, фазы популяционного цикла, особенностей действия отбора и многих других причин исследователь может получать диаметрально противоположные результаты. Поэтому исследование такой проблемы, как ПДР, требует наличия не только большой выборки, но эта выборка должна включать особей, отловленных в разных точках ареала, при разном антропогенном воздействии и в разном типе биотопов. Другими словами, выборка должна быть компиляцией материала, полученного в широкомасштабном аспекте, дабы нивелировать возможное влияние на величину ПДР чисто локальных условий.

Немаловажен механизм реализации ПДР. При исследовании этого феномена обычно касаются двух вопросов. Во-первых, это адаптивная ценность ПДР. Общепринятым считается мнение, что ПДР отражает различные роли самок и самцов в выполнении репродуктивной функции. Размер тела обычно коррелирует с приспособленностью, у самок — через плодовитость, у самцов — через успех в борьбе за самку, поэтому оптимальный размер тела самок и самцов различается в разных экологических условиях. Что касается ПДР по признакам, непосредственно не связанным с репродукцией (локомоторные, связанные с добыванием пищи), то этот ПДР определяется сегрегацией ниш. Хотя маловероятно, что сегрегация ниш никак не зависит от репродуктивного успеха, так же как такой признак, как время развития личинок самок и самцов: было показано, что половой диморфизм по нему положительно коррелирует с приспособленностью популяций у зерновок [13].

Теория предсказывает, что если нет независимой изменчивости внутри пола, другими словами, если генетическая корреляция между самками и самцами равна 1, то ПДР не может сформироваться. Однако генетическая корреляция между полами крайне редко равна 1, поэтому на одни и те же условия среды у каждого пола экспрессируются свои гены и формируется ПДР. И поскольку основной эффект генов, которые работают у обоих полов, заключается в максимальном замедлении эволюции ПДР, разные размеры у самок и самцов иногда сохраняются достаточно долго, хотя они бывают и далеки от оптимальных.

Второй возникающий вопрос — коррелированная эволюция размеров самок и самцов даже в условиях антагонистического отбора. Это бывает на ранних стадиях эволюции ПДР, когда отбор на увеличение (или снижение размеров) вызывает возможно меньший, но по направлению такой же эффект у противоположного пола. Размер тела у одного пола растет, но быстрее, чем у другого, приводя к временной ковариансе размеров у разных полов и ковариансе между средними размерами и величиной полового диморфизма. Такое развитие событий известно как аллометрия ПДР, или правило Ренча. Однако генетическая корреляция между самками и самцами в плане темпов развития наблюдается только на очень ранних стадиях эволюционной траектории развития ПДР, поэтому большинство исследователей отвергают такое объяснение его существования. В единственной работе по водомеркам, где это проверялось экспериментально, данная гипотеза была отвергнута [9]. Роль генетических ограничений и геномных конфликтов в развитии ПДР остается практически не известной [28].

Определенным шагом в решении этой проблемы считается ряд работ по исследованию внутрилокусного полового конфликта [13, 23]. Внутрилокусный половой конфликт возникает, когда направление отбора по определенному аллелю зависит от того, экспрессируется он у самок или у самцов, и выражается в том, что самки и самцы имеют разнящийся оптимум фенотипического признака, который реализуется у обоих полов. Другими

словами, внутрилуксусный половой конфликт приводит к тому, что оптимальные значения какого-либо фенотипического признака имеют разные величины у самок и у самцов. Внутрилуксусный половой конфликт изучен недостаточно, хотя имеет непосредственное отношение к таким важным процессам, как адаптация и видообразование [42]. Несмотря на то что самки и самцы по геному во многом схожи, они часто различаются по ответу на действие отбора. Теоретически полово-антагонистические локусы должны приводить к гендерной нагрузке в популяциях, поскольку половой отбор по определенному признаку у одного пола рискует быть стертым по тому же признаку у другого пола. До сих пор не ясно, представляет ли такой интралуксусный половой конфликт переходное эволюционное состояние или же это более длительное препятствие к адаптации. В любом случае интралуксусный половой конфликт мог бы проявлять себя как коррелированная эволюция между популяционной приспособленностью и ПДР признаков, представленных у обоих полов.

Хотя большая часть изменчивости ПДР имеет генетическую основу и, следовательно, подвержена отбору, некоторая часть ее определяется половыми различиями в фенотипической пластичности размеров тела [27, 47]. Однако как возникают такие различия в фенотипической пластичности представителей разных полов, остается не ясным, поскольку самки и самцы обладают одинаковым геномом, кодирующим признаки роста и развития [14]. Таким образом, не решен вопрос, почему самки и самцы достигают разных размеров и демонстрируют различия в ответ на влияние одних и тех же факторов среды [47]. О том, что на внутривидовые различия имаго влияют также условия окружающей среды, было известно давно [43]. ПДР проявляется ярче в худших условиях по ресурсам, причем имеют значения и биотические факторы. К примеру, величины ПДР усиливаются, если местообитание бедно в отношении биоразнообразия, и, наоборот, ПДР менее заметен при усилении межвидовой конкуренции [34].

Насекомые в целом демонстрируют зависимость от пола пластичность массы тела в ответ на качество/количество пищи [48]. К примеру, R. Bonduriansky [22] в экспериментах на австралийской мухе продемонстрировал, что самцы более чувствительны к качеству корма: на бедной диете размеры самок и самцов были практически одинаковы, то есть ПДР не проявлялся. На богатой среде самцы становились статистически больше самок, что приводило к ПДР. Данные по влиянию температуры на проявление зависимой от пола фенотипической пластичности противоречивы, хотя температура развития считается основным фактором, влияющим на рост, развитие и время матурации. Так, было показано, что в культурах зерновок *Callosobruchus maculatus* самцы имеют большие размеры при высоких температурах развития по сравнению с самками, в то же время на других объектах эти закономерности не подтвердились, а величина ПДР зависела от стадии развития популяции [47].

Такие сложные зависимости, по всей видимости, являются нормой в природных популяциях. Это приводит к тому, что значение ПДР может меняться в широком пространственно-временном аспекте. Значения ПДР могут быть значительны, даже если нет генетических различий между популяциями одного и того же вида, но развиваются они при разных температурах, что приводит к известной географической изменчивости ПДР [19, 27, 49].

Таким образом, ни для одного вида не может существовать фиксированного значения ПДР. Аллопатричные популяции, как правило, обитают в разных экологических условиях, и даже в случае симпатричности существуют такие факторы, как популяционная плотность, кормовой ресурс и т.д. Поэтому сравнительные исследования по динамике ПДР должны включать достаточно широкий спектр видов, быть репрезентативны в пла-

не выборки и захватывать достаточно большое количество факторов, влияющих на размер тела исследуемых объектов.

Учитывая такую изменчивость ПДР, следует очень корректно оценивать влияние того или иного фактора среды на размеры самок и самцов, привлекая к анализу современные статистические методы. Большинство исследований по оценке изменчивости размеров насекомых проведено таким образом, что не понятен фактор, определяющий в данном случае увеличение или уменьшение размеров в популяции насекомых, поскольку территория исследования ограничивается одним локалитетом и даже при наличии сравнительных данных из другого невозможно определить значимость влияния обсуждаемых факторов на изменение размеров самок и самцов, а следовательно, и определить значимость величины ПДР. В этом отношении показательны работы, где изменчивость размеров оценивается по комплексу признаков и с применением линейных моделей. Такой подход позволяет вычлнить действия каждого фактора среды в его спектре независимо от имеющихся других. Так, было показано, что у исследованного нами с помощью регрессионных моделей вида — жужелицы *Carabus cancellatus* III. — ПДР по длине надкрылий (у самок она больше, чем у самцов) проявляется под влиянием обитания в центре ареала в естественном ценозе, а под влиянием обитания в агроценозе по этому признаку становятся более крупными только самцы, что приводит к тому, что ПД по длине надкрылий не регистрируется. У этого же вида жужелиц самки и самцы неодинаково реагируют на условия обитания в городе и агроценозах, что приводит к появлению ПДР не только по длине надкрылий, но и еще по пяти мерным признакам [6]. В другой работе, выполненной на сибирском виде жужелиц *C. aeruginosus*, авторы регистрируют ПД по всем исследованным признакам, но величина ПДР по этим признакам статистически значимо зависит от экологической обстановки: она увеличивается в зависимости от растительности биотопа и практически становится равной нулю под влиянием урбанизации [5]. Применение тех же линейных моделей при анализе изменчивости другого вида жужелиц *C. granulatus* показало, что степень выраженности ПДР различных признаков также сильно зависит от условий среды: ПДР у этого вида жужелиц особенно выражен по длине надкрылий, однако он практически стирается под влиянием условий города, а также обитания на лугах и газонах за счет неоднозначной реакции размеров самок и самцов на эти факторы [7]. Подобное явление описано для жужелиц *Harpalus rufipes* и *Bembidion properans*, у которых ПД по размерам тела проявляется только в стабильных условиях естественных ценозов, а при влиянии рекреации исчезает за счет того, что размер тела в этих условиях увеличивается только у самцов [57].

С другой стороны, не у всех видов жужелиц реакция на факторы среды зависит от пола. Так, у *P. melanarius* длина надкрылий в условиях города уменьшается как у самок, так и у самцов, а у *P. niger* не меняется вовсе [50] и большую роль при этом играет ПД по форме [51].

Заключение

У жужелицы *C. cancellatus* наблюдается половой диморфизм по размерам: самки больше самцов по шести линейным признакам. Анализ результатов редуцированных моделей регрессии размеров самок и самцов показывает, что вариабельность самок по параметрам надкрылий и переднеспинки больше по сравнению с самцами. Возникновение и эволюционная судьба ПД, по всей вероятности, определяется генетической архитектурой, ответственной за зависимую от пола экспрессию и степень межлокусного полового конфликта. Последующие сравнительные исследования ПД на внутри- и межвидовом уровнях помогут лучшему пониманию связей и ограничений, контролирующих эволюцию ПДР у животных.

Благодарности. Авторы приносят искреннюю благодарность специалистам-карабидологам доц. Ижевского государственного университета, канд. биол. наук С. В. Дедюхину, ст. науч. сотр. Висимского государственного заповедника, канд. биол. наук Н. Л. Уховой, канд. биол. наук А. К. Жеребцову за определение видов жужелиц и предоставление материала для морфометрического анализа, всем сотрудникам лаборатории биомониторинга Института проблем экологии и недропользования АН Республики Татарстан за помощь в сборе материала на территории Республики Татарстан.

Список использованной литературы

1. Гелашвили Д. Б., Солнцев Л. А., Якимов В. Н., Суходольская Р. А., Хабибуллина Н. Р., Иудин Д. И., Снегирева М. С. Фрактальный анализ видовой структуры карабидокомплексов урбанизированных территорий (на примере г. Казани) // Поволжский экологический журнал. 2011. № 4. С. 407—420.
2. Гринько Р. А. Экологическая структура популяций жужелиц (Coleoptera, Carabidae) зональных и интразональных экосистем при разной степени их изоляции : дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2002. 180 с.
3. Жеребцов А. К., Зайнулгабидинов Э. Р., Суходольская Р. А., Кузнецова Т. В., Халидов А. Б. Общая характеристика сообществ почвообитающих беспозвоночных естественных фитоценологических формаций // Кадастр сообществ почвообитающих беспозвоночных (мезофауна) естественных экосистем Республики Татарстан. Казань : Казанский федеральный университет, 2014. С. 20—128.
4. Минец М. Л., Гричик В. В. Изменчивость фенетических и морфологических характеристик популяций жужелицы *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) на территории Беларуси // Вестник Белорусского государственного университета. Сер. 2. 2007. № 2. С. 69—74.
5. Суходольская Р. А., Еремеева Н. И. Закономерности изменчивости размеров и формы жужелицы *Carabus aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1822 (Coleoptera, Carabidae) // Сибирский экологический журнал. 2013. № 6. С. 803—812.
6. Суходольская Р. А., Савельев А. А. Влияние экологических факторов на морфометрическую изменчивость и половой диморфизм жужелиц (на примере *Carabus cancellatus* Ill.) // Прикладная энтомология. 2012. Т. 3, № 2 (8). С. 28—38.
7. Суходольская Р. А., Савельев А. А. Влияние экологических факторов на размерные признаки жужелицы *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) // Экология. 2014. Т. 5. С. 369—375.
8. Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти : Кассандра, 2013. 314 с.
9. Abouheif E., Fairbairn D. J. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule // American Naturalist. 1997. Vol. 149. P. 540—562.
10. Alibert P., Moureau B., Dommergues J.-L., David B. Differentiation at a microgeographical scale within two species of ground beetle, *Carabus auronitens* and *C. nemoralis* (Coleoptera, Carabidae): a geometrical morphometric approach // Zoologica Scripta. 2001. Vol. 30. P. 299—311.
11. Andersson M. Sexual selection. N. J. : Princeton University Press, 1994. 221 p.
12. Arak A. Sexual dimorphism in body size: a model and a test // Evolution. 1988. Vol. 42. P. 820—825.
13. Arnqvist G., Rowe L. Sexual Conflict. Princeton University Press, 2013. 352 p.
14. Badyaev A. V. Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual dimorphism // Trends of Ecology and Evolution. 2002. Vol. 17. P. 369—378.
15. Benitez H. A., Vidal M., Briones R., Jerez V. Sexual Dimorphism and Morphological Variation in Populations of *Ceroglossus chilensis* (Eschscholtz, 1829) (Coleoptera: Carabidae) // Journal of the Entomological Research Society. 2010. Vol. 12 (2). P. 87—95.
16. Benitez H. A., Sanzana M.-R., Jerez V., Parra L. E., Hernandez C. E., Canales-Aguirre C. B. Sexual shape and size dimorphism on carabid beetles of the genus *Ceroglossus*, is the geometric body size similar between sexes due to sex ratio? // Zoological Sciences. 2013. Vol. 30 (4). P. 289—295.
17. Berger D., Walters R., Gotthard K. What limits insect fecundity? Body size- and temperature-dependent egg maturation and oviposition in a butterfly // Functional Ecology. 2008. Vol. 22, is. 3. P. 523—529.
18. Blanckenhorn W. U. Case studies of differential — equilibrium hypothesis of sexual size dimorphism in two dung fly species // Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism. New York : Oxford University Press, 2004. P. 106—114.
19. Blanckenhorn W. U. Divergent juvenile growth and development mediated by food limitation and foraging in the water strider *Aquarius remigis* (Heteroptera: Gerridae) // Journal of Zoology. 2006. Vol. 268. P. 17—23.

20. Blanckenhorn W. U., Dixon A. F. G., Fairbairn D. J., Foellmer M. W., Gilbert P. Proximate causes of Rensch's rule: does sexual size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time? // *American Naturalist*. 2007. Vol. 169. P. 245—257.
21. Blanckenhorn W. U., Stillwell R. C., Young K. A., Fox C. W., Ashton K. G. When Rensch meets Bergmann: Does sexual size dimorphism change systematically with latitude? // *Evolution*. 2006. Vol. 60. P. 2004—2011.
22. Bonduriansky R. The evolution of condition-dependent sexual dimorphism // *American Naturalist*. 2007. Vol. 169. P. 9—19.
23. Bonduriansky R., Chenoweth S. F. Intralocus sexual conflict // *Trends in Ecology and Evolution*. 2009. Vol. 24, No. 5. P. 280—288.
24. Clutton-Brock T. H., Harvey P. H., Rudder B. Sexual dimorphism, socioeconomic sex ratio and body weight in primates // *Nature*. 1977. Vol. 269. P. 797—800.
25. Etile E., Despland E. Developmental variation in the forest tent caterpillar: life history consequences of a threshold size for pupation // *Oikos*. 2008. Vol. 117. P. 135—143.
26. Fairbairn D. J. Allometry for sexual dimorphism: pattern and process in the evolution of body size in males and females // *Annual Review of Ecological Systems*. 1997. Vol. 28. P. 659—687.
27. Fairbairn D. J. Allometry for sexual size dimorphism: testing two hypotheses for Rensch's rule in the water strider *Aquarius remigis* // *American Naturalist*. 2005. Vol. 166. P. S69—S84.
28. Fairbairn D. J., Blanckenhorn W. U., Székely T. eds *Sex, Size and Gender Roles*, New York : Oxford University Press, 2007. 266 p.
29. Fairbairn D. J., Preziosi R. F. Sexual selection and the evolution of allometry for sexual size dimorphism // *American Naturalist*. 1994. Vol. 144. P. 101—118.
30. Frýdlová P., Frynta D. A test of Rensch's rule in varanid lizards // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2010. Vol. 100, is. 2. P. 293—306.
31. Gibert P., Capy P., Imasheva A., Moreteau B., Morin J. P., Pétauy G., David J. R. Comparative analysis of morphological traits among *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*: genetic variability, clines and phenotypic plasticity // *Genetica*. 2004. Vol. 120. P. 165—179.
32. Gutierrez D., Menendez R. Patterns in the distribution, abundance and body size of carabid beetles (Coleoptera, Caraboidea) in relation to dispersal ability // *Journal of Biogeography*. 1997. Vol. 24. P. 903—914.
33. Herczeg G., Gonda A., Merila J. Rensch' rule inverted-female-driven gigantism in nine-spined stickleback *Pungitius pungitius* // *Journal of Animal Ecology*. 2010. Vol. 79. P. 581—588.
34. Herler J., Kerschbaumer M., Mitteroecker P., Postl L., Sturmbauer C. Sexual dimorphism and population divergence in the Lake Tanganyika cichlid fish genus *Tropheus* // *Frontiers in Zoology*. 2010. Vol. 7. P. 4.
35. Kingsolver J. G., Izem R., Ragland G. J. Plasticity of Size and Growth in Fluctuating Thermal Environments: Comparing Reaction Norms and Performance Curves // *Integrative and Comparative Biology*. 2004. Vol. 44. P. 450—460.
36. Koivula M. J. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions // *ZooKeys*. 2011. Vol. 100. P. 287—317.
37. Laparie M., Lebouvier M., Lalouette L., Renault D. Variation of morphometric traits in populations of an invasive carabid predator (*Merizodus soledadinus*) within a sub-Antarctic island // *Biological Invasions*. 2010. Vol. 12, is. 10. P. 3405—3417.
38. Legendre L., Legendre P. *Numerical ecology*. Amsterdam : Elsevier Science, 1998. 853 p.
39. Le Polák J., Frynta D. Patterns of sexual size dimorphism in cattle breeds support Rensch's rule // *Evolutionary Ecology*. 2010. Vol. 24. P. 1255—1266.
40. Rainio J., Niemelä J. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators // *Biodiversity and Conservation*. 2003. Vol. 12. P. 487—506.
41. Rensch, B. Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergrösse // *Bonner zoologische Beiträge*. 1950. Bd. 1. S. 58—69.
42. Rice W. R., Chippindale A. K. The evolution of hybrid infertility: perpetual coevolution between gender-specific and sexually antagonistic genes // *Genetica*. 2002. Vol. 116. P. 179—188.
43. Roff D. A. *Evolutionary Quantitative Genetics*. New York : Chapman & Hall., 1997. 345 p.
44. Rykken J. J., Capen D. E., Mahabir S. P. Ground beetles as indicators of land type diversity in the Green Mountains of Vermont // *Conservation Biology*. 1997. Vol. 11. P. 522—530.
45. Serrano-Eneses M. A., Córdoba-aguilar A., Azpilicueta-Amorín M., González-soriano E., Székely T. Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch' rule in Odonata // *Journal of Evolutionary Biology*. 2008. Vol. 21. P. 1259—1273.
46. Smith R. J., Cheverud J. M. Scaling of sexual dimorphism in body mass: a phylogenetic analysis of Rensch's rule in primates // *International Journal of Primatology*. 2002. Vol. 23. P. 1095—1135.

47. Stillwell R. C., Blanckenhorn W. U., Teder T., Davidowitz G., Fox C. W. Sex Differences in Phenotypic Plasticity Affect Variation in Sexual Size Dimorphism in Insects: From Physiology to Evolution // *Annual Review of Entomology*. 2010. Vol. 55. P. 227—245.
48. Stillwell R. C., Fox C. W. Environmental effects on sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle // *Oecologia*. 2007. Vol. 153. P. 273—280.
49. Stillwell R. C., Fox C. W. Geographic variation of body size, sexual size dimorphism and fitness components of a seed beetle: local adaptation versus phenotypic plasticity // *Oikos*. 2009. Vol. 118. P. 703—712.
50. Sukhodolskaya R. A. Intraspecific body size variation in Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in urban-suburban-rural-natural gradient // *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*. 2013. Vol. 13, is. 1. P. 121—128.
51. Sukhodolskaya R. A. Variation in Body Size and Body Shape in Ground Beetle *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae) // *Journal of Agri-Food and Applied Sciences (JAAS)*. 2014. Vol. 2, is. 7. P. 196—205.
52. Sustek Z. Changes in body size structure of Carabid communities (Coleoptera, Carabidae) among an urbanization gradient // *Biologia (Bratislava)*. 1987. Vol. 42, is. 2. P. 145—156.
53. Szyszko J. State of Carabidae (Col.) fauna in fresh pine forest and tentative valorization of this environment. Warsaw, Poland : Warsaw Agricultural University Press, 1983. 80 p.
54. Tammaru T., Esperk K. T., Castellanos I. No evidence for costs of being large in females of *Orgyia* spp. (Lepidoptera, Lymantriidae): larger is always better // *Oecologia*. 2002. Vol. 133. P. 430—438.
55. Teder T., Tammaru T. Sexual Size Dimorphism within species increases with body size in insects // *Oikos*. 2005. Vol. 108. P. 321—334.
56. Tubaro P. L., Bertelli S. Female-biased sexual size dimorphism in tinamous, a comparative test fails to support Rensch's rule // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2003. Vol. 80. P. 519—527.
57. Venn S. Morphological responses to disturbance in wing-polymorphic carabid species Coleoptera: Carabidae) of managed urban grasslands // *Baltic Journal of Coleopterology*. 2007. Vol. 7 (1). P. 51—59.
58. Webb T. J., Freckleton R. P. Only half right: species with female-biased sexual size dimorphism consistently break Rensch's rule // *PLOS ONE*. 2007. Is. 9. URL: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0000897>.
59. Wu H., Jiang T., Huang X., Lin H., Wang H. A Test of Rensch's Rule in Greater Horseshoe Bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) with Female-Biased Sexual Size Dimorphism // *PLOS ONE*. 2014. Vol. 9, is. 1. URL: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0086085>

Поступила в редакцию 21.12.2016

Суходольская Раиса Анатольевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан
Российская Федерация, 420087, Республика Татарстан, г. Казань, ул. Даурская, 28
E-mail: ra5suh@rambler.ru

Савельев Анатолий Александрович, доктор биологических наук, профессор
Казанский (Поволжский) федеральный университет
Российская Федерация, 420008, Республика Татарстан, г. Казань, ул. Кремлевская, 18
E-mail: saa@kpfu.ru

UDC 573.01:595.762.12

R. A. Sukhodolskaya**A. A. Savelyev****Sexual size dimorphism of Ground Beetle *Carabus cancellatus* Ill.
(Coleoptera, Carabidae)**

The authors performed morphometric measurements of the beetles (with the sampling of more than 600 species), found in three zones of the area in the gradient of anthropogenic impact (cities, suburbs, rural areas) in the biotopes with various vegetation. Six traits were measured: length and width of elytra and pronotum, head length and space between eyes. Sexual size dimorphism in species studied was female-biased. To analyze size variation the reduced regression models of Type II were used. All the models show the coefficients of determination approaching to 1, which proves that the models were adequate to describe the phenomenon. Positive values of regression coefficients attest to the fact that the size change of female and male species was unidirectional. As the models constants regarding the size of *Carabus cancellatus* female elytra and pronotum are positive, it indicates that female species are more sensitive to environmental conditions than male ones.

Key words: sexual size dimorphism, carabids, reduced regression models, size variation, environmental factors.

Sukhodolskaya Raisa Anatolyevna, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher
Institute for Environmental and Subsoil Use, Tatarstan Academy of Sciences
Russian Federation, 420087, Tatarstan, Kazan, ul. Daurskaya, 28
E-mail: ra5suh@rambler.ru

Savelyev Anatoliy Aleksandrovich, Doctor of Biological Sciences, Professor
Kazan Federal University
Russian Federation, 420008, Tatarstan, Kazan, ul. Kremlyovskaya, 18
E-mail: saa@kpfu.ru

References

1. Gelashvili D. B., Solntsev L. A., Yakimov V. N., Sukhodol'skaya R. A., Khabibullina N. R., Iudin D. I., Snegireva M. S. Fraktal'nyi analiz vidovoi struktury karabidokompleksov urbanizirovannykh territorii (na primere g. Kazani) [Fractal analysis of the specific structure of carabids in urbanized areas (by the example of Kazan city)]. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal — Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2011, no. 4, pp. 407—420. (In Russian)
2. Grin'ko R. A. *Ekologicheskaya struktura populyatsii zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) zonal'nykh i intrazonal'nykh ekosistem pri raznoi stepeni ikh izolyatsii : dis. ... kand. biol. nauk* [Ecological structure of populations of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) zonal and intrazonal ecosystems under varying degrees of isolation: Cand. Dis.]. N. Novgorod, 2002. 180 p. (In Russian)
3. Zherebtsov A. K., Zainulgabidinov E. R., Sukhodol'skaya R. A., Kuznetsova T. V., Khalidov A. B. Obshchaya kharakteristika soobshchestv pochvoobitayushchikh bespozvonochnykh estestvennykh fitotsenoticheskikh formatsii [General characteristics of soil invertebrate communities of phytocenotic natural formations]. *Kadastr soobshchestv pochvoobitayushchikh bespozvonochnykh (mezofauna) estestvennykh ekosistem Respubliki Tatarstan* [Cadastre of soil invertebrate communities (mesofauna) in natural ecosystems of the Republic of Tatarstan]. Kazan', Kazanskii federal'nyi universitet Publ., 2014, pp. 20—128. (In Russian)
4. Minets M. L., Grichik V. V. Izmenchivost' feneticheskikh i morfologicheskikh kharakteristik populyatsii zhuzhelitsy *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) na territorii Belarusi [Variability of the polymorph and morphological characteristics of populations of ground beetles *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) in Belarus]. *Vestnik Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta*, Ser. 2, 2007, no. 2, pp. 69—74. (In Russian)
5. Sukhodol'skaya R. A., Eremeeva N. I. Zakonomernosti izmenchivosti razmerov i formy zhuzhelitsy *Carabus aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1822 (Coleoptera, Carabidae) [Consistent patterns of size and shape variability of ground beetles *Carabus aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1822 (Coleoptera, Carabidae)]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2013, no. 6, pp. 803—812. (In Russian)

6. Sukhodol'skaya R. A., Savel'ev A. A. Vliyanie ekologicheskikh faktorov na morfometricheskuyu izmenchivost' i polovoi dimorfizm zhuzhelits (na primere *Carabus cancellatus* Ill.) [The impact of environmental factors on morphometric variability and sexual dimorphism of ground beetles (by the example of *Carabus cancellatus* Ill.)]. *Prikladnaya entomologiya*, 2012, vol. 3, no. 2 (8), pp. 28—38. (In Russian)
7. Sukhodol'skaya R. A., Savel'ev A. A. Vliyanie ekologicheskikh faktorov na razmernye priznaki zhuzhelitsy *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) [The impact of environmental factors on the dimensional features of ground beetles *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae)]. *Ekologiya*, 2014, vol. 5, pp. 369—375. (In Russian)
8. Shitikov V. K., Rozenberg G. S. *Randomizatsiya i butstrep: statisticheskii analiz v biologii i ekologii s ispol'zovaniem R* [Randomization and Bootstrap: statistical analysis in biology and ecology, using R]. Tol'yatti, Kassandra Publ., 2013. 314 p. (In Russian)
9. Abouheif E., Fairbairn D. J. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *American Naturalist*, 1997, vol. 149, pp. 540—562.
10. Alibert P., Moureau B., Dommergues J.-L., David B. Differentiation at a microgeographical scale within two species of ground beetle, *Carabus auronitens* and *C. nemoralis* (Coleoptera, Carabidae): a geometrical morphometric approach. *Zoologica Scripta*, 2001, vol. 30, pp. 299—311.
11. Andersson M. *Sexual selection*. N. J., Princeton University Press, 1994. 221 p.
12. Arak A. Sexual dimorphism in body size: a model and a test. *Evolution*, 1988, vol. 42, pp. 820—825.
13. Arnqvist G., Rowe L. *Sexual Conflict*. Princeton University Press, 2013. 352 p.
14. Badyaev A. V. Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual dimorphism. *Trends of Ecology and Evolution*, 2002, vol. 17, pp. 369—378.
15. Benitez H. A., Vidal M., Briones R., Jerez V. Sexual Dimorphism and Morphological Variation in Populations of *Ceroglossus chilensis* (Eschscholtz, 1829) (Coleoptera: Carabidae). *Journal of the Entomological Research Society*, 2010, vol. 12 (2), pp. 87—95.
16. Benitez H. A., Sanzana M.-R., Jerez V., Parra L. E., Hernandez C. E., Canales-Aguirre C. B. Sexual shape and size dimorphism on carabid beetles of the genus *Ceroglossus*, is the geometric body size similar between sexes due to sex ratio? *Zoological Sciences*, 2013, vol. 30 (4), pp. 289—295.
17. Berger D., Walters R., Gotthard K. What limits insect fecundity? Body size- and temperature-dependent egg maturation and oviposition in a butterfly. *Functional Ecology*, 2008, vol. 22, is. 3, pp. 523—529.
18. Blanckenhorn W. U. Case studies of differential — equilibrium hypothesis of sexual size dimorphism in two dung fly species. *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. New York, Oxford University Press, 2004, pp. 106—114.
19. Blanckenhorn W. U. Divergent juvenile growth and development mediated by food limitation and foraging in the water strider *Aquarius remigis* (Heteroptera: Gerridae). *Journal of Zoology*, 2006, vol. 268, pp. 17—23.
20. Blanckenhorn W. U., Dixon A. F. G., Fairbairn D. J., Foellmer M. W., Gilbert P. Proximate causes of Rensch's rule: does sexual size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time? *American Naturalist*, 2007, vol. 169, pp. 245—257.
21. Blanckenhorn W. U., Stillwell R. C., Young K. A., Fox C. W., Ashton K. G. When Rensch meets Bergmann: Does sexual size dimorphism change systematically with latitude? *Evolution*, 2006, vol. 60, pp. 2004—2011.
22. Bonduriansky R. The evolution of condition-dependent sexual dimorphism. *American Naturalist*, 2007, vol. 169, pp. 9—19.
23. Bonduriansky R., Chenoweth S. F. Intralocus sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution*, 2009, vol. 24, no. 5, pp. 280—288.
24. Clutton-Brock T. H., Harvey P. H., Rudder B. Sexual dimorphism, sociometric sex ratio and body weight in primates. *Nature*, 1977, vol. 269, pp. 797—800.
25. Etile E., Despland E. Developmental variation in the forest tent caterpillar: life history consequences of a threshold size for pupation. *Oikos*, 2008, vol. 117, pp. 135—143.
26. Fairbairn D. J. Allometry for sexual dimorphism: pattern and process in the evolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecological Systems*, 1997, vol. 28, pp. 659—687.
27. Fairbairn D. J. Allometry for sexual size dimorphism: testing two hypotheses for Rensch's rule in the water strider *Aquarius remigis*. *American Naturalist*, 2005, vol. 166, pp. S69—S84.
28. Fairbairn D. J., Blanckenhorn W. U., Székely T., eds. *Sex, Size and Gender Roles*. New York, Oxford University Press, 2007. 266 p.
29. Fairbairn D. J., Preziosi R. F. Sexual selection and the evolution of allometry for sexual size dimorphism. *American Naturalist*, 1994, vol. 144, pp. 101—118.
30. Frýdlová P., Frynta D. A test of Rensch's rule in varanid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2010, vol. 100, is. 2, pp. 293—306.

31. Gibert P., Capy P., Imasheva A., Moreteau B., Morin J. P., Pétavy G., David J. R. Comparative analysis of morphological traits among *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*: genetic variability, clines and phenotypic plasticity. *Genetica*, 2004, vol. 120, pp. 165—179.
32. Gutierrez D., Menendez R. Patterns in the distribution, abundance and body size of carabid beetles (Coleoptera, Caraboidea) in relation to dispersal ability. *Journal of Biogeography*, 1997, vol. 24, pp. 903—914.
33. Herczeg G., Gonda A., Merila J. Rensch' rule inverted-female-driven gigantism in nine-spined stickleback *Pungitius pungitius*. *Journal of Animal Ecology*, 2010, vol. 79, pp. 581—588.
34. Herler J., Kerschbaumer M., Mitteroecker P., Postl L., Sturmbauer C. Sexual dimorphism and population divergence in the Lake Tanganyika cichlid fish genus *Tropheus*. *Frontiers in Zoology*, 2010, vol. 7, pp. 4.
35. Kingsolver J. G., Izem R., Ragland G. J. Plasticity of Size and Growth in Fluctuating Thermal Environments: Comparing Reaction Norms and Performance Curves. *Integrative and Comparative Biology*, 2004, vol. 44, pp. 450—460.
36. Koivula M. J. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions. *ZooKeys*, 2011, vol. 100, pp. 287—317.
37. Laparie M., Lebouvier M., Lalouette L., Renault D. Variation of morphometric traits in populations of an invasive carabid predator (*Merizodus soledadinus*) within a sub-Antarctic island. *Biological Invasions*, 2010, vol. 12, is. 10, pp. 3405—3417.
38. Legendre L., Legendre P. *Numerical ecology*. Amsterdam, Elsevier Science, 1998. 853 p.
39. Le Polák J., Frynta D. Patterns of sexual size dimorphism in cattle breeds support Rensch's rule. *Evolutionary Ecology*, 2010, vol. 24, pp. 1255—1266.
40. Rainio J., Niemelä J. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 2003, vol. 12, pp. 487—506.
41. Rensch, B. Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergröße. *Bonner zoologische Beiträge*, 1950, Bd. 1, ss. 58—69.
42. Rice W. R., Chippindale A. K. The evolution of hybrid infertility: perpetual coevolution between gender-specific and sexually antagonistic genes. *Genetica*, 2002, vol. 116, pp. 179—188.
43. Roff D. A. *Evolutionary Quantitative Genetics*. New York, Chapman & Hall., 1997. 345 p.
44. Rykken J. J., Capen D. E., Mahabir S. P. Ground beetles as indicators of land type diversity in the Green Mountains of Vermont. *Conservation Biology*, 1997, vol. 11, pp. 522—530.
45. Serrano-Eneses M. A., Córdoba-aguilar A., Azpilicueta-Amorin M., González-soriano E., Székely T. Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch' rule in Odonata. *Journal of Evolutionary Biology*, 2008, vol. 21, pp. 1259—1273.
46. Smith R. J., Cheverud J. M. Scaling of sexual dimorphism in body mass: a phylogenetic analysis of Rensch's rule in primates. *International Journal of Primatology*, 2002, vol. 23, pp. 1095—1135.
47. Stillwell R. C., Blanckenhorn W. U., Teder T., Davidowitz G., Fox C. W. Sex Differences in Phenotypic Plasticity Affect Variation in Sexual Size Dimorphism in Insects: From Physiology to Evolution. *Annual Review of Entomology*, 2010, vol. 55, pp. 227—245.
48. Stillwell R. C., Fox C. W. Environmental effects on sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *Oecologia*, 2007, vol. 153, pp. 273—280.
49. Stillwell R. C., Fox C. W. Geographic variation of body size, sexual size dimorphism and fitness components of a seed beetle: local adaptation versus phenotypic plasticity. *Oikos*, 2009, vol. 118, pp. 703—712.
50. Sukhodolskaya R. A. Intraspecific body size variation in Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in urban-suburban-rural-natural gradient. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*, 2013, vol. 13, is. 1, pp. 121—128.
51. Sukhodolskaya R. A. Variation in Body Size and Body Shape in Ground Beetle *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae). *Journal of Agri-Food and Applied Sciences (JAAS)*, 2014, vol. 2, is. 7, pp. 196—205.
52. Sustek Z. Changes in body size structure of Carabid communities (Coleoptera, Carabidae) among an urbanization gradient. *Biologia (Bratislava)*, 1987, vol. 42, is. 2, pp. 145—156.
53. Szyszko J. *State of Carabidae (Col.) fauna in fresh pine forest and tentative valorization of this environment*. Warsaw, Poland, Warsaw Agricultural University Press, 1983. 80 p.
54. Tammaru T., Esperk K. T., Castellanos I. No evidence for costs of being large in females of *Orgyia* spp. (Lepidoptera, Lymantriidae): larger is always better. *Oecologia*, 2002, vol. 133, pp. 430—438.
55. Teder T., Tammaru T. Sexual Size Dimorphism within species increases with body size in insects. *Oikos*, 2005, vol. 108, pp. 321—334.
56. Tubaro P. L., Bertelli S. Female-biased sexual size dimorphism in tinamous, a comparative test fails to support Rensch's rule. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2003, vol. 80, pp. 519—527.
57. Venn S. Morphological responses to disturbance in wing-polymorphic carabid species Coleoptera: Carabidae) of managed urban grasslands. *Baltic Journal of Coleopterology*, 2007, vol. 7 (1), pp. 51—59.

58. Webb T. J., Freckleton R. P. Only halfright: species with female-biased sexual size dimorphism consistently break Rensch's rule. *PLOS ONE*, 2007, is. 9. URL: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0000897>.

59. Wu H., Jiang T., Huang X., Lin H., Wang H. A Test of Rensch's Rule in Greater Horseshoe Bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) with Female-Biased Sexual Size Dimorphism. *PLOS ONE*, 2014, vol. 9, is. 1. URL: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0086085>