научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

Издатель
ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

http://ecopri/ru

№ 2 (60). Июнь, 2026

Главный редактор
А. В. Коросов

Редакционный совет
В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия
Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev
B. Krasnov
A. Gugołek
В. Н. Якимов
А. В. Сонина

Службы поддержки
Н. А. Марфицына
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465
Адрес редакции
185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453
E-mail: ecopri@psu.karelia.ru
http://ecopri/ru

12+

© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 595.763.79

РАЗМЕРНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ОРГАНИЗАЦИЯ МНОГОВИДОВОГО СООБЩЕСТВА КОКЦИНЕЛЛИД (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) СРЕДНЕГО УРАЛА

ТИМЧЕНКО Алексей Игоревич — *Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, pentagram6696@gmail.com*

ГИЛЁВ Алексей Валерьевич — *доктор биологических наук, Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, gilev-ural@yandex.ru*

Ключевые слова:
божьи коровки
правило Хатчинсона
структура сообщества
гильдия афидофагов
таксоцен
межвидовая конкуренция
морфометрия

Аннотация: Божьи коровки хорошо изучены на уровне отдельных видов, однако их многовидовые сообщества исследованы фрагментарно. Представляется интересным выяснить, как организована размерная структура локального сообщества кокцинеллид (божьих коровок), присутствует ли в нем размерная дифференциация видов. В работе представлены результаты исследования размерной структуры локального сообщества жуков-кокцинеллид. Сообщество рассматривается как таксоцен – экологическая гильдия, представленная близкородственными видами, выполняющими сходную функцию в утилизации ресурса (афидофагия). Целью работы был анализ распределения морфометрических признаков у массовых видов, совместно обитающих на одной территории. Материал был собран в 2021 г. на территории биостанции УрФУ в окрестностях поселка Двуреченск. Для шести доминирующих видов (*Adonia variegata, Coccinella quinquepunctata, Coccinella septempunctata, Coccinula quatuordecimpustulata, Hippodamia tredecimpunctata, Propylea quatuordecimpunctata*) были измерены общая длина тела и ширина переднеспинки (n = 515 особей). Для статистической обработки использовался дисперсионный анализ (ANOVA) с помощью программы STATISTICA 8.0. Анализ материала выявил два четко очерченных облака с хорошо выраженным хиатусом: один вид (*Coccinella septempunctata*) формирует крупное облако, пять остальных – мелкое. Размах изменчивости крупного вида сопоставим с суммарным размахом пяти мелких. Расчет средних значений подтвердил, что божьи коровки хорошо отличаются друг от друга, причем виды, близкие по одному из размерных признаков, различаются по другому. Полученные данные свидетельствуют о внутренней структурированности сообщества кокцинеллид, что может отражать механизмы экологической дифференциации, снижающей межвидовую конкуренцию внутри данной гильдии афидофагов.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 03 апреля 2026 года **Подписана к печати**: 17 июня 2026 года

Введение

Принципы организации многовидовых сообществ – одна из центральных проблем современной экологии (Бигон и др., 1989; Джиллер, 1988). Даже простое рассмотрение всего многообразия видов, входящих в природное сообщество, представляет значительные трудности, поэтому многие исследователи сосредотачивают свое внимание на изучении отдельных функциональных блоков сообществ, одним из которых является гильдия – группа видов, использующая ресурс функционально сходным образом (Джиллер, 1988).

Гильдия служит ареной наиболее интенсивных межвидовых отношений в сообществе. Сильные конкурентные взаимоотношения, возникающие в гильдии, приводят к разнообразным следствиям, направленным на разделение ниш и снижение конкуренции. Одним из наиболее простых и эффективных способов разделения ниш является смещение признаков, т. е. изменение морфологии взаимодействующих видов, в частности размерная дифференциация (Джиллер, 1988; Роговин, 1986).

Кокцинеллиды (Coleoptera: Coccinellidae) – группа насекомых-афидофагов, играющая важную роль в регуляции численности тлей в наземных экосистемах. Это хорошо всем известные жуки, обладающие характерным внешним обликом, с яркой предостерегающей окраской. Эта группа хорошо изучена, для многих регионов известны исчерпывающие списки видов. Однако, несмотря на обширную литературу по таксономии, биологии отдельных видов и применению кокцинеллид в биологической защите, исследования их многовидовых сообществ как целостных структур остаются фрагментарными (Пекин, 2007; Хабибуллин, Муравицкий, 2011; Тюмасева, 2013; Христина, Украинский, 2016; Тимченко и др., 2023). С точки зрения экологии сообщество божьих коровок, безусловно, является гильдией, или, по крайней мере, обособленной частью гильдии афидофагов, где могут наблюдаться разнообразные эффекты конкуренции, в т. ч. и размерная дифференциация. Однако этот вопрос остается недостаточно изученным. Размерные характеристики божьих коровок изучаются в полирегиональных масштабах для всего семейства (Dixon, Hemptinne, 2001) или приводятся для отдельных видов (Пекин, 2024). Такие данные не позволяют достоверно судить о структуре и основных принципах организации сообществ кокцинеллид.

Наша работа посвящена изучению размерной структуры сообщества кокцинеллид в одном из локалитетов Среднего Урала.

Материалы

Исследования проводились на территории биостанции УрФУ (окрестности поселка Двуреченск). Район работ расположен в подзоне южнотаежных лесов Среднего Урала, в междуречье рек Исеть и Сысерть. Леса представлены преимущественно сосняками и сосново-березовыми смешанными лесами. Территория антропогенно освоена, имеются многочисленные поселки, участки сельхозугодий, леса неоднократно пройдены вырубками, что создает достаточно мозаичную среду обитания. Материал был собран методами ручного сбора и энтомологического кошения в течение июня – июля 2021 г.

В ходе учетов было зарегистрировано 25 видов кокцинеллид (Тимченко и др., 2023, 2024). Для морфометрического анализа были отобраны только массовые и доминирующие виды, которые в основном определяют облик сообщества. В анализ вошли: Adonia variegata (n = 97), Coccinella quinquepunctata (n = 37), Coccinella septempunctata (n = 169), Coccinula quatuordecimpustulata (n = 141), Hippodamia tredecimpunctata (n = 25), Propylea quatuordecimpunctata (n = 27). Редкие виды в расчетах не учитывались ввиду их незначительного вклада в общую структуру сообщества на момент исследования. Всего было измерено 515 особей.

Методы

Для каждой особи с помощью микрометрической шкалы стереомикроскопа измерялись: 1) общая длина тела от вершины наличника до вершины надкрылий, 2) максимальная ширина переднеспинки. Все измерения проводились с помощью бинокуляра МБС-10 с окуляр-микрометром.

Статистическая обработка данных включала дисперсионный анализ (ANOVA) для оценки значимости различий между видами и расчет средних значений. Обработка проводилась в программе STATISTICA 8.0.

Результаты

Анализ размерной вариабельности выявил четкую структуру в сообществе массовых видов кокцинеллид. В размерном распределении выделяется два четко очерченных облака с хорошо выраженным хиатусом между ними (рис. 1).

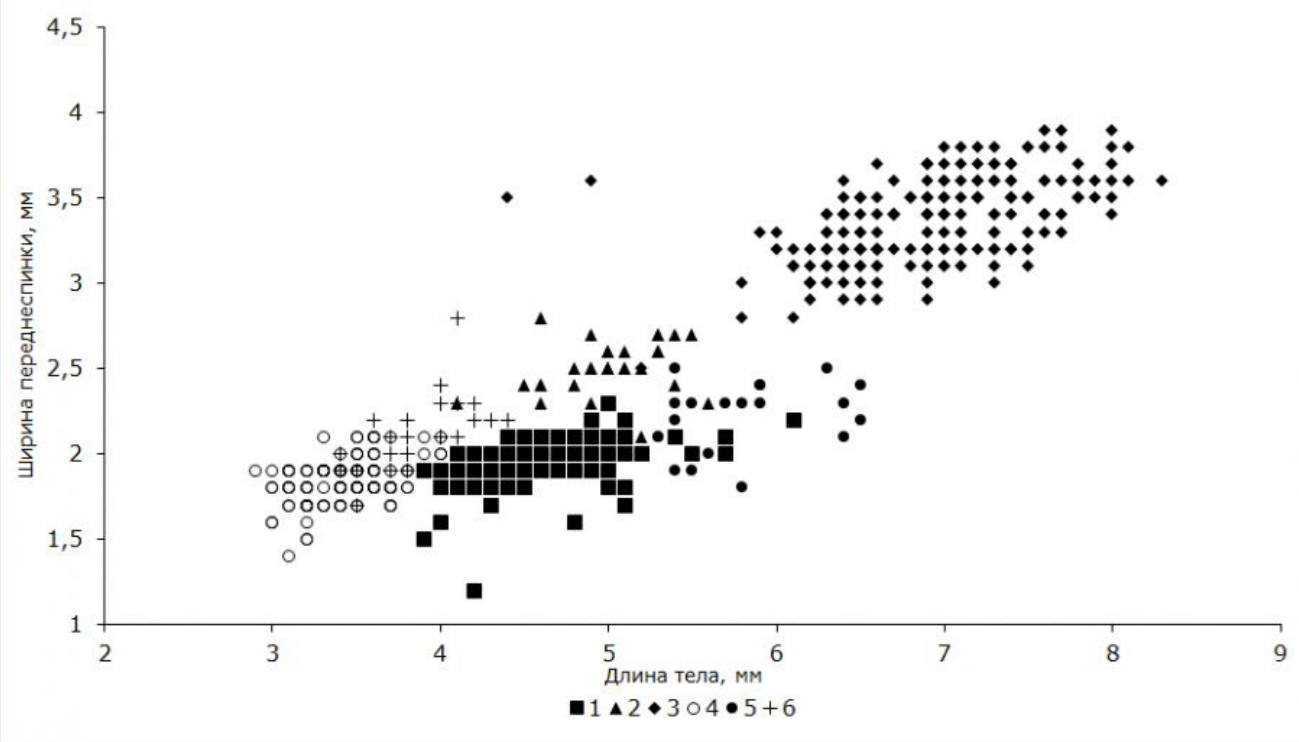

Рис. 1. Размерная структура сообщества божьих коровок: 1 – A. variegata; 2 – C. quinquepunctata; 3 – C. septempunctata; 4 – C. quaturdecimpustulata; 5 – H. tredecimpunctata; 6 – P. quatuordecimpunctata

Fig. 1.The dimensional structure of the ladybird community : 1 – A. variegata; 2 – C. quinquepunctata; 3 – C. septempunctata; 4 – C. quaturdecimpustulata; 5 – H. tredecimpunctata; 6 – P. quatuordecimpunctata

Первое облако (крупных кокцинеллид) целиком формируется одним видом *C. septempunctata*. Ширина переднеспинки у особей этого вида варьировала от 2.8 до 3.9 мм, а длина тела – от 5.8 до 8.3 мм. Второе облако (мелких кокцинеллид) образовано остальными пятью видами: *A. variegata, C. quinquepunctata, C. quatuordecimpustulata, H. tredecimpunctata* и *P. quatuordecimpunctata*. Их размерные характеристики находятся в диапазонах: ширина переднеспинки 1.2–2.8 мм, длина тела 2.9–6.5 мм.

Обращает на себя внимание, что размеры этих двух облаков примерно равны, т. е. размах изменчивости семиточечной божьей коровки оказывается сопоставим с размахом изменчивости остальных видов, вместе взятых. Похожая картина отмечалась в изученных ранее сообществах муравьев (Гилев и др., 2007) и синиц (Гилев и др., 2020): самый крупный вид имеет наибольший диапазон изменчивости.

Дисперсионный анализ подтвердил высокую достоверность различий между всеми шестью видами как по длине тела (F = 1004.92, df = 5, p < 0.001), так и по ширине переднеспинки (F = 1176.04, df = 5, p < 0.001). В группе мелких видов коровок также отмечена существенная дифференциация: после исключения из анализа *C. septempunctata* дисперсионный анализ также показывает высокую достоверность различий (для длины тела: F = 359.3, df = 4, p < 0.001; для ширины переднеспинки: F = 119.2, df = 4, p < 0.001). Средние значения размеров изученных видов приведены в табл. 1.

Таблица 1. Морфологические характеристики божьих коровок, *M ± m (n)*

Вид	Ширина переднеспинки, мм	Длина тела, мм
C. septempunctata	3.37 ± 0.02 (187)	6.92 ± 0.04 (187)
A. variegata	1.94 ± 0.02 (96)	4.64 ± 0.04 (96)
C. quinquepunctata	2.47 ± 0.03 (35)	4.97 ± 0.06 (35)
C. quatuordecimpustulata	1.84 ± 0.01 (137)	3.44 ± 0.02 (137)
H. tredecimpunctata	2.18 ± 0.04 (25)	5.66 ± 0.10 (25)
P. quatuordecimpunctata	2.10 ± 0.04 (27)	3.88 ± 0.04 (27)

Если рассматривать взаимосвязь средних значений длины тела и ширины переднеспинки, то размерная дифференциация в сообществе кокцинеллид проявляется более четко (рис. 2). Божьи коровки хорошо отличаются друг от друга, причем виды, близкие по одному из размерных признаков, различаются по другому. В целом в сообществе кокцинеллид проявляется достаточно четкая упорядоченность видов по размерам (см. табл. 1, рис. 2).

В табл. 2 приведены соотношения признаков у ближайших по размеру видов божьих коровок, так называемый индекс Хатчинсона (Джиллер, 1988; Нестеренко, 2023). Видно, что это соотношение колеблется от 1.05 до 1.36, что в целом достаточно хорошо соответствует правилу Хатчинсона. Интересно отметить, что близкое соответствие правилу Хатчинсона наблюдается по обоим признакам, т. е. размерная дифференциация может происходить как минимум по двум направлениям.

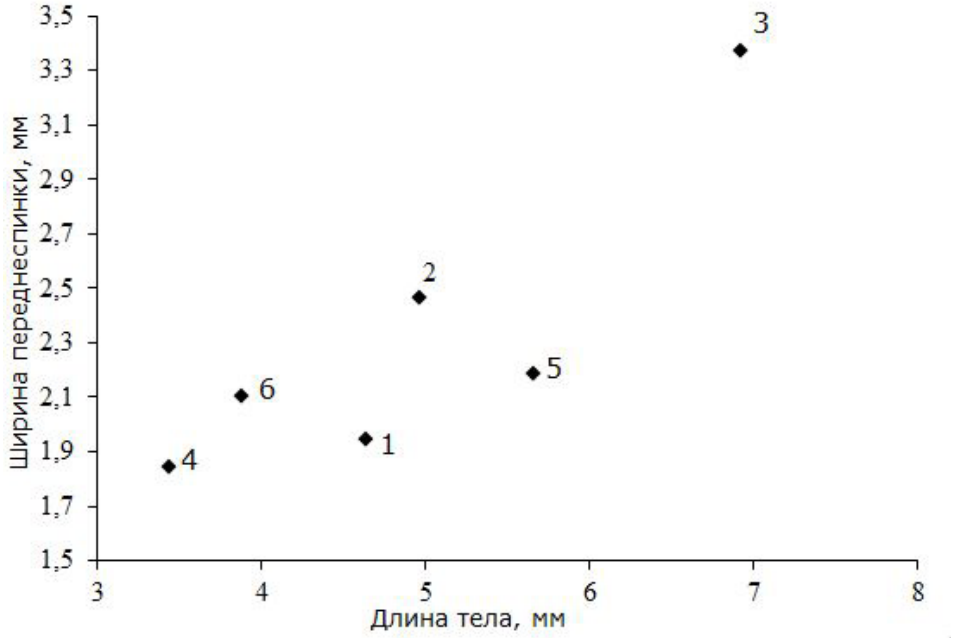

Рис. 2. Размерная структура сообщества божьих коровок (средние значения): 1 – *A. variegata*; 2 – *C. quinquepunctata*; 3 – *C. septempunctata*; 4 – *C. quaturdecimpustulata*; 5 – *H. tredecimpunctata*; 6 – *P. quatuordecimpunctata*

Fig. 2. The dimensional structure of the ladybird community (average values): 1 – *A. variegata*; 2 – *C. quinquepunctata*; 3 – *C. septempunctata*; 4 – *C. quaturdecimpustulata*; 5 – *H. tredecimpunctata*; 6 – *P. quatuordecimpunctata*

Таблица 2. Отношение общей длины тела и ширины переднеспинки у ближайших по размеру видов божьих коровок

Пары видов	Соотношение размеров
Длина тела	
P. 14-punctata / C. 14-pustulata	1.13
A. variegata / P. 14-punctata	1.20
C. 5-punctata / A. variegata	1.07
H. 13-punctata / C. 5-punctata	1.14
C. 7-punctata / H. 13-punctata	1.22
Ширина переднеспинки	
A. variegata / C. 14-pustulata	1.05
P. 14-punctata / A. variegata	1.08
H. 13-punctata / P. 14-punctata	1.04
C. 5-punctata / H. 13-punctata	1.13
C. 7-punctata / C. 5-punctata	1.36

Обсуждение

Комплекс насекомых-афидофагов включает в себя, по крайней мере, две гильдии: хищники, которые приходят в колонию тлей и поедают их, и паразитоиды, которые откладывают в тлей яйца. Гильдия хищников включает в себя три хорошо очерченные таксономически группы насекомых – сирфиды, златоглазки и кокцинеллиды. Каждую из этих групп можно рассматривать как таксоцен – сообщество таксономически близких видов, выполняющих сходные экологические, прежде всего трофические, функции (Васильев, 2019). В данном случае таксоцен выделяется на уровне семейства, что, на наш взгляд, вполне оправданно, поскольку божьи коровки в пределах семейства сохраняют в высокой степени сходный морфологический тип и образ жизни. Возможно также рассматривать каждую из этих групп как отдельную гильдию или, по крайней мере, субгильдию, поскольку они все же несколько различаются по способу использования пищевого ресурса. Так, кокцинеллиды питаются тлями не только на личиночной стадии, но и на стадии имаго.

Полученные нами результаты свидетельствуют о существенной размерной дифференциации в сообществе кокцинеллид, которая достаточно хорошо соответствует правилу Хатчинсона (Джиллер, 1988; Бигон и др., 1989). Это означает расхождение их экологических ниш вдоль градиента пищевого ресурса (тлей) для снижения межвидовой конкуренции. Индекс Хатчинсона 1.3 примерно соответствует перекрыванию трофических ниш на 25 %, что позволяет видам сосуществовать, не вытесняя друг друга (Джиллер, 1988). Реальные значения индекса Хатчинсона и степень перекрывания ниш могут несколько варьировать, как и у самого Хатчинсона (Джиллер, 1988), но в любом случае это соответствие означает, что совместно обитающие кокцинеллиды представляют собой не случайный набор видов, а целостное хорошо структурированное сообщество, где действуют механизмы снижения межвидовой конкуренции.

Представляется интересным разделение сообщества кокцинеллид на две четкие размерные группы, одну из которых составляет только один вид (*C. septempunctata*), а другую – все остальные виды. Размах изменчивости размерных признаков наиболее крупного вида, семиточечной божьей коровки, максимальный и сопоставим с изменчивостью всех остальных видов, вместе взятых. Как уже упоминалось выше, такая картина характерна и для сообществ (таксоценов) других систематических групп животных (Гилев и др., 2007, 2020). Очевидно, изменчивость наиболее крупного вида в сообществе не ограничивается сверху другим, еще более крупным видом, а связана с какими-то физическими ограничениями, достижением предельных размеров для данного типа морфологической организации. Наличие же разрыва в размерном распределении и формирование двух размерных классов в сообществе кокцинеллид могут быть связаны как с особенностями распределения пищевых ресурсов в биоценозах, так и быть простым следствием увеличения расхождения признаков с возрастанием размеров видов. Сходное расхождение отмечалась ранее и для других групп животных (Гилев и др., 2020; Нестеренко, 2023). Специальное изучение сообществ муравьев умеренной зоны, проведенное Т. В. Попковой (2023), показало, что они дифференцированы сходным образом, однако крупный размерный класс в этом случае представлен несколькими видами, а не одним, как у божьих коровок. Автор связывает разделение муравьев на размерные классы с тем, что мелкие виды занимают интерстициали в лесной подстилке, поэтому мелкий размер тела имеет преимущество для доступа к различным микроместообитаниям и другим ресурсам окружающей среды. Тогда как крупные виды, вероятно, осуществляют фуражировку на поверхности подстилки, и для них нет необходимости занимать микроместообитания. В целом выявление двух больших групп в размерном распределении обсуждаемых выше сообществ представляет собой интересное явление, требующее дальнейшего изучения.

Заключение

Изучение размерных характеристик сообществ различных живых организмов достаточно часто приводит к выявлению определенного ранжирования размеров входящих в них видов в близком соответствии с правилом Хатчинсона. Можно упомянуть работы по планктону (Любин, 2013), амебам (Tsyganov, Mazei, 2006) и сосне (Рогозин, 2019), организмам, систематически очень далеким, но, тем не менее, демонстрирующим сходные тенденции. Правило Хатчинсона тесно связано с концепцией лимитирующего сходства, при котором возможно сосуществование видов (Джиллер, 1988). В

гильдиях, которые одновременно являются и таксоценами, наблюдаются наибольшее сходство морфологических и экологических характеристик видов и наиболее тесные взаимодействия конкурентного характера. Сообщество кокцинеллид являет собой именно такой случай и поэтому ожидаемо оказывается структурированным по размерным характеристикам.

Несмотря на достаточно серьезную критику правила Хатчинсона (Джиллер, 1988; Роговин, 1986; Eadie et al., 1987), соответствие ему выявляется достаточно часто в случаях, когда виды в сообществах расходятся по какому-либо одному ресурсу. В этой связи представляется весьма интересным дальнейшее выявление случаев соответствия или несоответствия размерной структуры сообществ этому правилу и тщательное их изучение для более глубокого понимания основных закономерностей функционирования экосистем.

Библиография

Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества : В 2 т. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с. Т. 2. 477 с.

Васильев А. Г. Эволюционная экология в XXI веке: новые концепции и перспективы развития // Экология. 2019. № 2. С. 88–100.

Гилев А. В., Зиновьев Е. В., Нестерков А. В. Размерная дифференциация видов и организация многовидовых сообществ у муравьев // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127, № 2. С. 209–213.

Гилев А. В., Тарасов В. В., Ляхов А. Г. Морфологическая дифференциация синиц (*Parus* L.) в лесостепном Зауралье и правило Хатчинсона // Экология. 2020. № 3. С. 236–240.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша . М.: Мир, 1988. 184 с.

Любин П. А. К вопросу о размерной структуре биологических сообществ // Российский журнал прикладной экологии. 2018. № 1 (13). С. 16–22.

Нестеренко В. А. Таксоцены . Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2023. 212 с.

Пекин В. П. Атлас: кокцинеллиды (Coleoptera, Coccinellidae) Урала и юга Западной Сибири . Челябинск: Изд-во Челяб. гос. ун-та, 2024. 137 с.

Пекин В. П. Эколого-фаунистический обзор кокцинеллид (Coleoptera; Coccinellidae) Урала и юга Западной Сибири // Вестник Челябинского государственного университета. 2007. № 6. С. 95–107.

Попкова Т. В. Размерная дифференциация в сообществах муравьев (Hymenoptera: Formicidae) леса умеренной зоны // V Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым. Новосибирск, 2023. С. 114–115.

Роговин К. А. Морфологическая дивергенция и структура сообществ наземных позвоночных // ВИНИТИ: итоги науки и техники. Зоология позвоночных. 1986. Т. 14. С. 71–126.

Рогозин М. В. Постоянная Хатчинсона и конкуренция в сосновом древостое // Научное обозрение. Биологические науки. 2019. № 1. С. 51–55.

Тимченко А. И., Сапронов В. В., Гилев А. В. К фауне и экологии божьих коровок биостанции Уральского федерального университета // Фауна Урала и Сибири. 2023. № 1. С. 42–50.

Тимченко А. И., Сапронов В. В., Гилев А. В. Первые результаты изучения населения божьих коровок (Coleoptera, Coccinellidae) биостанции Уральского федерального университета: видовой состав, влияние сроков и методов сбора // Экосистемы. 2024. № 40. С. 98–103.

Тюмасева З. И. Кокцинеллиды Урала и сопредельных территорий . Челябинск: Изд-во Челяб. гос. пед. ун-та, 2013. 248 с.

Хабибуллин В. Ф., Муравицкий О. С. Атлас-определитель божьих коровок и листоедов (Coleoptera: Coccinellidae, Chrysomelidae) Республики Башкортостан . Уфа: РИЦ БашГУ, 2011. 126 с.

Христина К. А., Украинский А. С. Обзор фауны божьих коровок (Coleoptera: Coccinellidae) Оренбургской области // Евразиатский энтомологический журнал. 2016. Т. 15, № 3. С. 277–287.

Dixon A. F. G., Hemptinne J. L. Body size distribution in predatory ladybird beetles reflects that of their prey // Ecology. 2001. Vol. 82, No 7. P. 1847–1856.

Eadie J., Broekhoven L., Colgan P. Size ratios and artifacts: Hutchinson's rule revisited // The American Naturalist. 1987. Vol. 129, No 1. C. 1–17.

Tsyganov A., Mazei Y. Morphology and biometry of Arcella intermedia (Deflandre, 1928) comb. Nov. From Russia and a review of hemispheric species of the genus Arcella (Testcealobosea, Arcellinida) // Protistology. 2006. Vol. 4, No 4. C. 361–369.

Timchenko, A., Gilev, A. Size differentiation and organization of the multispecies community of coccinellids (Coleoptera: Coccinellidae) of the Middle Urals. // Principy èkologii. 2026 № 2. P. 85–92. DOI: 10.15393/j1.art.2026.17202

SIZE DIFFERENTIATION AND ORGANIZATION OF THE MULTISPECIES COMMUNITY OF COCCINELLIDS (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) OF THE MIDDLE URALS

TIMCHENKO Aleksei Igorevich *Institute of plant and animal ecology UB RAS, Russia, Sverdlovsk Region, Yekaterinburg, 8 Marta St., 202, pentagram6696@gmail.com*

GILEV Aleksei Valerevich *DSc, Institute of plant and animal ecology UB RAS, Russia, Sverdlovsk Region, Yekaterinburg, 8 Marta St., 202, gilev-ural@yandex.ru*

Key words:
coccinellids
ladybirds
Hutchinson

Summary: Ladybirds have been well studied at the species level, but their multi-species communities have been studied only in fragments. It is interesting to determine how the dimensional structure of a local community of coccinellids(ladybird) is organized, and whether there is a dimensional differentiation of species in it. This paper presents the results of a study of the dimensional structure of a local community of coccinellidae beetles. The community is considered as a taxocene - ecological guild, represented by closely related species that perform a similar function in resource utilization (aphidophagy). The aim of the study was to analyze the distribution of morphometric traits in mass species living together in the same territory. The material was collected in 2021 on the territory of the biological station of the Ural Federal University in the vicinity of the village of Dvurechensk. For the six dominant species (*Adonia variegata, Coccinella quinquepunctata, Coccinella septempunctata, Coccinula quatuordecimpustulata, Hippodamia tredecimpunctata*, and *Propylea quatuordecimpunctata*), the total body length and pronotal width were measured (n = 515 individuals). Statistical analysis was performed using analysis of variance (ANOVA) with STATISTICA 8.0. Analysis of the material revealed two clearly defined clouds with well-defined hiatus: one species (*Coccinella septempunctata*) forms a large cloud, while the other five form a small one. The range of variability for the large species is comparable to the total range of five small species. The calculation of the mean values confirmed that ladybirds differ clearly from each other, and species that are similar in one dimensional characteristic differ in another one. The obtained data indicate the internal structure of the coccinella community, which may reflect the mechanisms of ecological differentiation that reduce interspecies competition within this guild of aphidophages.

Received on: 03 April 2026 **Published on:** 17 June 2026

References

Bigon M. Harper D. Taunsend K. Ecology: individuals, populations and commiunities: V 2 t. M.: Mir, 1989. T. 1. 667 p. T. 2. 477 p.

Dixon A. F. G., Hemptinne J. L. Body size distribution in predatory ladybird beetles reflects that of their prey, Ecology. 2001. Vol. 82, No 7. P. 1847–1856.

Dzhiller P. Communitu structure and ecological niche. M.: Mir, 1988. 184 p.

Eadie J., Broekhoven L., Colgan P. Size ratios and artifacts: Hutchinson's rule revisited, The American Naturalist. 1987. Vol. 129, No 1. P. 1–17.

Gilev A. V. Tarasov V. V. Lyahov A. G. Parus L. Morphological differentiation of tits (Parus L.) in the forest-steppe Trans-Urals and Hutchinson's rule, Ekologiya. 2020. No. 3. P. 236–240.

Gilev A. V. Zinov'ev E. V. Nesterkov A. V. Dimentional differentiation of species and organization of multispecies communities in ants, Uspehi sovremennoy biologii. 2007. T. 127, No. 2. P. 209–213.

Habibullin V. F. Muravickiy O. S. Atlas-determinant of ladybirds and leaf beetles (Coleoptera: Coccinellidae, Chrysomelidae) of the Republic of Bashkortostan. Ufa: RIC BashGU, 2011. 126 p.

Hristina K. A. Ukrainskiy A. S. Overview of the ladybird fauna (Coleoptera: Coccinellidae) of the Orenburg Oblast, Russia, Evraziatskiy entomologicheskiy zhurnal. 2016. T. 15, No. 3. P. 277–287.

Lyubin P. A. On the issue of the dimentional structure of biological communities, Rossiyskiy zhurnal prikladnoy ekologii. 2018. No. 1 (13). P. 16–22.
Nesterenko V. A. Taxocenes. Vladivostok: FNC Bioraznoobraziya DVO RAN, 2023. 212 p.
Pekin V. P. An ecological and faunistic review of coccinellids (Coleoptera; Coccinellidae) of the Urals and the South of Western Siberia, Vestnik Chelyabinskogo gosudarstvennogo universiteta. 2007. No. 6. P. 95–107.
Pekin V. P. Atlas: Coccinellids (Coleoptera, Coccinellidae) of the Urals and the South of Western Siberia. Chelyabinsk: Izd-vo Chelyab. gop. un-ta, 2024. 137 p.
Popkova T. V. Dimensional differentiation in communities of ants (Hymenoptera: Formicidae) in temperate forests, V Evroaziatskiy simpozium po pereponchatokrylym nasekomym. Novosibirsk, 2023. P. 114–115.
Rogovin K. A. Morphological divergence and community structure of terrestrial vertebrates, VINITI: itogi nauki i tehniki. Zoologiya pozvonochnyh. 1986. T. 14. P. 71–126.
Rogozin M. V. Constant of Hutchinson and the competition in the pine forest stand, Nauchnoe obozrenie. Biologicheskie nauki. 2019. No. 1. P. 51–55.
Timchenko A. I. Sapronov V. V. Gilev A. V. On the fauna and ecology of ladybugsof the biostation of the Ural Federal University, Fauna Urala i Sibiri. 2023. No. 1. P. 42–50.
Timchenko A. I. Sapronov V. V. Gilev A. V. The first results of the study of the ladybug population (Coleoptera, Coccinellidae) of the biostation of the Ural Federal University: species composition, the influence of timing and collection methods, Ekosistemy. 2024. No. 40. P. 98–103.
Tsyganov A., Mazei Y. Morphology and biometry of Arcella intermedia (Deflandre, 1928) comb. Nov. From Russia and a review of hemispheric species of the genus Arcella (Testcealobosea, Arcellinida), Protistology. 2006. Vol. 4, No 4. P. 361–369.
Tyumaseva Z. I. Coccinellids of the Urals and adjacent territories. Chelyabinsk: Izd-vo Chelyab. gop. ped. un-ta, 2013. 248 p.
Vasil'ev A. G. Evolutionary Ecology in the 21st Century: New Concepts and Development Prospects, Ekologiya. 2019. No. 2. P. 88–100.