

Изоляция как фактор изменчивости морфометрических признаков и биомассы жужелицы садовой (*Carabus hortensis* Linnaeus, 1758)

Г.Г. Сушко, А.В. Стальмах, А.С. Ткачёнок, И.А. Литвенкова, А.А. Лакотко

В статье представлены результаты исследований влияния изоляции на морфометрические показатели и биомассу (MIB) имаго жужелицы *Carabus hortensis* Linnaeus, 1758. Выявлена общая тенденция к снижению размеров головы, переднеспинки и длины бедра первой конечности с одной стороны и к увеличению общей длины тела – с другой. Ординация РСА показала, что длина головы, ширина переднеспинки, длина надкрылий, длина бедра и длина тела вносят наибольший вклад в дифференциацию морфометрических признаков *C. hortensis* в изолированных биотопах. На основании дисперсионного анализа (two-way ANOVA) продемонстрировано, что тип биотопа значимо ($p < 0,05$) влияет на изменчивость таких признаков, как длина головы, ширина переднеспинки, длина надкрылий и длина бедра. С другой стороны, дифференциация таких признаков, как ширина головы, ширина переднеспинки, длина надкрылий и длина тела, а также MIB связаны с половым диморфизмом.

Ключевые слова: изоляция, метапопуляции, *Carabus hortensis*, морфометрические признаки, Белорусское Поозерье.

The article presents the results of the study of the isolation effect on the morphometric parameters and biomass (MIB) of the ground beetle imago *Carabus hortensis* Linnaeus, 1758. A general tendency towards a decrease in the size of the head, pronotum and length of the first limb femur on one hand and an increase in the total body length on the other hand was revealed. PCA ordination showed that the head length, pronotum width, elytra length, femur length and body length make the greatest contribution to the differentiation of morphometric features of *C. hortensis* in isolated habitats. Based on the analysis of variance (two-way ANOVA), it was demonstrated that the habitat type significantly ($p < 0,05$) affects the variability of such morphometric parameters as the head length, pronotum width, elytra length and femur length. On the other hand, differentiation of such features as the head width, pronotum width, elytra length and body length, as well as MIB are associated with sexual dimorphism.

Keywords: isolation, metapopulations, *Carabus hortensis*, morphometric features, Belarusian Poozerie.

Введение. Размеры тела в целом и отдельные морфометрические показатели являются интегральными признаками, которые влияют на множество физиологических, адаптационных и онтогенетических процессов. Морфологическая изменчивость на уровне популяций может быть использована для индикации экологического состояния экосистем. Кроме того микроэволюционные процессы могут проявляться в морфологической дифференциации популяций. Насекомые, как правило, не эволюционируют в сторону больших размеров, так как крупные особи характеризуются значительными энергозатратами [1], [2]. Напротив, в условиях ограниченных ресурсов или неблагоприятных факторов окружающей среды снижение размеров тела может быть выгодным, позволяя насекомым стать более выносливыми к голоду и ухудшению условий обитания [2]–[4].

Размеры тела различных видов и их вариабельность используются и для оценки влияния изоляции в исследованиях в области островной биогеографии. Согласно правилу Фостера (правило острова), некоторые виды, обитающие на островах, эволюционировали с большим размером тела (островной гигантизм), в то время как другие стали меньше (островная карликовость). Предполагается, что представители одного вида увеличиваются в размерах на островах из-за снижения давления хищников или отсутствия некоторых из них, по сравнению с материком. Представители других видов уменьшаются в размерах, когда пищевые ресурсы ограничены из-за уменьшения размеров местообитания по площади на острове [5].

Охарактеризованные особенности вариации морфологии организмов вследствие изоляции на островах выявлены в основном на примере позвоночных животных. Подобные исследования с использованием беспозвоночных и в частности насекомых крайне ограничены. Для оценки влияния изоляции на изменчивость морфологии среди последних особый инте-

рес представляют жуки семейства жужелиц. Многие виды данного семейства широко распространены в мире, а их биология и экология хорошо известны. Кроме того, они являются признанными биоиндикаторами и чутко реагируют на изменения окружающей среды [6].

Верховые болота считаются островными экосистемами вследствие высокой специфичности экологических условий местообитаний и высокой специализации фауны. В свою очередь на верховых болотах на повышениях рельефа сохранились небольшие участки минеральных почв, покрытые лесной растительностью (так называемые минеральные острова). Следовательно, экологические условия таких сильно изолированных экосистем могут обусловить изменчивость размеров жужелиц в метапопуляциях островов по сравнению с крупными неизолированными популяциями. В связи с этим цель представленной работы – изучить влияние изоляции на морфометрические показатели и биомассу жужелицы *Carabus hortensis* Linnaeus, 1758 в условиях минеральных островов на верховом болоте.

Материалы и методы исследования. *Carabus hortensis hortensis* Linnaeus, 1758 – лесной мезофильный вид жужелиц, приуроченный к лесам различных типов. Вид в основном активен ночью. Среди представителей семейства жужелицы – это крупный и активный многоядный хищник. Жуки не способны летать [7]. На территории Беларуси *C. hortensis* распространен повсеместно, относится к массовым лесным видам. Период активности имаго – июнь–октябрь [8].

Исследования проводились в сосновых лесах, расположенных на 2 минеральных островах на верховом болоте «Болото Мох» в Миорском районе Витебской области, которые изолированы болотным массивом от окружающих биоценозов. В качестве контроля были выбраны широко распространенные на территории Белорусского Поозерья сосняки черничные, расположенные в окрестностях данного верхового болота на расстоянии около 3 км. Протяженность островов в длину составляла 200 и 260 м соответственно. Расстояние от островов до края болота было не менее 300 м.

Материал собран с помощью почвенных ловушек. Сборы проводились с апреля по ноябрь 2023 г. Для измерений было в случайном порядке выбрано по 30 самцов и 30 самок в 2 изолированных сосновых лесах на минеральных островах и в 2 контрольных «материковых» сосняках. Всего измерено 120 имаго *C. hortensis*. У каждого образца измерены ширина головы, длина головы, ширина переднеспинки, длина переднеспинки, длина надкрылий слева, длина бедра передней левой конечности и длина тела. Все параметры измерялись с помощью электронного штангенциркуля (точность до 0,001 мм). Чтобы свести к минимуму возможные ошибки измерения, каждый показатель измерен три раза, рассчитано среднее арифметическое трех измерений, которое впоследствии использовалось для анализа. Для сравнения длинны надкрылий и длинны бедра первой конечности использовали измерение с левой стороны каждой особи, чтобы избежать потенциальных проблем, возникающих из-за флуктуирующей асимметрии в различных популяциях.

Морфометрические данные перед анализом были нормализованы путем логарифмического преобразования. Так как переменные могут коррелировать друг с другом, сначала был выполнен корреляционный анализ (корреляция Пирсона). Длина переднеспинки – как метрика с высоким коэффициентом корреляции ($r \geq 0,7$) – была исключена из анализа. Для выявления ошибок измерения и выбросов использовали диаграммы рассеяния и тест Граббса (tG). Для сравнения морфометрических показателей использовали t-критерий Стьюдента. Вариабельность признаков оценивалась с помощью коэффициента вариации (CV, %). Оценка различий всех измеренных морфометрических признаков в изолированных и неизолированных местообитаниях была выполнена на всем наборе данных с помощью анализа главных компонент (PCA) на основе ковариационной матрицы. Двухфакторный дисперсионный анализ (two-way ANOVA) был проведен для определения влияния типа местообитания (биотоп) и половой дифференциации (пол) на изменчивость измеренных морфологических признаков и биомассы. Значимость two-way ANOVA была рассчитана с использованием теста Монте-Карло с 999 перестановками. Биомасса (Mean Individual Biomass, MIB) рассчитана по формуле, которая описывает связь между длиной тела (x) и массой живых имаго жужелиц: $\ln y = -8,928 + 2,555 \times \ln x$ [9]. Все анализы выполнены для самцов и самок по отдельности, а также для общего массива данных без деления по половой принадлежности. Для расчетов использовали приложение Past 4.16 [10].

Результаты исследования и их обсуждение. Большинство видов жуелиц характеризуются половым диморфизмом, который выражается в более крупных размерах имаго самок [7]. Поэтому вначале мы сравнили морфометрические показатели самцов и самок, собранных в контрольных биотопах между собой, а затем выполнили такие же сравнения для обитателей остров. Измеренные показатели имаго самок контрольных участков были значимо выше по сравнению с самцами: ширина головы ($t = 4,33$, $p = 0,0001$), длина головы ($t = 4,64$, $p = 0,0001$), ширина переднеспинки ($t = 3,87$, $p = 0,0004$), длина надкрылий ($t = 5,85$, $p = 0,001$), длина тела ($t = 5,97$, $p = 0,0001$). Такая же тенденция отмечена и для изолированных лесов, где имаго самок также были крупнее самцов: ширина головы ($t = 3,80$, $p = 0,0008$), длина головы ($t = 7,35$, $p = 0,0001$), ширина переднеспинки ($t = 4,01$, $p = 0,0001$), длина надкрылий ($t = 9,26$, $p = 0,0001$), длина тела ($t = 7,99$, $p = 0,0001$).

Далее мы выполнили сравнение морфометрических показателей *C. hortensis* между особями, обитающими в лесах минеральных островов и в контрольных биотопах. Среди 6 морфометрических признаков 4 имели значимые различия. Длина головы, ширина переднеспинки и длина бедра были значимо ($p < 0,05$) выше в контроле и только длина надкрылий была значимо выше в лесах на островах. Наибольшей вариабельностью отличались ширина ($CV = 9,11\%$) и длина головы ($CV = 14,75\%$). В изолированных популяциях наряду с шириной ($CV = 7,52\%$) и длиной головы ($CV = 17,49\%$) высокой вариабельностью отличалась и длина бедра ($CV = 7,26\%$), тогда как в контрольных биотопах значения данного показателя варьировали менее всего. Вариабельность остальных признаков в обоих типах местообитаний была сходной (таблица 1).

Таблица 1 – Результаты измерения морфологических признаков имаго *Carabus hortensis* (объединенные данные для двух полов)

Морфометрический показатель	Контроль			Изолированные леса			t	p
	M (мм)	SD	CV (%)	M (мм)	SD	CV (%)		
ширина головы	2,625	0,239	9,108	2,576	0,194	7,524	1,599	0,111
длина головы	4,701	0,694	14,756	4,013	0,702	17,496	7,230	0,0001
ширина переднеспинки	6,513	0,376	5,766	6,408	0,366	5,715	2,145	0,033
длина надкрылья	15,291	0,898	5,874	15,512	0,812	5,236	2,041	0,042
длина бедра	6,083	0,304	5,005	5,700	0,414	7,266	8,186	0,0001
длина тела	23,930	1,262	5,272	24,127	1,061	4,397	1,372	0,172

Примечание: M – среднее арифметическое, SD – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации, t – критерий Стьюдента, p – уровень значимости.

Выявлены различия морфометрических признаков по половому признаку. Среди самок большинство измеренных показателей, кроме длины надкрылий, при изоляции в целом снижается. Однако значимые различия выявлены только для ширины и длины головы, длины надкрылий и длины бедра ($p < 0,05$). Наибольшим значением коэффициента вариации в контроле отличались ширина и длина головы в обоих типах местообитаний, а также длина бедра в изолированных лесах. Для самцов значимых изменений размеров головы не обнаружено, ширина переднеспинки и длина бедра значимо ($p < 0,05$) ниже, тогда как длина тела значимо возрастает ($p < 0,05$). Наибольшей вариацией также характеризовались размеры головы в двух типах местообитаний и размеры бедра в изолированных лесах (таблицы 2, 3).

Таблица 2 – Результаты измерения морфологических признаков имаго самок *Carabus hortensis*

Морфометрический показатель	Контроль			Изолированные леса			t	p
	M (мм)	SD	CV (%)	M (мм)	SD	CV (%)		
ширина головы	2,743	0,224	8,176	2,654	0,142	5,338	2,594	0,0107
длина головы	5,061	0,341	6,741	3,873	0,682	17,600	12,073	0,0001
ширина переднеспинки	6,683	0,288	4,309	6,595	0,331	5,026	1,555	0,1225
длина надкрылья	15,826	0,701	4,431	16,072	0,605	3,763	2,055	0,0421
длина бедра	6,144	0,228	3,706	5,710	0,422	7,391	7,013	0,0001
длина тела	24,706	1,002	4,056	24,773	0,841	3,393	0,397	0,6922

Примечание: M – среднее арифметическое, SD – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации, t – критерий Стьюдента, p – уровень значимости.

Таблица 3 – Результаты измерения морфологических признаков имаго самцов *Carabus hortensis*

Морфометрический показатель	Контроль			Изолированные леса			t	p
	M (мм)	SD	CV (%)	M (мм)	SD	CV (%)		
ширина головы	2,507	0,192	7,648	2,498	0,208	8,327	0,260	0,795
длина головы	4,341	0,769	17,709	4,154	0,700	16,847	1,400	0,164
ширина переднеспинки	6,344	0,378	5,964	6,222	0,300	4,821	1,960	0,049
длина надкрылья	14,755	0,743	5,036	14,952	0,572	3,824	1,623	0,107
длина бедра	6,021	0,357	5,929	5,690	0,409	7,196	4,729	0,0001
длина тела	23,154	0,991	4,281	23,481	0,846	3,602	1,945	0,050

Примечание: M – среднее арифметическое, SD – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации, t – критерий Стьюдента, p – уровень значимости.

С помощью PCA были обнаружены отчетливые различия совокупности всех измеренных морфологических признаков между изолированными и контрольными местообитаниями. В случае пола также было мало совпадений между самцами и самками на основе морфологических признаков (рисунок 1).

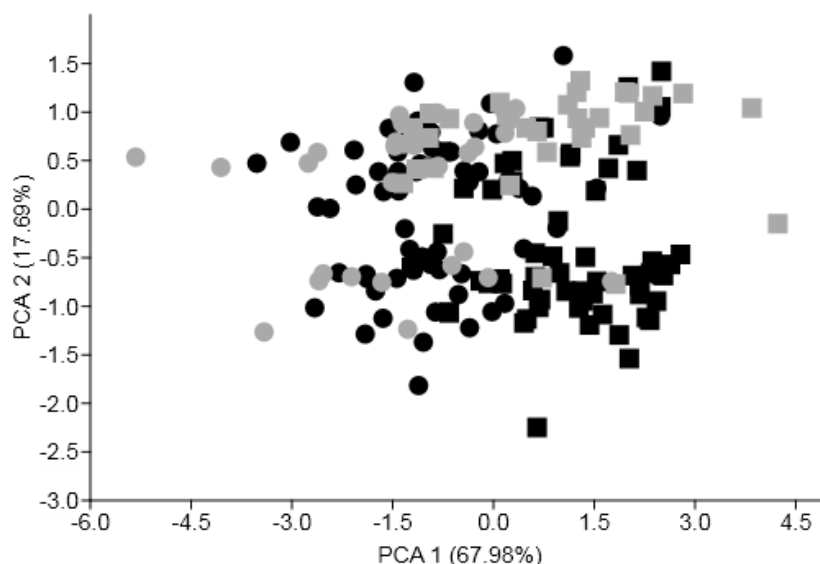


Рисунок 1 – Ординация (PCA) морфометрических признаков имаго *Carabus hortensis*. Острова обозначены черным цветом, контроль – серым, самки – квадратами, самцы – точками

Для первой главной компоненты (PC 1) (67,98 % общей вариации, собственное значение 2,58) наибольшие факторные нагрузки были зарегистрированы для комбинации таких признаков как длина тела и длина надкрылья. Вторая главная компонента (PC 2) объясняет 17,69 % общей дисперсии с собственным значением 0,67 и коррелирует в наибольшей степени с длиной головы, которая показала наиболее высокую факторную нагрузку по сравнению с другими морфометрическими признаками. Третья главная компонента (PC 3) объясняет 5,67 % общей дисперсии с собственным значением 0,21. С ней коррелируют ширина переднеспинки и длина бедра. Эти три главных компоненты объяснили около 91,34 % кумулятивной дисперсии.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа, проведенного по каждому морфометрическому признаку отдельно, показали значимые ($p < 0,05$) влияния типа биотопа на такие признаки, как длина головы, ширина переднеспинки, длина надкрылий и длина бедра. Это согласуется с результатами анализа главных компонент. Тогда как вариация таких признаков, как ширина головы, ширина переднеспинки, длина надкрылий и длина тела связаны с половым диморфизмом. Совместное взаимодействие типа биотопа и пола продемонстрировало только длина головы (таблица 4).

Таблица 4 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (two-way ANOVA) различий морфологических признаков имаго *Carabus hortensis*

Переменная отклика	Независимая переменная	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	F-критерий	p-уровень
ширина головы	биотоп	0,10	1	0,10	2,70	0,102
	пол	1,50	1	1,50	41,97	0,0001
	биотоп * пол	0,06	1	0,06	1,76	0,187
длина головы	биотоп	17,14	1	17,14	37,06	0,0001
	пол	0,04	1	0,04	0,09	0,765
	биотоп * пол	8,71	1	8,71	18,84	0,0001
ширина переднеспинки	биотоп	0,59	1	0,59	5,29	0,023
	пол	6,25	1	6,25	55,76	0,0001
	биотоп * пол	0,00	1	0,00	0,00	0,995
	пол	1,59	1	1,59	26,63	0,0001
длина надкрылья	биотоп * пол	0,09	1	0,09	1,58	0,211
	биотоп	1,96	1	1,96	4,80	0,030
	пол	54,82	1	54,82	134,70	0,0001
	биотоп * пол	0,02	1	0,02	0,06	0,808
длина бедра	биотоп	4,00	1	4,00	19,52	0,0001
	пол	0,00	1	0,00	0,02	0,884
	биотоп * пол	0,01	1	0,01	0,05	0,830
длина тела	биотоп	1,55	1	1,55	1,92	0,168
	пол	85,48	1	85,48	105,60	0,0001
	биотоп * пол	0,68	1	0,68	0,84	0,362

Оценка биомассы (MIB) имаго *C. hortensis* показала значимые различия между значением данного показателя для самцов и самок как в контроле ($t = 6,00$, $p = 0,001$), так и в изолированных биотопах ($t = 9,25$, $p = 0,001$) (таблица 5).

Таблица 5 – Результаты измерения биомассы (MIB) имаго *Carabus hortensis*

Биомасса (MIB)	Контроль			Изолированные леса			t	p
	M (мг)	SD	CV (%)	M (мг)	SD	CV (%)		
все особи	445,499	59,634	13,386	454,183	50,977	11,224	1,371	0,172
самки	482,266	50,353	10,441	485,136	41,167	8,486	0,34189	0,732
самцы	408,732	43,449	10,630	423,229	39,975	9,445	1,1389	0,042

Примечание: M – среднее арифметическое, SD – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации, t – критерий Стьюдента, p – уровень значимости.

Масса самок во всех случаях была выше. При сравнении биомассы имаго *C. hortensis*, выявленных в лесах на минеральных островах и в контроле, данный показатель различался значительно ($p < 0,05$) только для самцов. При этом MIB последних в изолированных местообитаниях увеличилась. Вариация показателя биомассы у самцов в данных биотопах была также более высокой. Средние значения MIB всех особей, независимо от половой принадлежности, а также самок в целом были выше в лесах на островах, но эти различия не были значимыми ($p > 0,05$).

Двухфакторный дисперсионный анализ продемонстрировал значимое ($p < 0,05$) влияние пола на распределение биомассы имаго *C. hortensis* между изолированными и неизолированными местообитаниями, что подтверждает выявленную тенденцию увеличения MIB у самцов в лесах на островах (таблица 6).

Таблица 6 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (two-way ANOVA) различий биомассы (MIB) имаго *Carabus hortensis*

Переменная отклика	Независимая переменная	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	F-критерий	p-уровень
Биомасса (MIB)	биотоп	3016,3	1	3016,3	1,635	0,202
	пол	194731	1	194731	105,5	0,0001
	биотоп * пол	1351,68	1	1351,68	0,7325	0,393

Наши исследования продемонстрировали разную изменчивость морфологических признаков имаго жужелицы *C. hortensis* при изоляции метапопуляций данного вида на лесных островах среди болота. Выявлена общая тенденция к снижению размеров головы, переднеспинки и длины бедра передней конечности, с одной стороны, и к увеличению общей длины тела – с другой. Мы предполагаем, что уменьшение размеров головы, переднеспинки и длины бедра могут быть обусловлены меньшими размерами изолированных местообитаний. Как следствие, уменьшается необходимость длительных перемещений для поиска добычи. В частности снижение ширины переднеспинки может быть обусловлено уменьшением объема локализованных здесь мышц, связанных с конечностями. С этим же может быть связано и уменьшение длины бедра передней конечности. Уменьшение размеров головы, по всей видимости, может коррелировать с объемом надглоточного ганглия, который обрабатывает сенсорную информацию и координирует двигательные рефлексы [11]. С другой стороны, выявленная высокая вариация размеров головы может быть связана с индивидуальными особенностями адаптации к экологическим условиям. Общая тенденция к увеличению длины тела, вероятно, обусловлена увеличением объема тканей и запасов энергетически ценных веществ. Это может быть адаптацией к сохранению энергетических ресурсов, которые следует направить на производство яиц у самок [12]. Однако длина тела в изолированных местообитаниях была значимо выше только у самцов. Такой же тренд отмечен и для биомассы. Это, видимо, связано с меньшими энергозатратами при поиске самок из-за уменьшения радиуса репродуктивной активности вследствие небольшой площади островов.

Как показали другие исследования, половые различия в поведении играют важную роль в дифференциации морфологических признаков в различных условиях обитания в пределах ареала вида, включая *C. hortensis* [13]. Также известно, что для данного вида отношения между скоростью метаболизма и массой тела сильнее у самцов, чем у самок. Более крупные самки могут запастись больше липидов, чем более мелкие особи. Увеличение размеров и массы тела сопровождается увеличением метаболических затрат [12]. С другой стороны, меньшие по размерам, по сравнению с самками, самцы *C. hortensis* характеризуются большей локомоторной активностью [14]. Как показали наши исследования, половая принадлежность является ключевым фактором дифференциации биомассы, ширины головы, ширины переднеспинки, длины надкрылий и длины тела имаго *C. hortensis* в изолированных и неизолированных местообитаниях. В тоже время длина головы, ширина переднеспинки, длина надкрылий и длина бедра были подвержены влиянию типа местообитания, что демонстрирует влияние изоляции на дифференциацию морфометрических признаков.

Заключение. Проанализировано влияние изоляции на морфометрические показатели и биомассу (МІВ) имаго жужелицы *C. hortensis*. Выявлена общая тенденция к снижению размеров головы, переднеспинки и длины бедра первой конечности, с одной стороны, и к увеличению общей длины тела – с другой. Как показал анализ главных компонент, длина головы, ширина переднеспинки, длина надкрылий, длина бедра и длина тела вносят наибольший вклад в дифференциацию морфометрических признаков *C. hortensis* в изолированных и контрольных биотопах. На основании двухфакторного дисперсионного анализа продемонстрировано, что тип биотопа значимо ($p < 0,05$) влияет на изменчивость таких признаков, как длина головы, ширина переднеспинки, длина надкрылий и длина бедра. С другой стороны, дифференциация таких признаков, как ширина головы, ширина переднеспинки, длина надкрылий и длина тела связана с половым диморфизмом.

Литература

1. Honěk, A. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects : a general relationship / A. Honěk // Oikos. – 1993. – № 66. – P. 483–492.
2. Blanckenhorn, W. U. The evolution of body size: what keeps organisms small? / W. U. Blanckenhorn // The Quarterly Review of Biology. – 2000. – № 75. – P. 385–407.
3. Huang, Y. Variation of body size in rice water weevil (Coleoptera: Curculionidae) and its associations with population biology / Y. Huang, Y. Ao, M. Jiang, M. O. Way // Journal of Insect Science. – 2018. – № 18 (1):4. – P. 1–7.

4. Baranovska, E. Small-scale spatiotemporal variability in body size of two common carabid beetles / E. Baranovska, M. Knapp // *Central European Journal of Biology*. – 2014. – № 9. – P. 476–494.
5. Whittaker, R. J. *Island biogeography : ecology, evolution, and conservation* / R. J. Whittaker. – Oxford : Oxford University Press, 2007. – 401 p.
6. Loevei, G. L. Ecology and behaviour of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) / G. L. Loevei, K. D. Sunderland // *Annual Review of Entomology*. – 1996. – № 41. – P. 231–256.
7. Lindroth, C. H. *The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark* / C. H. Lindroth. – Series : *Fauna Entomologica Scandinavica*. – Leiden : Brill, 1985. – Vol. 15 (1). – 225 p.
8. Александрович, О. Р. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) запада лесной зоны Русской равнины : фауна, зоогеография, экология, фауногенез / О. Р. Александрович. – Saarbrücken : LAMBERT Acad. Publ., 2014. – 456 с.
9. Szyszko, J. Methods of macrofauna investigations / J. Szyszko // *The process of forest soil macrofauna formation after afforestation of farmland* / A. Szujecki, J. Szyszko, S. Mazur, S. Perlinski (eds). – Warsaw : Warsaw Agricultural University Press, 1983. – P. 10–16.
10. Hammer, Ø. PAST : paleontological statistics software package for education and data analysis / Ø. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // *Palaeontologia Electronica*. – 2001. – Vol. 4 (1). – P. 1–9.
11. Тыщенко, В. П. Физиология насекомых / В. П. Тыщенко. – М. : Высш. шк., 1986. – 129 с.
12. Yarwood, E. Sex differences in morphology across an expanding range edge in the flightless ground beetle *Carabus hortensis* / E. Yarwood, C. Drees, J. E. Niven, M. Gawel, W. Schuett // *Ecology and Evolution*. – 2021. – № 11 (15). – P. 9949–9957.
13. Yarwood, E. Sex-specific covariance between metabolic rate, behaviour and morphology in the ground beetle *Carabus hortensis* / E. Yarwood, C. Drees, J. E. Niven, W. Schuett // *PeerJ*. – 2021. – № 9. – P. 1–19.
14. Szyszko, J. A Differences in locomotory activity between male and female *Carabus hortensis* (Coleoptera: Carabidae) in a pine forest and a beech forest in relation to feeding state / J. Szyszko, S. Gryuntal, A. Schwerk // *Environmental Entomology*. – 2004. – № 33. – P. 1442–1446.