

Изменчивость размеров и половой диморфизм *Pterostichus montanus* Motsch. (Coleoptera, Carabidae) в высотном градиенте

Р. А. СУХОДОЛЬСКАЯ¹, Т. Л. АНАНИНА^{2, 3}, А. А. САВЕЛЬЕВ⁴

¹Институт проблем экологии и недропользования АН Республики Татарстан
420087, Казань, ул. Даурская, 28
E-mail: sukhodolskayaraiza@gmail.com

²ФГБУ “Заповедное Подлесье”
670045, Улан-Удэ, ул. Комсомольская, 44-64
E-mail: t.l.ananina@mail.ru

³Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6

⁴Казанский (Поволжский) федеральный университет
420002, Казань, ул. Кремлевская, 18
E-mail: anatoly.saveliev.aka.saa@gmail.com

Статья поступила 24.01.2020

После доработки 10.04.2020

Принята к печати 16.04.2020

АННОТАЦИЯ

В 1988–2014 гг. жуке *Pterostichus montanus* отлавливали на высотных выделах Баргузинского хребта (54°30' с. ш., 109°50' в. д.): побережье – 500 м над уровнем моря, низкоегорье – 720 м, среднегорье – 1004 м и высокогорье – 1667 м. Отобранных жуков сортировали по полу и проводили морфометрические промеры по шести мерным признакам: длине и ширине надкрылий, переднеспинки, головы. Всего измерено 968 экземпляров. Показано, что высота местообитания и пол жуков значимо влияют на их размеры: наименьшие по размерам жуки обитают на побережье, на остальных высотах по большинству мерных признаков жуки не отличаются. Зарегистрирован половой диморфизм (ПД) по всем признакам – самки крупнее самцов, больше всего он выражен по ширине надкрылий и головы. Усредненные по всем шести признакам значения ПД значимо выше у жуков, обитающих в низкоегорье. По результатам редуцированных моделей регрессии II типа коэффициенты регрессии во всех случаях положительны. Это говорит о том, что изменчивость размеров самок и самцов исследуемого вида имеет одинаковую направленность независимо от места обитания. При этом константа моделей в большинстве случаев отрицательна, а значение коэффициента линейной регрессии больше единицы. Следовательно, практически по всем признакам самцы более чувствительны к условиям среды.

Ключевые слова: изменчивость размеров, половой диморфизм, высотный градиент, жуки-жужелицы, *Pterostichus montanus*, редуцированные модели второго типа.

Размер тела у животных одного вида – интегральный признак, который влияет как на их поведение, так и на физиологию [Chown, Gaston, 2010]. Например, крупные самки более плодовиты [Sota, 1985; Honek, 1993; Marshall et al., 2013; Pincheira-Donoso, Hunt, 2017], а большие по размерам самцы более конкурентоспособны, например, во время спаривания [Savalli, Fox, 1998; Avila et al., 2017]. Крупные насекомые более устойчивы к голоданию, засухе и перепадам температур, зимовке [Kingsolver, Huey, 2008]. С другой стороны, большие размеры подразумевают увеличение длительности развития личиночных стадий, большее потребление пищи, а также значительный риск смертности [Nylin, Gotthard, 1998].

Изменчивости размеров жесткокрылых во временном аспекте посвящены работы последних лет, выполненные на музейных коллекциях. Так, проанализирована изменчивость размеров и формы водных жуков на территории в 500 км² на юге США. Авторы показали, что в течение тридцатилетнего периода в связи с изменениями климата (постепенным повышением температуры среды) размеры жуков увеличиваются [Babin-Fenske, Anand, 2008]. По данным итальянских карабидологов, на протяжении четвертичного периода происходит постепенное вымирание крупных бескрылых форм и, напротив, увеличивается численность и расширяется ареал мелких крылатых жужелиц [Brandmayr, Pizzolotto, 2016]. В обзорной работе канадских исследователей [Tseng et al., 2018] прослежена изменчивость размеров карабид на внутривидовом уровне и отмечено, что размеры у восьми исследованных видов уменьшились за период 30–100 лет, причем у видов больших размеров – в большей степени, чем у мелких видов. Однако исследовались опять же музейные экземпляры, что определило недостаточность выборки и отсутствие дифференциации жуков по половому признаку в ряде случаев. Авторы рассматривали изменчивость всего лишь одного признака (длина тела), размер которого выводился по формуле, без учета видовой специфики. И, наконец, все выводы построены на изменчивости не размерных признаков, а сухого веса, что оказывает влияние на полученные результаты.

Животные с непостоянной температурой тела зависят от внешних источников тепла, исходящего из окружающей среды. Каждому виду присущ свой предпочтительный диапазон температур и характерный для него размах размерных признаков. Размеры тела на внутривидовом уровне могут значительно варьировать – увеличиваться по направлению к высоким широтам, уменьшаться или не меняться вовсе [Blanckenhorn, Demont, 2004; Shelomi, 2012].

Часто основным предиктором размера тела выступает доступность пищи в период роста организма, которая, в свою очередь, определяется климатом и погодой (главным образом температурой и осадками) [Yom-Tov, Geffen, 2011; Brandmayr, Pizzolotto, 2016]. Изучение географической изменчивости размеров у 58 эктотермных видов беспозвоночных свидетельствовало о том, что она может быть результатом внутри- или межпопуляционных взаимоотношений [Angilletta, Dunham, 2003]. На преимагинальные фазы развития герпетобионтных видов насекомых значительное воздействие оказывает температура воздуха [Kingsolver, Huey, 2008]. Установлено [Horne et al., 2015], что основным детерминантом географических клин у 44 видов артропод выступает продолжительность вегетационного периода. В лабораторных условиях этими авторами выявлено, что при изменении температуры воздуха в сторону повышения размер и масса тела членистоногих в водной среде из-за снижения концентрации кислорода уменьшаются.

Более суровые климатические условия накладывают ограничения на сроки индивидуального развития организмов. Например, виды жужелиц с одногодичного цикла развития могут переходить в северных широтах на двухгодичный [Филиппов, 2007; Sharova, Khobrakova, 2005]. Механизмы, обуславливающие географические “бергмановские” клины, окончательно не выяснены. У насекомых в северных (высокогорных) регионах проявляются две адаптивные стратегии жизненных циклов. Первая состоит в ускорении развития, что позволяет быстрее пройти стадии онтогенеза и успешно его завершить до наступления холодов, вторая – в удлинении жизненного цикла до двух лет и более. Первая стратегия характерна для одногодичных ви-

дов с весенним размножением, вторая – для видов с осенним размножением.

Цель данного сообщения – провести исследование, пополняющее базу данных по внутривидовой географической изменчивости размеров насекомых. Конкретно, оценить характер изменчивости размеров и полового диморфизма (ПД) по размерам жужелицы *Pterostichus montanus* Motsch. в высотном градиенте.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследований. *Pterostichus (Petrophilus) montanus* Motschulsky, 1844 – бореальный восточно-палеарктический вид, имеет широкий ареал – от Урала до Дальнего Востока и Северной Монголии [Шиленков, Лощев, 2015]. По экологической принадлежности – горно-лесной, на Баргузинском хребте встречается во всех высотных поясах растительности, в том числе и в прибрежных биотопах ложноподгольцового пояса, он относится к группе “видов – сниженных альпийцев”, когда типично высокогорные виды обитают и на низких высотах [Шиленков, Ананина, 2001]. *P. montanus* является одним из доминантных видов Баргузинского хребта (составляет 26,6 % от всего населения жужелиц). В районе исследования у *P. montanus* реализуется однолетний жизненный цикл с размножением в первой половине лета, а зимовка происходит на стадии имаго [Ананина, 2010]. В период сезонной активности присутствует один пик повышения численности, более ранний (в третьей декаде июня) – в нижних отделах высотного трансекта, более поздний (в первой – второй декадах июля) – в верхних. Соотношение полов во всех отделах, за исключением самого нижнего – листовничника голубичного, сдвинуто в пользу самцов [Ананина, 2010].

Район исследований и сбор материала. Ключевой участок стационарных энтомологических исследований расположен на территории Баргузинского государственного природного биосферного заповедника, на северо-восточном побережье оз. Байкал, в центральной части одноименного хребта. Климат резко-континентальный, с морскими чертами. Район характеризуется морозной продолжительной зимой и прохладным коротким летом. Континентальность климата несколько

уменьшается в переходные сезоны года – весной Байкал охлаждает воздух, а осенью отдает тепло. На западном макросклоне Баргузинского хребта отмечается развитие особого влажного прибайкальского типа поясности, связанного с явлением инверсии. Так, на берегу Байкала формируется ложноподгольцовый пояс растительности (лиственничные леса, куртины кедрового стланика), не поднимающиеся выше 100 м над уровнем озера. Близкие к нему аналоги отмечены на побережье Охотского моря [Тюлина, 1967].

Территория исследования характеризуется относительно пологим поднятием от берега оз. Байкал (454–460 м над уровнем моря) до низкогорной части хребта (на отметках 535–721 м), более крутым – до верхней границы леса (1407 м), и резким подъемом до высшей точки водораздельного хребта – перевала (1667 м). Энтомологические площадки располагались в девяти характерных биотопах 30-километрового высотного трансекта в долине р. Давше, протянувшемся от берега оз. Байкал до гольцового пояса. Следуя ландшафтными особенностями исследуемой территории, были обозначены высотные выделы: побережье – 458–500 м над уровнем моря, низкогорье (нижняя часть горно-лесного пояса) – 501–720 м, среднегорье (верхняя часть горно-лесного пояса) – 721–1004 м, высокогорье (подгольцовый пояс растительности) – 1005–1667 м. В прибрежной части трансекта исследованы биотопы: кедрч черничный и березняк травянистый, в низкогорной – листовничник голубичный и кедрч бадановый, в среднегорной – осинник бадановый и пихтарник черничный, в высокогорной – березняк парковый, тундра черничная и тундра лишайниковая.

Для морфометрических измерений использовали коллекционные сборы жужелиц из стандартных почвенных ловушек постоянных энтомологических площадей ключевого участка Баргузинского хребта. Для анализа выбирали половозрелые неповрежденные экземпляры *P. montanus* с учетом местообитания, но без фиксирования времени отбора (год, месяц, декада). Всего отобрано 968 экземпляров жужелиц из девяти биотопов за период 1988–2014 гг.

Морфометрический анализ. Поскольку паттерны ПД по разным признакам у осо-

бей одного и того же вида могут варьировать [Sukhodolskaya et al., 2016], в наш анализ взято шесть морфометрических признаков жужелиц. Морфометрические промеры проводили под бинокулярным микроскопом МБС-9 при восьмикратном увеличении. После определения пола у каждого жука оценивали с помощью окуляр-микрометра шесть мерных признаков: длину надкрылий – расстояние по шву от середины бортика до вершины, ширину надкрылий – расстояние между плечевыми углами левого и правого надкрылий, длину переднеспинки – расстояние по средней линии от основания до вершины, ширину переднеспинки – ширину основания, длину головы – расстояние от шеи до верхней губы, расстояние между глазами. Объем проанализированного материала представлен в табл. 1.

Статистическая обработка. Для оценки влияния факторов на изменчивость размеров жужелиц использовали дисперсионный анализ (ANOVA). Категориальными переменными были высота местообитания и пол. Значимость различий в наблюдаемых размерах жуков оценивали с помощью post-hoc теста. Расчеты проводили в программе Past3 [Hammer et al., 2001].

Половой диморфизм оценивали согласно принятым в мировой практике методикам [Lovich, Gibbons, 1992]: $ПД = (\text{среднее значение признака самок} / \text{среднее значение признака самцов}) - 1$. Скейлинг ПД с размерами тела проводился с использованием моделей регрессии II типа (Reduced Major Axis regression). Выбор этого метода обосновывается тем, что в этом случае редуцированные основные оси симметричны, что означает, что линия регрессии определяет двумерную зависимость независимо от того, какая переменная стоит по оси x , а какая – по оси y [Шитиков и др., 2003]. Для построения модели использовались логарифмы квантилей распределения значений исследуемых признаков

самцов и самок. Расчеты выполнялись в среде статистической системы R, в пакете smatr [Warton et al., 2012]. Поскольку требовалось оценить влияние каждого отдельного фактора на фоне остальных факторов, то использовался робастный (устойчивый к выбросам) вариант функции, использующий М-оценки Хубера [Huber, 1964]. Сделаны расчеты логарифма квантилей распределения значения исследуемых признаков самцов как линейной функции для логарифмов квантилей распределения этих размеров самок. Модель выводится в текстовый файл, $Y = \alpha X^\beta$. 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, т. е. к изменениям в среде более чувствительны самки, отрицательные – свидетельствуют об обратном [Teder, Tammaru, 2005].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дисперсионный анализ показал, что высота местообитания над уровнем моря и пол значимо влияют на величину морфометрических признаков исследуемого вида *P. montanus* (табл. 2, 3, S1 – S10 Приложения). Результаты анализа изменчивости признаков приведены на рис. 1. Одинаковые буквы над гистограммами обозначают одинаковое среднее значение признака, разные – свидетельствуют о статистически значимых различиях.

Наблюдается увеличение длины надкрылий с повышением высоты, наименьшие размеры регистрируются на побережье. В низкогорье длина надкрылий значимо больше, в средне- и высокогорье у самок регистрируется тенденция к их уменьшению, но по ре-

Т а б л и ц а 1
Количество промеренных особей *P. montanus*, экз.

Тип местности	Самки	Самцы
Побережье	166	99
Низкогорье	122	132
Среднегорье	103	188
Высокогорье	61	97

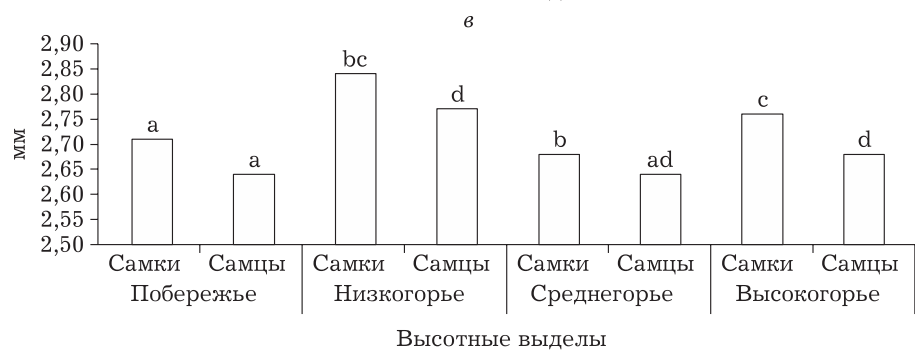
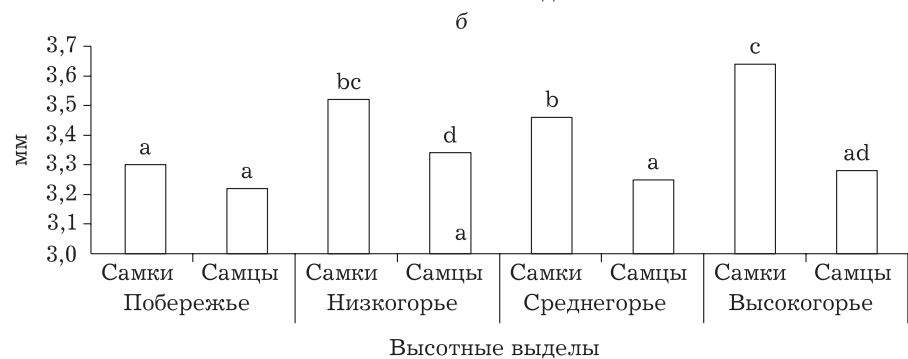
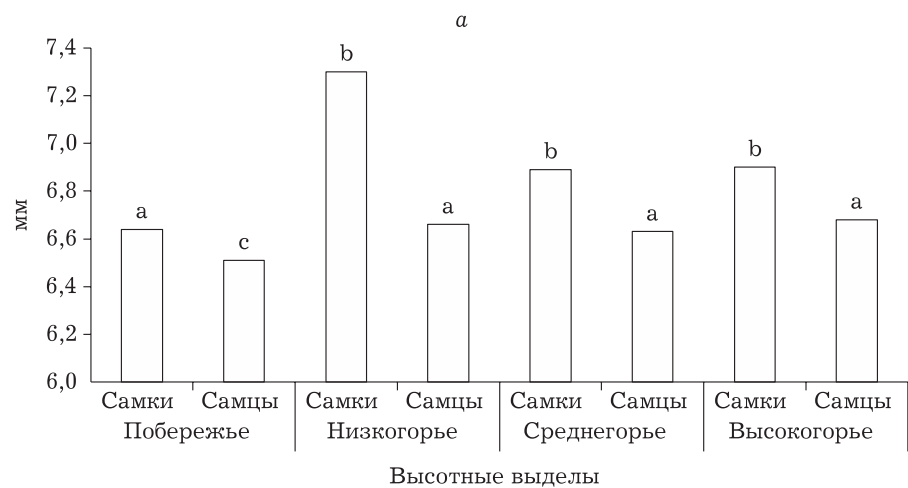


Рис. 1. (начало).

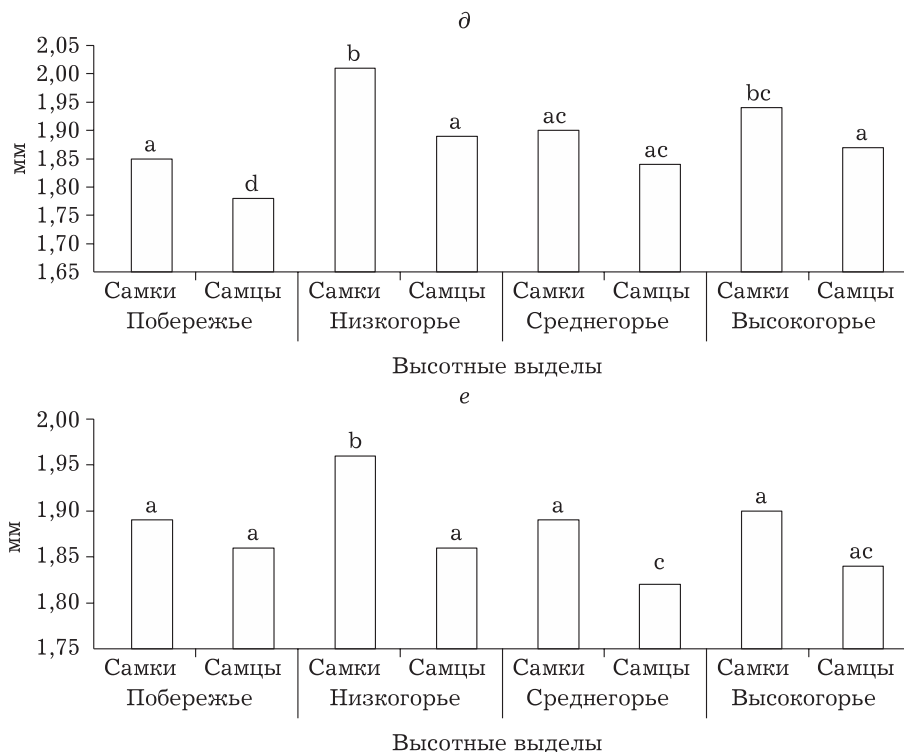


Рис. 1 (окончание). Изменчивость мерных признаков *P. montanus* в высотных выделениях Баргузинского хребта.

Одинаковые буквы над гистограммами обозначают отсутствие различий между величинами, разные – их наличие

результатам ANOVA это уменьшение статистически незначимо (табл. 2, 3). Во всех отделах горного хребта выявлен половой диморфизм – самки крупнее самцов.

Сравнение размеров самок показало, что на побережье длина надкрылий и ширина переднеспинки достоверно меньше, чем в остальных отделах хребта. Ширина надкрылий в среднегорье меньше, чем в высокогорье.

Ширина переднеспинки в низкогорье больше, чем в высокогорье. Расстояние между глазами в низкогорье больше, чем в других отделах хребта.

Сравнение размерных признаков у самцов дало несколько иной результат – длина надкрылий и длина головы на побережье меньше, чем в остальных высотных выделениях. Ширина надкрылий меньше на побережье, чем

Т а б л и ц а 2
Результаты ANOVA по влиянию высоты местообитания и пола у *P. montanus* на длину надкрылий

	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	F	p < 0,05
Межгрупповая	2195,48	7	313,639	19,1	5,85·10 ⁻²⁴
Внутригрупповая	15519,7	945	16,423	Преобразование p (n = 99999)	
Общая	17715,2	952	1,00·10 ⁻⁵		
omega2:	0,1173				
Тест Левена при однородности дисперсии, от средних	p < 0,05	0,9414			
Тест Левена, от срединных	p < 0,05	0,9468			

Т а б л и ц а 3

Результаты post-hoc теста по различиям в длине надкрылий у *P. montanus*
(тест Уэлча F при неравных отклонениях: F = 18,93, df = 351,6, p = 1,985·10⁻²¹)

Тип местности	Побережье ♀♀	Низкогорье ♀♀	Среднегорье ♀♀	Высокогорье ♀♀	Побережье ♂♂	Низкогорье ♂♂	Среднегорье ♂♂	Высокогорье ♂♂
Побережье ♀♀		5,31·10 ⁻⁸	0,001971	0,00721	3,21·10 ⁻⁵	0,114	0,02562	0,3252
Низкогорье ♀♀	5,31·10 ⁻⁸		0,05257	0,1232	4,08·10 ⁻¹⁸	3,59·10 ⁻¹¹	2,68·10 ⁻¹⁴	1,38·10 ⁻⁸
Среднегорье ♀♀	0,001971	0,05257		0,9192	8,46·10 ⁻¹¹	1,39·10 ⁻⁵	3,50·10 ⁻⁷	0,000292
Высокогорье ♀♀	0,00721	0,1232	0,9192		1,26·10 ⁻⁸	0,000159	1,52·10 ⁻⁵	0,001267
Побережье ♂♂	3,21·10 ⁻⁵	4,08·10 ⁻¹⁸	8,46·10 ⁻¹¹	1,26·10 ⁻⁸		0,009778	0,01919	0,004991
Низкогорье ♂♂	0,114	3,59·10 ⁻¹¹	1,39·10 ⁻⁵	0,0001586	0,00978		0,6408	0,664
Среднегорье ♂♂	0,02562	2,68·10 ⁻¹⁴	3,50·10 ⁻⁷	1,52·10 ⁻⁵	0,01919	0,6408		0,3746
Высокогорье ♂♂	0,3252	1,38·10 ⁻⁸	0,0002923	0,001267	0,00499	0,664	0,3746	

в низкогорье, ширина переднеспинки больше в низкогорье по сравнению со среднегорьем и высокогорьем. Расстояние между глазами больше на побережье и в низкогорье по сравнению со среднегорьем.

Были вычислены также индексы – соотношение длины органа к его ширине. По этому параметру различий по половому признаку ни в отдельных высотных выделах, ни между самими выделами не обнаружено. Однако

по размерным признакам ПД на разных высотных выделах регистрируется (рис. 2).

Мы объединили данные по всем признакам для каждого обследованного участка и получили следующую картину (рис. 3). Значения ПД значимо ниже у жуков, обитающих на побережье, в среднегорье и высокогорье они выше. Самое высокое значение ПД (в среднем по всем признакам) регистрируется у жуков низкогорья.

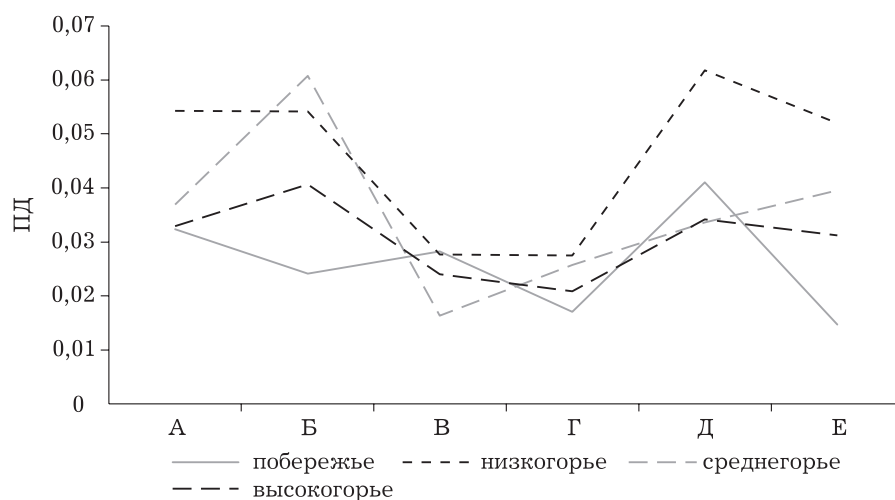


Рис. 2. Значения ПД по исследованным признакам у *P. montanus*. А – длина надкрылий; Б – ширина надкрылий; В – длина переднеспинки; Г – ширина переднеспинки; Д – длина головы; Е – расстояние между глазами

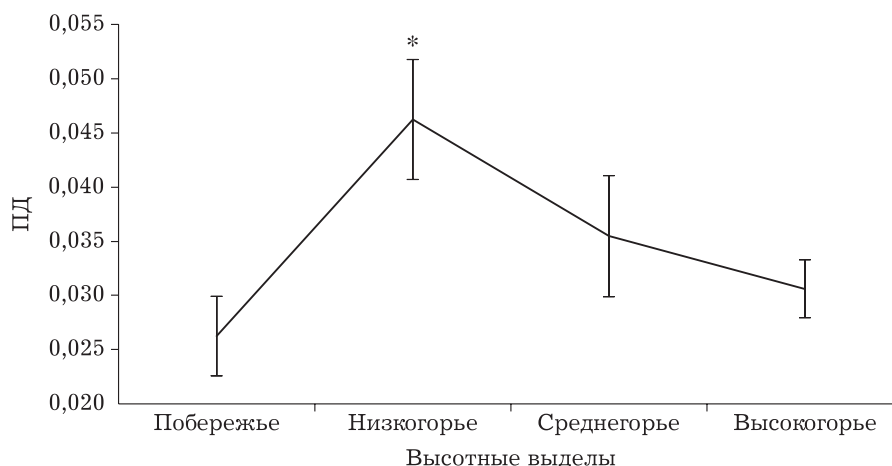


Рис. 3. Усредненные (по шести мерным признакам) значения ПД у *P. montanus*

* – статистически значимые различия

По критерию Фишера F доля общей вариативности морфометрических признаков, обусловленная действием выбранных факторов, и у самцов, и у самок (одинаково) распределилась следующим образом: по убыванию – длина надкрылий, ширина надкрылий, длина переднеспинки, длина головы, расстояние между глазами и ширина переднеспинки. Больше факторов влияют на длину тела, нежели на ширину. Доля значимой вариативности признаков определялась в таблицах сопряженности по количеству ячеек. У самцов доля вариативности составляет 67,7 %, у самок – 32,3 %. Самцы более чувствительны к воздействию факторов.

Большую чувствительность самцов по сравнению с самками подтвердили результаты регрессионных моделей II типа (табл. 4). У жуков, обитающих на побережье, константа модели RMA статистически значима по четырем признакам из шести исследованных, причем в трех случаях она отрицательна, что говорит в пользу большей чувствительности самцов к факторам среды. У жуков, населяющих низкогорье, константа модели значима также по четырем признакам, и во всех случаях она отрицательна. В среднегорье исследуемый параметр отрицателен по всем признакам, а в высокогорье ПД несколько стирается, так как константа модели значима только по трем признакам. Таким образом, из 24 исследованных случаев в 15 константа модели отрицательна. Это свидетельствует в пользу того, что при наступлении благоприятных

условий размер самцов должен увеличиваться в большей степени по сравнению с самками. Коэффициент регрессии (β) всегда положителен, что говорит об одинаковой направленности изменчивости мерных признаков у самок и самцов.

ОБСУЖДЕНИЕ

У многих видов насекомых в географических градиентах фиксируется клинальная (плавная) изменчивость размеров тела, в то время как направленность вектора изменчивости может быть различной – одни виды в широтном/высотном направлении увеличиваются в своих размерах, а другие – уменьшаются [Blanckenhorn, Demont, 2004]. Для жука *Carabus odoratus* Shil. показано, что размеры жуков монотонно уменьшаются в высотном градиенте [Sukhodolskaya, Ananina, 2015]. Известна также “зубцеобразная” (‘saw-tooth’) кривая, первоначально описанная для саранчовых, пядениц и бабочек [Roff, 1983; Nygren et al., 2008; Valimaki et al., 2013]. По мнению этих исследователей, она отражает изменение варианта жизненного цикла, при которых размеры тела последовательно уменьшаются, а затем увеличиваются, и наоборот. В широтном градиенте меняются зонально-климатические и сезонные условия – с понижением температуры воздуха, уменьшением длины светового периода, сокращением продолжительности вегетационного периода фиксируется переход от одно-

Результаты RMA II по оценке вклада высотного пояса в изменчивость ПД по мерным признакам *P. montanus*

Высотный пояс	Признак	Константа модели (Intercept)	Угол наклона кривой регрессии, β
Побережье	Длина надкрылий	-0,16	1,03
	Ширина надкрылий	-0,36***	1,09
	Длина переднеспинки	0,30***	0,90
	Ширина переднеспинки	-0,50***	1,14
	Длина головы	-0,50***	1,16
	Расстояние между глазами	0,01	0,99
Низкогорье	Длина надкрылий	-0,13	1,02
	Ширина надкрылий	-0,58***	1,16
	Длина переднеспинки	-0,24*	1,06
	Ширина переднеспинки	0,17	0,94
	Длина головы	-0,21***	1,05
	Расстояние между глазами	-0,86***	1,27
Среднегорье	Длина надкрылий	-0,69***	1,15
	Ширина надкрылий	-1,90***	1,52
	Длина переднеспинки	-0,42**	1,12
	Ширина переднеспинки	-0,67***	1,19
	Длина головы	-1,01***	1,33
	Расстояние между глазами	-0,65***	1,21
Высокогорье	Длина надкрылий	-0,44***	1,10
	Ширина надкрылий	-2,01***	1,54
	Длина переднеспинки	0,41***	0,87
	Ширина переднеспинки	0	1,00
	Длина головы	-1,31	1,46
	Расстояние между глазами	-0,13	1,03

П р и м е ч а н и е. Уровень значимости: *** – $p < 0,001$, ** – $p < 0,01$, * – $p < 0,05$.

к двух- и трехгодичному пролонгированному жизненному циклу развития. Известна публикация, описывающая зубцеобразную кривую изменчивости размеров в широтном градиенте у жужелицы *P. melanarius* [Sukhodolskaya, Saveliev, 2016]. В высотном градиенте при движении от нижних поясов растительности к верхним, а также с изменением климатической обстановки у видов с многолетней генерацией наблюдалась смена типа жизненного цикла, например у жужелицы *Carabus loschnikovi* F.-W. [Sharova, Khobrakova, 2005]. Подобный сценарий был показан и для бабочек как в высотном, так и в широтном градиентах [Kivelä, 2011]. Этот автор утверждает, что в таких феноменах задействованы локальные адаптации и генетико-средовые взаимодействия.

Исследуемый вид – *P. montanus* – одногодичный и моноциклический по типу размно-

жения. Для него было ожидаемо монотонное уменьшение размеров в высотном градиенте. Однако это предположение не подтвердилось – напротив, у обоих полов наблюдалось увеличение размеров тела по всем признакам при продвижении от побережья к высокогорному выделу. Кривая динамики размерных признаков демонстрирует значительный всплеск в низкогорном выделе, небольшое снижение к среднегорному, повышение к высокогорному выделу. В данном случае у *P. montanus* просматривается противогradientная изменчивость размеров тела [Blanckenhorn, Demont, 2004]. Причем наиболее крупные особи были зафиксированы в низкогорном выделе, а наиболее мелкие – на побережье Байкала. В низкогорном выделе во все годы исследований отмечалась и наиболее высокая численность этого вида. По результатам полученных данных можно охарак-

теризовать прибрежный пояс растительности для *P. montanus* как пессимальное, а низкогорный – как наиболее оптимальное местообитание. По мнению ботаников Л. Н. Тюлиной [1967] и В. Н. Моложникова [1986], исследовавших флору Северного Байкала, и Баргузинского хребта в том числе, в низкогорных лесных комплексах сложились самые “комфортные условия” по соотношению тепла и влаги. Гидротермический коэффициент Селянинова в нижней части горно-лесного пояса составляет 1–1,2, а в прибрежном поясе – 2,7–2,9. Этот метеорологический показатель используется для характеристики увлажнения территории, например, для районов Восточной Сибири и Дальнего Востока благоприятные условия влагообеспеченности создаются при ГТК = 1,3 [Ананина, 2010]. Факт присутствия видов “сниженных альпийцев” на нижних высотах указывает на сходство микроклиматических и эдафических условий побережья Байкала и высокогорных пустошей Баргузинского хребта. По нашим наблюдениям, наиболее значительным фактором для *P. montanus* выступают глубинные температуры почвы и температуры воздуха на поверхности земли. А такие параметры, как высота над уровнем моря, продолжительность безморозного периода и состав растительности, оказывают на жизнедеятельность этого вида опосредованное воздействие [Ананина, 2010].

Несмотря на то что мы не обнаружили четко выраженных клин в изменчивости размеров исследуемого вида в высотном градиенте, мы считаем, что высотность накладывает отпечаток на структуру популяций жужелиц. Вслед за исследователями высотного градиента изменчивости размеров жужелиц [Maveety, Browne, 2012; Tsuchiya et al., 2012], а также учитывая данные, полученные нами ранее [Sukhodolskaya, Ananina, 2017], мы предполагаем, что популяции *P. montanus* на разных высотах отличаются и по морфометрической структуре. В известной теории В. А. Геодакяна [1991] отмечен факт повышенной изменчивости самцов и большей их чувствительности к факторам среды по сравнению с самками.

Доказательством различий в структуре популяций *P. montanus* на разных уровнях можно считать разную степень выраженности полового диморфизма по размерам тела.

Если бы структура популяций была одинакова, то в более благоприятных условиях среды (низкогорье) размеры самцов должны были бы увеличиваться в большей степени, чем самок. Следовательно, половой диморфизм должен был бы уменьшаться. В нашем исследовании в низкогорье величина полового диморфизма значимо больше. Требуются дальнейшие исследования, которые покажут степень выраженности клин в размерах самок и самцов в высотном градиенте (насколько они “круче” у того или иного пола). В обзоре, обобщающем широтно-высотные клины изменчивости размеров артропод [Blanckenhorn, Demont, 2004], постулируется, что они должны быть круче у самцов. Однако следует учитывать, что обзор написан по данным авторов, которые работали всего с одним признаком и не всегда на внутривидовом уровне. В нашем же исследовании задействовано шесть признаков, и полученные данные могут внести определенный вклад в дальнейшую разработку экогеографических правил (Бергманна, Ренша).

ВЫВОДЫ

1. Размеры жужелицы *P. montanus* по всем признакам наименьшие на побережье, в низкогорье они значимо больше, а в средне- и высокогорье наблюдается тенденция к их уменьшению, но статистически значимых различий с размерами жуков низкогорья не выявлено.

2. Значение индексов, характеризующих форму жука (отношение длины органа к его ширине), не меняется в высотном градиенте.

3. У жуков, обитающих в низко-, средне- и высокогорье, регистрируется половой диморфизм по всем шести исследованным признакам – самки крупнее самцов. У жуков побережья половой диморфизм данной направленности отмечен только для длины надкрылий и длины головы.

4. Наибольшие значения полового диморфизма наблюдаются в целом для морфометрических показателей надкрылий и длины головы. В целом по всем признакам наибольшее значение ПД отмечены в популяциях *P. montanus*, обитающих в низко- и среднегорье, наименьшие – на побережье.

5. По большинству признаков самцы *P. montanus* более чувствительны к факторам среды, чем самки, особенно в низко- и среднегорье.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананина Т. Л. Динамика численности жуужелиц в горных условиях Северо-Восточного Прибайкалья. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2010. 103 с.
- Геодакян В. А. Эволюционная теория пола // Природа. 1991. № 8. С. 60–69.
- Моложников В. Н. Растительные сообщества Прибайкалья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 272 с.
- Тюлина Л. Н. О типах поясности растительности на западном и восточном побережьях Северного Байкала. Геоботанические исследования на Байкале. М., 1967. С. 3–44.
- Филиппов Б. Ю. Жизненные циклы некоторых видов жуужелиц (Coleoptera: Carabidae) в южной тундре // Rus. Entomol. J. 2007. Т. 16, № 4. С. 425–438.
- Шиленков В. Г., Ананина Т. Л. Материалы по фауне жуужелиц Баргузинского заповедника // Биоразнообразие Байкальского региона: тр. биол.-почв. фак-та Иркут. гос. ун-та. Вып. 5. Ч. 1. Иркутск: Изд-во ИГУ, 2001. С. 26–41.
- Шиленков В. Г., Лощев С. М. Материалы по фауне жуужелиц трибы Pterostichini (Coleoptera, Carabidae) юга Красноярского края и Республики Хакасия // Байкал. зоол. журн. Энтомология. 2015, № 2 (17). С. 22–38.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. С. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
- Angilletta M. J., Dunham A. E. The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general // Am. Nat. 2003. Vol. 162. P. 332–342.
- Avila G. A., Withers T. M., Holwell G. I. Courtship and mating behaviour in the parasitoid wasp *Cotesia urabae* (Hymenoptera: Braconidae): mate location and the influence of competition and body size on male mating success // Bull. Entomol. Res. 2017. Vol. 107. P. 439–447.
- Babin-Fenske J., Anand M., Alarie Y. Rapid morphological change in stream beetle museum specimens correlates with climate change // Ecol. Entomol. 2008. Vol. 33, N 5. P. 646–651. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01018.x>
- Blanckenhorn W. U., Demont M. Bergmann and converse bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? // Integr. Comp. Biol. 2004. Vol. 44. P. 413–424.
- Brandmayr P., Pizzolotto R. Climate change and its impact on epigeal and hypogean carabid beetles // Periodicum Biologorum. 2016. V. 118, N 3. P. 147–162. doi: 10.18054/pb.2016.118.3.4062
- Chown S. L., Gaston K. J. Body size variation in insects: a macroecological perspective // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 2010. Vol. 85. P. 139–169.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. 2001. <http://palaeo-electronica.org>.
- Honek A. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship // Oikos. 1993. Vol. 66. P. 483–492.
- Horne C. R., Hirst A. G., Atkinson D. Temperature size responses match latitudinal-size clines in arthropods, revealing critical differences between aquatic and terrestrial species // Ecol. Lett. 2015. Vol. 18. P. 327–335.
- Huber P. J. Robust estimation of a location parameter // Annals of Mathem. Stat. 1964. Vol. 35, N 1. P. 73–101.
- Kingsolver J. G., Huey R. B. Size, temperature, and fitness: three rules // Evol. Ecol. Res. 2008. Vol. 10. P. 251–268.
- Kivelä S. M. Evolution of insect life histories in relation to time constraints in seasonal environments. Polymorphism and clinal variation // Acta Univ. Oul. 2011. 72 p.
- Lovich J. E., Gibbons J. W. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism // Growth Development and Aging. 1992. Vol. 56. P. 269–281.
- Marshall J. M., Miller M. A., Lelito J. P., Storer A. J. Latitudinal variation in body size of *Agrilus planipennis* and relationship with fecundity // Agric. For. Entomol. 2013. Vol. 15. P. 294–300.
- Maveety S. A., Brown R. A. Body size and dispersal ability of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) on an elevation gradient in a Neotropical cloud forest // Entomol. Soc. Am. Annual Meet. 2012. P. 80–85.
- Nygren G. H., Bergström A., Nylin S. Latitudinal body size clines in the butterfly *Polyommatus icarus* are shaped by gene-environment interactions // J. Insect Sci. 2008. V. 8. P. 47–61. <http://dx.doi.org/10.1673/031.008.4701>
- Nylin S., Gotthard K. Plasticity in life-history traits // Annu. Rev. Entomol. 1998. Vol. 43. P. 63–83.
- Pincheira-Donoso D., Hunt J. Fecundity selection theory: concepts and evidence // Biol. Rev. 2017. Vol. 92. P. 341–356.
- Roff D. A. Phenological adaptation in a seasonal environment: A theoretical perspective // Diapause and life cycle strategies in insects / Ed. V. K. Brown, I. Hodek. Dr W Junk Publishers, 1983. pp.253–270
- Savalli U., Fox C. Sexual selection and the fitness consequences of male body size in the seed beetle *Stator limbatus* // Anim. Behav. 1998. Vol. 55. P. 473–483.
- Sharova I. K., Khobrakova L. T. Features of the life cycles of *Pterostichus montanus* (Motschulsky, 1844) and *Carabus loschnikovi* (Fischer-Waldheim, 1822) (Coleoptera, Carabidae) in conditions of the mountain taiga belt in the Eastern Sayan // Biol. Bull. Russ. Acad. Sci. 2005. Vol. 32. P. 27–37.
- Shelomi M. Where are we now? Bergmann's rule sensu lato in insects // Am. Nat. 2012. Vol. 180. P. 511–519.
- Sota T. Limitation of reproduction by feeding condition in a carabid beetle, *Carabus yaconinus* // Res. Popul. Ecol. 1985. Vol. 27. P. 171–184.
- Sukhodolskaya R. A., Ananina T. L. Altitudinal variation in population density, body size and morphometric structure in *Carabus odoratus* Shil., 1996 (Coleoptera: Carabidae) // Acta Biol. Univ. Daugavp. 2015. Vol. 15, N 1. P. 179–190.
- Sukhodolskaya R., Saveliev A. Body size variation in Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in latitude gradient // Periodicum Biologorum. 2016. Vol. 118, N 3. P. 273–278.
- Sukhodolskaya R. A., Saveliev A. A., Muhammetnabiev T. R. Sexual Dimorphism of Insects and Conditions of Its Manifestation // Res. J. Pharmaceutical, Biol. and Chem. Sci. 2016. Vol. 7, N 2. P. 1992–2001.
- Sukhodolskaya R., Ananina T. Elevation changes of morphometric traits structure in *Pterostichus montanus* Motsch. (Coleoptera, Carabidae) // Asian J. Biol. 2017. Vol. 2, N 2. P. 1–9.
- Teder T., Tammaru T. Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects // Oikos. 2005. Vol. 108. P. 321–334.

- Tseng M., Kaur K. M., Pari S. S., Sarai K., Chan D., Yao C. H., Porto P., Toor A., Toor H. S., Fograscher K. 2018. Decreases in beetle body size linked to climate change and warming temperatures // J. Animal Ecol. V. 87. P. 647–659. doi: 10.1111/1365-2656.12789
- Tsuchiya Y., Takami Y., Okuzaki Y., Sota T. Genetic differences and phenotypic plasticity in body size between high- and low-altitude populations of the ground beetle *Carabus tosanus* // J. Evolut. Biol. 2012. Vol. 25. P. 1835–1842.
- Valimaki P., Kivela S. M., Maenpaa M. I., Tammaru T. Latitudinal clines in alternative life histories in a geometrid moth // J. Evol. Biol. 2013 Vol. 26. P. 118–129.
- Vogel S. Life in Moving Fluids: The Physical Biology of Flow. 1994.
- Warton D. I., Duursma R. A., Falster D. S., Taskinen S. Smatr 3 – an R package for estimation and inference about allometric lines // Methods Ecol. Evolut. 2012. Vol. 3. P. 257–259.
- Yom-Tov Y., Geffen E. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 2011. Vol. 86 P. 531–541.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Т а б л и ц а S1

Результаты ANOVA по влиянию высоты местообитания и пола на ширину надкрылий *P. montanus*

Группа	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	F	$p < 0,05$
Межгрупповая	1346,28	7	192,325	22,88	$9,02 \cdot 10^{-29}$
Внутригрупповая	7942,76	945	8,40504	Преобразование $p (n = 99999)$	
Общая	9289,03	952	$1,00 \cdot 10^{-5}$		
Компоненты изменчивости (только для рандомизированных эффектов)					
Переменная (групповая)	1,56702	Переменная (ошибка)	8,40504	ICC	0,157141
omega2:	0,1385				
Тест Левена при однородности дисперсии, от средних	$p < 0,05$	0,03237			
Тест Левена, от срединных	$p < 0,05$	0,02204			

Т а б л и ц а S2

Результаты post-hoc теста по различиям в ширине надкрылий у *P. montanus*

Тип местности	Побережье ♀♀	Низкогорье ♀♀	Среднегорье ♀♀	Высокогорье ♀♀	Побережье ♂♂	Низкогорье ♂♂	Среднегорье ♂♂	Высокогорье ♂♂
Побережье ♀♀		$6,51 \cdot 10^{-9}$	$7,38 \cdot 10^{-6}$	$5,65 \cdot 10^{-11}$	0,1369	0,2588	0,3007	0,8044
Низкогорье ♀♀	$6,51 \cdot 10^{-9}$		0,336	0,06113	$8,41 \cdot 10^{-11}$	$8,45 \cdot 10^{-6}$	$5,52 \cdot 10^{-12}$	$1,15 \cdot 10^{-7}$
Среднегорье ♀♀	$7,38 \cdot 10^{-6}$	0,336		0,009056	$1,03 \cdot 10^{-7}$	0,001072	$4,32 \cdot 10^{-8}$	$2,85 \cdot 10^{-5}$
Высокогорье ♀♀	$5,65 \cdot 10^{-11}$	0,06113	0,009056		$7,33 \cdot 10^{-13}$	$4,06 \cdot 10^{-8}$	$1,43 \cdot 10^{-13}$	$6,06 \cdot 10^{-10}$
Побережье ♂♂	0,1369	$8,41 \cdot 10^{-11}$	$1,03 \cdot 10^{-7}$	$7,33 \cdot 10^{-13}$		0,01615	0,5249	0,2724
Низкогорье ♂♂	0,2588	$8,45 \cdot 10^{-6}$	0,001072	$4,06 \cdot 10^{-8}$	0,01615		0,03344	0,2234
Среднегорье ♂♂	0,3007	$5,52 \cdot 10^{-12}$	$4,32 \cdot 10^{-8}$	$1,43 \cdot 10^{-13}$	0,5249	0,03344		0,5321
Высокогорье ♂♂	0,8044	$1,15 \cdot 10^{-7}$	$2,85 \cdot 10^{-5}$	$6,06 \cdot 10^{-11}$	0,2724	0,2234	0,5321	

П р и м е ч а н и е. Тест Уэлча F при неравных отклонениях: $F = 18,93$, $df = 351,6$, $p = 1,985 \cdot 10^{-21}$.

Т а б л и ц а S3

Результаты ANOVA по влиянию высоты местообитания и пола на длину переднеспинки *P. montanus*

Группа	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	F	$p < 0,05$
Межгрупповая	1346,28	7	192,325	22,88	Преобразование $p (n = 99999)$
Внутригрупповая	7942,76	945	8,40504		
Общая	9289,03	952	$1,00 \cdot 10^{-5}$		
Компоненты изменчивости (только для рандомизированных эффектов)					
Переменная (групповая):	1,56702	Переменная (ошибка)	8,40504	ICC	0,157141
omega2:	0,1385				
Тест Левена при однородности дисперсии, от средних	$p < 0,05$	0,03237			
Тест Левена, от срединных	$p < 0,05$	0,02204			

Т а б л и ц а S4

Результаты post-hoc теста по различиям в длине переднеспинки у *P. montanus*

Тип местности	Побережье ♀♀	Низкогорье ♀♀	Среднегорье ♀♀	Высокогорье ♀♀	Побережье ♂♂	Низкогорье ♂♂	Среднегорье ♂♂	Высокогорье ♂♂
Побережье ♀♀		$6,51 \cdot 10^{-9}$	$7,38 \cdot 10^{-6}$	$5,65 \cdot 10^{-11}$	0,1369	0,2588	0,3007	0,8044
Низкогорье ♀♀	$6,51 \cdot 10^{-9}$		0,336	0,06113	$8,41 \cdot 10^{-11}$	$8,45 \cdot 10^{-6}$	$5,52 \cdot 10^{-12}$	$1,15 \cdot 10^{-7}$
Среднегорье ♀♀	$7,38 \cdot 10^{-6}$	0,336		0,009056	$1,03 \cdot 10^{-7}$	0,001072	$4,32 \cdot 10^{-8}$	$2,85 \cdot 10^{-5}$
Высокогорье ♀♀	$5,65 \cdot 10^{-11}$	0,06113	0,009056		$7,33 \cdot 10^{-13}$	$4,06 \cdot 10^{-8}$	$1,43 \cdot 10^{-13}$	$6,06 \cdot 10^{-10}$
Побережье ♂♂	0,1369	$8,41 \cdot 10^{-11}$	$1,03 \cdot 10^{-7}$	$7,33 \cdot 10^{-13}$		0,01615	0,5249	0,2724
Низкогорье ♂♂	0,2588	$8,45 \cdot 10^{-6}$	0,001072	$4,06 \cdot 10^{-8}$	0,01615		0,03344	0,2234
Среднегорье ♂♂	0,3007	$5,52 \cdot 10^{-12}$	$4,32 \cdot 10^{-8}$	$1,43 \cdot 10^{-13}$	0,5249	0,03344		0,5321
Высокогорье ♂♂	0,8044	$1,15 \cdot 10^{-7}$	$2,85 \cdot 10^{-5}$	$6,06 \cdot 10^{-10}$	0,2724	0,2234	0,5321	

П р и м е ч а н и е. Тест Уэлча F при неравных отклонениях: $F = 19,55$, $df = 347,5$, $p = 4,71 \cdot 10^{-22}$.

Т а б л и ц а S5

Результаты ANOVA по влиянию высоты местообитания и пола на ширину переднеспинки *P. montanus*

Группа	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	F	$p < 0,05$
Межгрупповая	242,972	7	34,7102	7,49	Преобразование $p (n = 99999)$
Внутригрупповая	4379,06	945	4,63392		
Общая	4622,03	952	$1,00 \cdot 10^{-5}$		
Компоненты изменчивости (только для рандомизированных эффектов)					
Переменная (групповая):	0,256253	Переменная (ошибка)	4,63392	ICC	0,052402
omega2:	0,0455				
Тест Левена при однородности дисперсии, от средних	$p < 0,05$	0,1153			
Тест Левена, от срединных	$p < 0,05$	0,1409			

Т а б л и ц а S6

Результаты post-hoc теста по различиям в ширине переднеспинки у *P. montanus*

Тип местности	Побережье ♀♀	Низкогорье ♀♀	Среднегорье ♀♀	Высокогорье ♀♀	Побережье ♂♂	Низкогорье ♂♂	Среднегорье ♂♂	Высокогорье ♂♂
Побережье ♀♀		0,001926	0,3475	0,4787	0,1212	0,8381	$4,18 \cdot 10^{-5}$	0,3885
Низкогорье ♀♀	0,001926		0,000279	0,002562	$2,95 \cdot 10^{-5}$	0,001756	$4,51 \cdot 10^{-12}$	0,000435
Среднегорье ♀♀	0,3475	0,000279		0,9454	0,5757	0,4752	0,009736	0,9575
Высокогорье ♀♀	0,4787	0,002562	0,9454		0,5823	0,5948	0,02686	0,9827
Побережье ♂♂	0,1212	$2,95 \cdot 10^{-5}$	0,5757	0,5823		0,1939	0,05539	0,5458
Низкогорье ♂♂	0,8381	0,001756	0,4752	0,5948	0,1939		0,000291	0,5188
Среднегорье ♂♂	$4,18 \cdot 10^{-5}$	$4,51 \cdot 10^{-12}$	0,009736	0,02686	0,05539	0,000291		0,009482
Высокогорье ♂♂	0,3885	0,000435	0,9575	0,9827	0,5458	0,5188	0,009482	

П р и м е ч а н и е. Тест Уэлча F при неравных отклонениях: $F = 6,974$, $df = 347$, $p = 8,748 \cdot 10^{-8}$.

Т а б л и ц а S7

Результаты ANOVA по влиянию высоты местообитания и пола на длину головы *P. montanus*

Группа	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	F	$p < 0,05$
Межгрупповая	368,435	7	52,6336	19,11	$5,62 \cdot 10^{-24}$
Внутригрупповая	2602,65	945	2,75413	Преобразование $p (n = 99999)$	
Общая	2971,08	952	$1,00 \cdot 10^{-5}$		
Компоненты изменчивости (только для рандомизированных эффектов)					
Переменная (групповая)	0,424978	Переменная (ошибка)	2,75413	ICC	0,133678
omega2:	0,1174				
Тест Левена при однородности дисперсии, от средних	$p < 0,05$	0,000102			
Тест Левена, от срединных	$p < 0,05$	0,000752			

Т а б л и ц а S8

Результаты post-hoc теста по различиям в длине головы у *P. montanus*

Тип местности	Побережье ♀♀	Низкогорье ♀♀	Среднегорье ♀♀	Высокогорье ♀♀	Побережье ♂♂	Низкогорье ♂♂	Среднегорье ♂♂	Высокогорье ♂♂
Побережье ♀♀		$6,51 \cdot 10^{-12}$	0,02618	0,000557	0,003911	0,1209	0,3848	0,5635
Низкогорье ♀♀	$6,51 \cdot 10^{-12}$		$5,78 \cdot 10^{-5}$	0,05889	$2,36 \cdot 10^{-18}$	$3,94 \cdot 10^{-7}$	$4,84 \cdot 10^{-15}$	$4,81 \cdot 10^{-8}$
Среднегорье ♀♀	0,02618	$5,78 \cdot 10^{-5}$		0,1386	$4,81 \cdot 10^{-6}$	0,4554	0,002488	0,1485
Высокогорье ♀♀	0,000557	0,05889	0,1386		$6,39 \cdot 10^{-8}$	0,02949	$3,68 \cdot 10^{-5}$	0,006726
Побережье ♂♂	0,003911	$2,36 \cdot 10^{-18}$	$4,81 \cdot 10^{-6}$	$6,39 \cdot 10^{-8}$		$4,00 \cdot 10^{-5}$	0,02742	0,00212
Низкогорье ♂♂	0,1209	$3,94 \cdot 10^{-7}$	0,4554	0,02949	$4,00 \cdot 10^{-5}$		0,0162	0,4257
Среднегорье ♂♂	0,3848	$4,84 \cdot 10^{-15}$	0,002488	$3,68 \cdot 10^{-5}$	0,02742	0,0162		0,1845
Высокогорье ♂♂	0,5635	$4,81 \cdot 10^{-8}$	0,1485	0,006726	0,00212	0,4257	0,1845	

П р и м е ч а н и е. Тест Уэлча F при неравных отклонениях: $F = 15,87$, $df = 359,1$, $p = 3,625 \cdot 10^{-18}$.

Т а б л и ц а S9

Результаты ANOVA по влиянию высоты местообитания и пола на расстояние между глазами *P. montanus*

Группа	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	F	$p < 0,05$
Межгрупповая	168,241	7	24,0344	11,01	$2,02 \cdot 10^{-13}$
Внутригрупповая	2063,45	945	2,18355	Преобразование p ($n = 99999$)	
Общая	2231,69	952	$1,00 \cdot 10^{-5}$		
Компоненты изменчивости (только для рандомизированных эффектов)					
Переменная (групповая)	0,186171	Переменная (ошибка)	2,18355	ICC	0,078563
omega2:	0,06847				
Тест Левена при однородности дисперсии, от средних	$p < 0,05$	0,2171			
Тест Левена, от срединных	$p < 0,05$	0,2043			

Т а б л и ц а S10

Результаты post-hoc теста по различиям в расстоянии между глазами у *P. montanus*

Тип местности	Побережье ♀♀	Низкогорье ♀♀	Среднегорье ♀♀	Высокогорье ♀♀	Побережье ♂♂	Низкогорье ♂♂	Среднегорье ♂♂	Высокогорье ♂♂
Побережье ♀♀		$2,20 \cdot 10^{-6}$	0,5201	0,4777	0,2797	0,4886	$8,91 \cdot 10^{-5}$	0,01472
Низкогорье ♀♀	$2,20 \cdot 10^{-6}$		0,000313	0,003794	$2,31 \cdot 10^{-7}$	$2,93 \cdot 10^{-7}$	$3,46 \cdot 10^{-17}$	$1,33 \cdot 10^{-10}$
Среднегорье ♀♀	0,5201	0,000313		0,8718	0,1225	0,2206	$5,17 \cdot 10^{-5}$	0,005668
Высокогорье ♀♀	0,4777	0,003794	0,8718		0,1362	0,2288	0,000423	0,01093
Побережье ♂♂	0,2797	$2,31 \cdot 10^{-7}$	0,1225	0,1362		0,6704	0,02498	0,2232
Низкогорье ♂♂	0,4886	$2,93 \cdot 10^{-7}$	0,2206	0,2288	0,6704		0,003123	0,08441
Среднегорье ♂♂	$8,91 \cdot 10^{-5}$	$3,46 \cdot 10^{-17}$	$5,17 \cdot 10^{-5}$	0,000423	0,02498	0,003123		0,4054
Высокогорье ♂♂	0,01472	$1,33 \cdot 10^{-10}$	0,005668	0,01093	0,2232	0,08441	0,4054	

П р и м е ч а н и е. Тест Уэлча F при неравных отклонениях: $F = 12,4$, $df = 351,4$, $p = 3,348 \cdot 10^{-14}$.

Body size variation and sexual size dimorphism in *Pterostichus montanus* Motsch. (Coleoptera, Carabidae) in altitude gradient

R. A. SUKHODOLSKAYA¹, T. L. ANANINA^{2, 3}, A. A. SAVELIEV⁴

¹*The Institute of Problems in Ecology and Mineral Wealth, Tatarstan Academy of Sciences
420087, Kazan, Dauruskaya str., 28
E-mail: sukhodolskayaraisa@gmail.com*

²*FGBU Zapovednoe Podlemorye
670045, Ulan-Ude, Komsomolskaya str., 44–64
E-mail: t.l.ananina@mail.ru*

³*Institute of General and Experimental Biology of SB RAS
670047, Ulan-Ude, Sakhyanovoy str., 6*

⁴*Kazan (Volga Region) Federal University
420002, Kazan, Kremlyevskaya str., 18
E-mail: anatoly.saveliev.aka.saa@gmail.com*

Abstract. We sampled ground beetles *Pterostichus montanus* in 1988–2014 at different altitude plots of Barguzin ridge (N 54°30'; E 109°50') – the coast (500 m a. s. l.), low mountains – 720 m, middle mountains – 1004 m and high mountains – 1667 m. Morphological measurements included six traits – the length and the width of elytra, pronotum and head in males and females separately. Sample size was 968 individuals. Altitude and sex affected significantly beetles size: the latter was smallest at the coast, at the other altitudes beetles did not differ in size. Sexual size dimorphism (SSD) was female-biased and its value was the highest in elytra and head width. Mean values of SSD by all six traits were the lowest on the low mountains populations. Reduced regression models coefficients were positive in all cases. Then body size variation in males and females had similar direction at all altitudes. But Intercepts were negative in majority of cases and linear regression coefficients more than 1. Thus, males were more sensitive to environment impact practically by all traits.

Key words: body size variation, sexual size dimorphism, altitude gradient, ground beetles, *Pterostichus montanus*, RMA II.