

Протандрия и изменчивость размеров в популяциях моновольтинных видов бархатниц (Lepidoptera: Satyridae)

Protandry and size variability in populations of monovoltine satyrid species (Lepidoptera: Satyridae)

Е.Ю. Захарова
E.Yu. Zaharova

Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта 202, Екатеринбург 620144 Россия. E-mail: zakharova@ipae.uran.ru.
Institute of Plant and Animal Ecology Ural Branch of RAS, 8 March str. 202, Ekaterinburg 620144 Russia.

Ключевые слова: протандрия, динамика соотношения полов, половой диморфизм, природные популяции, бархатницы.

Key words: protandry, dynamics of sex ratio, sexual dimorphism, natural populations, Satyridae.

Резюме. Для многих видов чешуекрылых характерно неравновесное соотношение полов и протандрия (более ранний вылет имаго самцов по сравнению с самками). В настоящей работе изучалась изменчивость размера особи в зависимости от пола и времени вылета имаго в течение одной генерации на примере трёх видов бархатниц (Lepidoptera: Satyridae), для которых характерны протандрия, моновольтинный жизненный цикл и моногамность самок. Выборки *Lopinga achine* (Scopoli, 1763), *Coenonympha glycerion* (Borkhausen, 1788) и *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus, 1758) были сделаны на территории Ильменского государственного заповедника (Челябинская обл.) на протяжении всего срока их лёта в 1998 году. Результаты исследования показывают, что для всех трёх видов характерно появление в начале генерации наиболее крупных самцов, в конце — наиболее мелких. У самок направление изменчивости размеров в зависимости от фазы вылета не всегда совпадает с изменчивостью этого признака у самцов. Предполагается, что в природных популяциях *L. achine*, *C. glycerion* и *A. hyperantus* существующая взаимосвязь между фазой вылета и размерами особей отражает генетическую неоднородность популяции.

Abstract. Many Lepidoptera species are characterized by an unequal sex ratio and protandry (i.e. earlier flight of male imago than female). In the present paper, the variability of individual size in dependence of sex and phase of imago flight in one generation of three satyrid species (Lepidoptera: Satyridae), for which protandry, monovoltine life history and female monogamy are typical, were studied. Three species *Lopinga achine* (Scopoli, 1763), *Coenonympha glycerion* (Borkhausen, 1788) and *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus, 1758) during their flight period in 1998 on the

territory of Ilmen State Nature Reserve (Chelyabinsk oblast') were sampled. The results show that all three species have large males at the beginning of their flight period and small males at the end. The direction of size variability for females in dependence of phase of imago flight not always coincides with variability of this trait for males. In natural populations of *L. achine*, *C. glycerion* and *A. hyperantus*, the existing relationship between a phase of imago flight and size variability appears to reflect a genetical heterogeneity of a population.

Введение

Явление протандрии, понимаемое как более раннее появление самцов по сравнению с самками, характерно для некоторых позвоночных и большого числа видов беспозвоночных животных. Неравновесное соотношение полов и их неодновременное появление описано для лососевых рыб [Morbey, 2000], амфибий [Semlitsch et al., 1993], ящериц [van Damme et al., 1987], птиц [Ketterson, Nolan, 1983], грызунов [Michener, 1983], насекомых [Botterweg, 1982; Parker, 1970; Pompanon et al., 1995; Alcock, 1997] и некоторых других групп животных. Протандрия типична для жизненных циклов тех видов, чей сезон размножения сильно ограничен во времени. Этот факт позволяет предположить, что протандрия является репродуктивной стратегией вида.

Несмотря на большой объём накопленного фактического материала, адаптивное значение протандрии до сих пор не всегда ясно. С 70-х годов прошлого века были выдвинуты по крайней мере семь гипотез, объясняющих более раннее появление самцов по сравнению с самками. Обзору и классификации этих гипотез посвящена работа канадских зоологов [Morbey, Ydenberg, 2001]. Все

существующие гипотезы разделены ими на два класса. К первому классу отнесены те, где предполагается, что протандрия является результатом непрямого действия отбора, например, гипотеза «рангового преимущества», согласно которой, преимущество получают самцы, появившиеся первыми, если для них свойственно территориальное поведение, что характерно для некоторых птиц [Ketterson, Nolan, 1983]. Второй класс объединяет гипотезы, объясняющие протандрию как результат прямого действия отбора. К этому классу принадлежит известная гипотеза о репродуктивной стратегии самцов, выработанной в результате конкуренции за спаривание [Wiklund, Fagerström, 1977]. Авторы показали, что при условиях моногамности самок и равной соревновательной способности самцов, число встреченных самцом виргинных самок пропорционально отношению численность самок / численность самцов. Поэтому самцы, появившиеся раньше самок, будут спариваться с большим числом самок, чем самцы, появившиеся позднее. Данная гипотеза представляет для нас значительный интерес, поскольку для самок Satyridae установлена высокая степень моногамности [Wiklund, Forsberg, 1991].

В качестве часто используемых объектов для исследования протандрии и причин её возникновения в ходе эволюции являются насекомые. Среди этой группы беспозвоночных достаточно подробно изучена протандрия у чешуекрылых при оценке влияния температуры или долготы дня на продолжительность их развития [Gotthard, 1998; Gotthard et al., 1999; Zijlstra, 2002]. В ряде работ уделено внимание связи времени вылета имаго разных полов с их размером или массой тела. На примере *Lycaena tityrus* (Lepidoptera: Lycaenidae), *Pieris napi* и *Leptidea sinapis* (Lepidoptera: Pieridae) было показано, что если для вида свойственно две генерации в год, то есть бивольтинный жизненный цикл, то протандрия имеет место как у поколения, развивающегося с диапаузой, так и у недиапазирующего поколения. Половой диморфизм размеров или массы тела зависит от полигамности самок, температуры и ряда других факторов. При различных экспериментальных условиях был обнаружен значительный консерватизм полового диморфизма для размерных признаков [Wiklund, Solbreck, 1982; Wiklund et al., 1991; Fischer, Fiedler, 2001].

В настоящей работе мы пытаемся выяснить зависимость размера особи от пола и времени вылета имаго в течение одной генерации. Сохраняются ли размерные половые различия в течение сезона, и существует ли единое направление изменчивости метрических признаков у разных видов одного подсемейства? Для ответа на эти вопросы в качестве модельных были выбраны три вида бархатниц (Lepidoptera: Satyridae), для которых характерна протандрия, моновольтинный жизненный цикл и моногамность самок.

Материал и методы

Объекты исследования. В качестве объектов исследования протандрии и изменчивости длины крыла были выбраны бархатницы (Lepidoptera: Satyridae): *Lopinga achine* (Scopoli, 1763), *Coenonympha glycerion* (Borkhausen, 1788) и *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus, 1758). Все три изученных вида имеют транспаларктическое распространение и моновольтинный жизненный цикл с зимовкой на стадии гусеницы, развивающейся на некоторых видах злаковых (*Brachipodium*, *Poa*, *Calamagrostis*, *Agrostis* и др.) и осоковых (*Carex*) [Горбунов и др., 1992; Коршунов, Горбунов, 1995; Gorbunov, 2001]. Для *L. achine* наиболее пригодными местообитаниями являются лесные дороги, просеки, опушки, редины и черёмухово-кустарниковые заросли. *C. glycerion* и *A. hyperantus* предпочитают более открытые биотопы — различные типы злаковых и разнотравно-злаковых лугов, опушки, поляны в лесах, борах, колках, разреженные парковые лиственничники.

Объём выборки и методика полевых исследований. Отлов бабочек проводили на территории Ильменского государственного заповедника (Челябинская обл.) в 1998 году. Бабочек отлавливали с 16 июня по 30 июля на модельных площадях ежедневно, за исключением дождливых и пасмурных дней, когда резко снижалась двигательная активность особей. Хотя экспедиционные работы в 1998 г. длились с 5 июня по 25 августа, ограниченное сроков отлова этих видов связано с естественными причинами: ни ранее 16 июня, ни позднее 30 июля особи ни одного из интересующих нас видов не были встречены. Как показывает опыт, бархатницы — далеко не самые лучшие летуны в мире насекомых, что позволяет исследователю поймать практически каждую замеченную бабочку. При низкой численности популяции становится возможным отловить всех встреченных особей. Объём выборки трёх видов бархатниц и длительность периода лёта представлены в таблице 1.

Таблица 1. Объём выборки и сроки лёта имаго трёх видов бархатниц в Ильменском заповеднике (1998 г.).

Table 1. Number of individuals and periods of imago flight for three satyrid species in Ilmen nature reserve (1998).

Вид	Пол	Начало - окончание срока лёта	Объём выборки, экз.
<i>L. achine</i>	самцы	16 июня - 9 июля	396
	самки	18 июня - 9 июля	151
<i>C. glycerion</i>	самцы	16 июня - 14 июля	346
	самки	17 июня - 19 июля	198
<i>A. hyperantus</i>	самцы	22 июня - 20 июля	416
	самки	27 июня - 30 июля	297

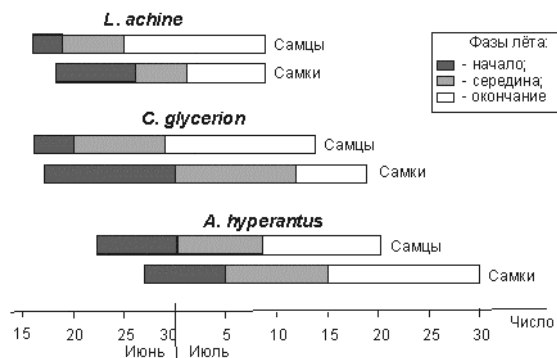


Рис. 1. Сроки и соотношение фаз лёта трёх видов бархатниц в Ильменском заповеднике (1998 г.).

Fig. 1. Duration and intervals of adult flight period of three satyrid species in Ilmen nature reserve (1998).

Для анализа влияния фазы лёта на размерные характеристики особи каждая выборка была разбита на три «подвыборки»: «начало лёта», «середина лёта» и «окончание лёта». Поскольку для самцов характерно резкое увеличение численности в течение первых нескольких дней их лёта, то фаза «начало лёта» для них по временной шкале значительно сужена по сравнению с этой категорией у самок. Соотношение различных фаз лёта и их сроки изображены на рисунке 1.

Камеральная обработка материала. Камеральная обработка материала включала в себя определение пола особи и измерение размеров крыльев (переднего — LF и заднего — LH) на нижней стороне крыльев с использованием окулярного микрометра на бинокулярном микроскопе МБС-10 при увеличении $8 \times 0,6$. Длину переднего крыла измеряли от основания жилки Sc до вершины крыла, а длину заднего крыла — от основания жилки R_c до вершины жилки C_{u1}. Все промеры были сделаны на левой стороне особи.

Статистические методы анализа результатов. Возможность влияния половой принадлежности и фазы вылета имаго на размерные характеристики особи проверяли с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (MANOVA). В таком анализе независимыми факторами являются «пол» и «фаза вылета имаго», а длина переднего и заднего крыльев — зависимыми. Значимость фактора «пол» свидетельствует о наличии полового диморфизма, а значимость фактора «фаза вылета имаго» свидетельствует о наличии изменчивости метрических признаков в течение одной генерации. Статистическую достоверность различий размеров особей между тремя «подвыборками» (начало, середина и окончание лёта) внутри выборки одного пола проверяли с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA), в котором в качестве независимого фактора была выбрана «фаза вылета имаго».

Статистическую достоверность различий размеров особей между самцами и самками одного вида проверяли с использованием t-критерия.

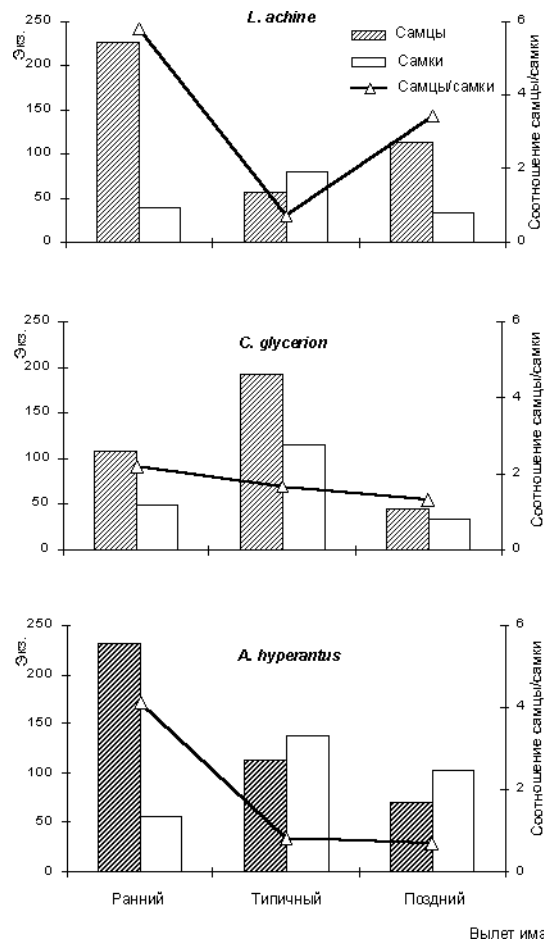


Рис. 2. Динамика соотношения полов в популяциях бархатниц.

Fig. 2. Dynamics of sex ratio in natural satyrid populations.

Результаты

Протандрия и численное преобладание самцов. У бабочек семейства Nymphalidae численность самцов, как правило, превосходит численность самок. На примере перламутровки *Boloria aquilonaris* была обнаружена тенденция увеличения доли самцов в составе популяции при снижении общей численности [Горбач, 1998]. В литературе описаны различные гипотезы, объясняющие неравное соотношение полов в популяциях разных видов бабочек. В одной из гипотез высказывается предположение, что при равном соотношении полов на стадии яйца преобладание самцов на стадии имаго связано с их относительно низкой преимагинальной смертностью. Повышенная выживаемость самцов при условии равной ежедневной смертности неполовозрелых самцов и самок определяется более быстрым темпом развития самцов и уровнем смертности особей [Горбач, 1998; Tabashnik, 1980].

Для всех трёх видов характерно преобладание самцов в половой структуре популяции (табл. 1).

Численное соотношение самцы/самки у *L. achine* и *C. glycerion* даже к концу лета превышает 1 (рис. 2). В популяции *A. hyperantus* в последние дни лета самцов становится меньше самок. Самцы появляются раньше самок, и вылет их имаго происходит в течение первых нескольких дней лета. Окончание срока лета иногда значительно растягивается за счет лета самок.

Половой диморфизм и изменчивость длины крыла в зависимости от фазы лета. Результаты дисперсионного анализа длины переднего и заднего крыльев трёх видов бархатниц свидетельствуют о наличии значимого влияния факторов «пол» и «фаза вылета имаго» (табл. 2). Взаимодействие этих факторов также оказалось значимым. Результаты статистического анализа проиллюстрированы на рисунке 3.

По длине переднего и заднего крыльев обнаружены достоверные половые различия: у всех трёх видов самцы мельче, чем самки. Средние арифметические значения длин крыльев и их стандартные ошибки для самцов и самок приведены в таблице 3. Меньшие размеры самцов по сравнению с самками характерны для многих семейств бабочек, в том числе и для Satyridae. У видов таких родов как *Lopinga*, *Lasiommata*, *Coenonympha*, *Maniola*, *Minois*, *Aphantopus* в природных популяциях Среднего и Южного Урала самцы всегда мельче самок [Захарова, 2002].

Результаты дисперсионного анализа показали наличие значимого влияния времени вылета имаго на размерные характеристики особи (табл. 2, рис. 3). Иными словами, помимо половых существуют различия по длине переднего и заднего крыльев между особями одного пола, отловленными в разные фазы лета.

У всех трёх видов самцы, появляющиеся первыми, крупнее самцов, вылетающих в середине и в конце лета (рис. 3). Самцы *L. achine* и *A. hyperantus* достоверно крупнее в начале лета и мельчают постепенно к его окончанию (табл. 4). Несмотря на то, что различия в размерах самцов *C. glycerion* оказались недостоверны, тенденция изменения длины их крыльев та же, что и у двух других видов. Таким образом, в течение одной генерации первыми появляются наиболее крупные самцы, затем средние по размеру и, наконец, самые мелкие.

У самок направление изменчивости размеров в зависимости от фазы вылета не всегда совпадает с изменчивостью этого признака у самцов. Самки *A. hyperantus*, как и самцы этого вида, в начале лета обладают достоверно более крупными размерами, чем в конце (табл. 4). Размер самок *L. achine* в течение одной сезонной генерации остаётся неизменным, поскольку снижение размеров в течение периода лета статистически незначимо. Самки *C. glycerion* в отличие от *L. achine* и *A. hyperantus* увеличиваются в размере к концу лета, т.е. первыми вылетают наиболее мелкие особи.

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа длины переднего и заднего крыльев трёх видов бархатниц.

Table 2. MANOVA results of fore and hind wing lengths of three satyrid species.

Параметр	Wilks' Lambda	Rao's R	df1	df2	P
<i>Lopinga achine</i>					
Пол	0,931	18,924	2	508	< 0,0001
Фаза вылета имаго	0,951	6,413	4	1016	< 0,0001
Фаза вылета имаго x пол	0,962	4,991	4	1016	0,0006
<i>Coenonympha glycerion</i>					
Пол	0,850	47,456	2	537	< 0,0001
Фаза вылета имаго	0,954	6,358	4	1074	< 0,0001
Фаза вылета имаго x пол	0,966	4,642	4	1074	0,0010
<i>Aphantopus hyperantus</i>					
Пол	0,945	9,622	4	1344	< 0,0001
Фаза вылета имаго	0,688	152,498	2	672	< 0,0001
Фаза вылета имаго x пол	0,975	4,354	4	1344	0,0017

Таблица 3. Размеры переднего и заднего крыльев и оценка достоверности попарных различий между самцами и самками трёх видов бархатниц.

Table 3. Fore and hind wings sizes and estimation of differences validity between males and females for three satyrid species.

Вид	Крыло	$\bar{x} \pm S\bar{x}$		t- критерий	P
		самцы	самки		
<i>L. achine</i>	переднее	13,6±0,4	13,7±0,5	-2,7	0,0080
	заднее	10,9±0,4	11,1±0,4	-4,7	< 0,0001
<i>C. glycerion</i>	переднее	9,1±0,4	9,2±0,4	-2,8	0,0056
	заднее	7,4±0,3	7,7±0,3	-9,8	< 0,0001
<i>A. hyperantus</i>	переднее	11,0±0,4	11,6±0,5	-16,2	< 0,0001
	заднее	8,9±0,4	9,4±0,5	-15,0	< 0,0001

Обсуждение

Протандрия широко распространена среди насекомых и, в частности, чешуекрылых, в том числе и среди видов семейства Satyridae. Как показывают результаты нашей работы, более ранний вылет самцов характерен для трёх видов бархатниц (*Lopinga achine*, *Coenonympha glycerion* и *Aphantopus hyperantus*), обитающих на Южном Урале. В популяциях этих видов численность самцов превышает численность самок в 1,5–2 раза и лёт их имаго начинается и заканчивается на несколько дней раньше лета самок.

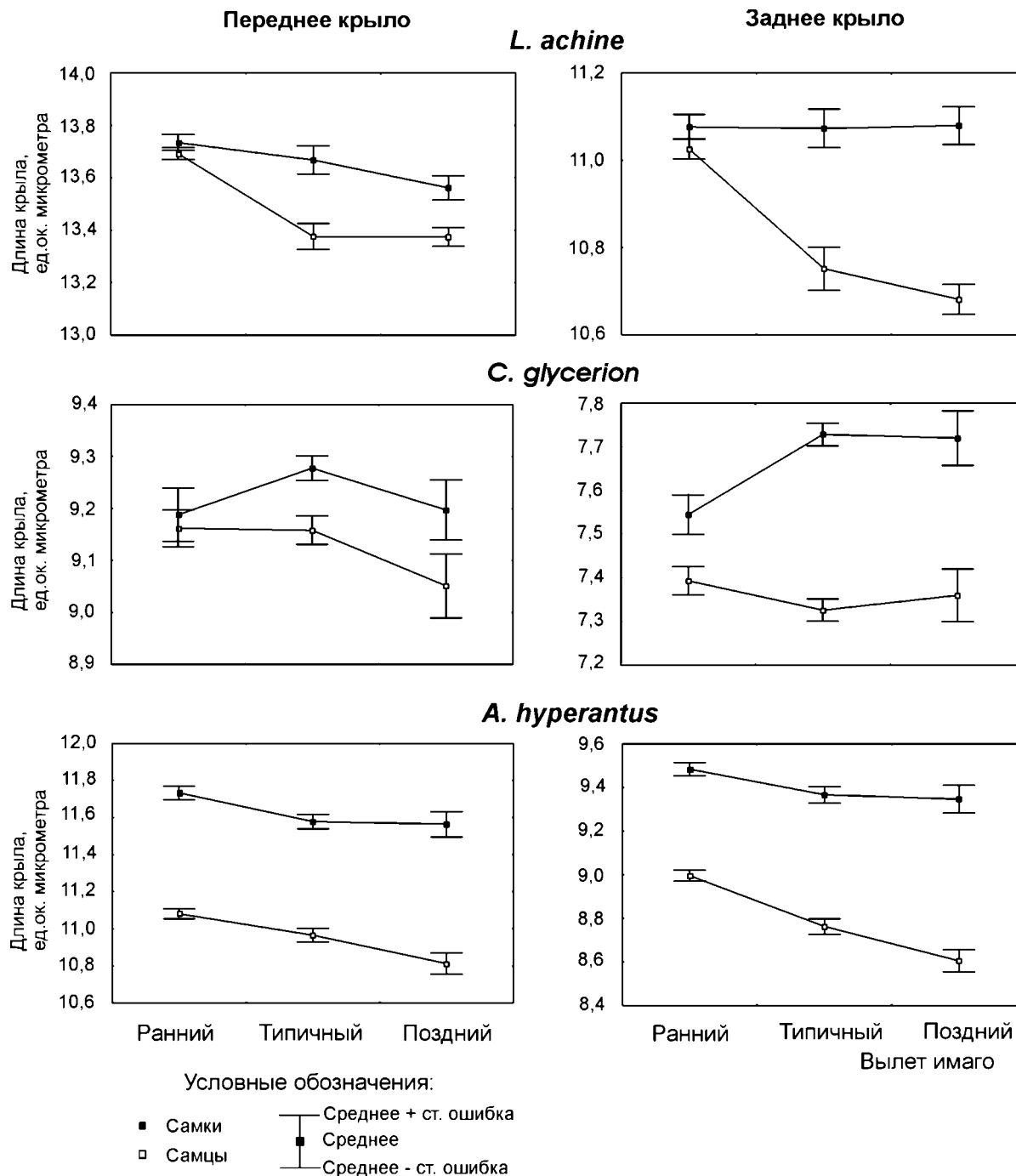


Рис. 3. Изменчивость длины крыла бархатниц в зависимости от пола и фазы вылета имаго.

Fig. 3. Variability of wing length in dependence of sex and phase of imago flight.

Для этих видов бархатниц характерно не только неравновесное соотношение полов и протандрия, но и половой диморфизм, заключающийся в больших средних размерах самок по сравнению с самцами. Более крупные самки описаны у многих видов бабочек, например, *Pararge aegeria* и *Lycaena tityrus* [Fischer, Fiedler, 2001]. По мнению некоторых авторов [Gotthard et al., 1994; Fischer, Fiedler, 2001], размерные отличия напрямую связаны с про-

тандрией: за ускоренное развитие самцы «расплачиваются» меньшими размерами.

Однако при анализе изменчивости размеров внутри выборки одного пола оказывается, что вылетающие в разное время особи неоднородны по размеру. В литературе имеется информация о раннем появлении более мелких самцов у некоторых насекомых. Предполагается, что таким образом мелкие самцы как более слабые избегают необходимости

Таблица 4. Средние значения длины крыла (ед. ок. микрометра) и оценка достоверности различий между выборками бархатниц в зависимости от фазы вылета имаго (ANOVA).

Table 4. Average meanings of wing lengths and ANOVA results of sizes between satyrid samples depending on phases of imago flight.

Крыло	Вылет имаго			F	P
	ранний	типичный	поздний		
<i>L. achine</i> , самцы					
Переднее	13,7	13,4	13,4	35,82	< 0,0001
Заднее	11,0	10,8	10,7	35,72	< 0,0001
<i>L. achine</i> , самки					
Переднее	13,7	13,7	13,6	1,09	0,3373
Заднее	11,1	11,1	11,1	0,01	0,9974
<i>C. glycerion</i> , самцы					
Переднее	9,2	9,2	9,1	1,56	0,2083
Заднее	7,4	7,3	7,4	2,05	0,1308
<i>C. glycerion</i> , самки					
Переднее	9,2	9,3	9,2	1,13	0,3260
Заднее	7,5	7,7	7,7	3,76	0,0250
<i>A. hyperantus</i> , самцы					
Переднее	11,1	11,0	10,8	11,10	< 0,0001
Заднее	9,0	8,8	8,6	31,35	< 0,0001
<i>A. hyperantus</i> , самки					
Переднее	11,7	11,6	11,5	3,12	0,0459
Заднее	9,5	9,4	9,3	2,04	0,1315

соперничать с более крупными за возможность спаривания [Morbey, Ydenberg, 2001]. Результаты нашего исследования показывают, что для трёх видов бархатниц характерно появление в начале генерации наиболее крупных самцов, в конце — наиболее мелких. Поскольку изученные виды являются моновольтинными, с зимовкой на стадии гусеницы, то время вылета их имаго регулируется в основном длиной дня, как было показано на примере *Lasiommata petropolitana* [Gotthard, 1998]. Мы предполагаем, что в природных популяциях *L. achine*, *C. glycerion* и *A. hyperantus* существующая взаимосвязь между фазой вылета и размерами самцов обусловлена эпигенетическими причинами и отражает результат влияния среды на онтогенез особи на популяционном уровне. Это наблюдение можно рассматривать в пользу гипотезы о протандрии как репродуктивной стратегии самцов [Wiklund, Fagerström, 1977].

При анализе изменчивости метрических признаков самок в зависимости от фазы вылета имаго оказалось, что направление их изменчивости не всегда совпадает с направлением изменчивости размеров самцов. Самки *A. hyperantus*, как и самцы, вначале крупнее, затем средние по размеру и в конце лета — самые мелкие. У самок *L. achine* размеры не изменяются в течение периода лета, а

для самок *C. glycerion* характерен ранний вылет мелких особей и поздний — более крупных. По-видимому, на одни и те же признаки, например, такие, как длина крыла, отбор может действовать по-разному у самцов и самок [Fischer, Fiedler, 2001]. Механизм этого явления остаётся неясным, хотя, по-видимому, подобная разнонаправленная изменчивость у насекомых разного пола не является редкостью.

Благодарности

Автор выражает признательность заведующему лабораторией экологических основ изменчивости и био-разнообразия животных ИЭРиЖ УрО РАН, д.б.н. А.Г. Васильеву за ценные критические замечания и обсуждение результатов настоящей статьи, а также научным сотрудникам лаборатории структуры и динамики наземных сообществ Ильменского заповедника за помощь в организации и проведении полевых экспедиционных работ. Особая благодарность научному сотруднику Ботанического сада УрО РАН, к.б.н. Е.М. Андреевой и аспиранту кафедры зоологии Уральского государственного университета П.В. Рудоискателю за помощь в сборе массового энтомологического материала.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты No. 02–04–96421 и No. 04–04–48352).

Литература

- Горбач В.В. 1998. Сезонная динамика численности и половой состав популяции перламутровки *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae) // Зоологический журнал. Т.77. No.5. С.576–581.
- Горбунов П.Ю., Ольшванг В.Н., Лагунов А.В., Мигранов М.Г., Габидуллин А.Ш. 1992. Дневные бабочки Южного Урала / Препринт. Екатеринбург: УрО РАН. 132 с.
- Захарова Е.Ю. 2002. Анализ закономерностей фенотипической изменчивости глазчатых пятен бархатниц (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 23 с.
- Коршунов Ю.П., Горбунов П.Ю. 1995. Дневные бабочки азиатской части России: Справочник. Екатеринбург: издательство Уральского университета. 202 с.
- Alcock J. 1997. Small males emerge earlier than large males in Dawson's burrowing bee (*Amegilla dawsoni*) (Hymenoptera: Anthophorini) // Journal of Zoology. Vol.242. P.453–462.
- Botterweg P.F. 1982. Protandry in the pine looper, *Bupalus piniarius* (Lep., Geometridae); an explanatory model // Netherland Journal of Zoology. Vol.32. P.169–193.
- Fischer K., Fiedler K. 2001. Sexual differences in life-history traits in the butterfly *Lycaena tityrus*: a comparison between direct and diapause development // Entomologia Experimentalis et Applicata. Vol.100. P.325–330.
- Gorbunov P.Y. 2001. The butterflies of Russia: classification, genitalia, keys for identification (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea). Екатеринбург: Thesis. 320 p.
- Gotthard K. 1998. Life history plasticity in the satyrine butterfly *Lasiommata petropolitana*: investigating an adaptive reaction norm // Journal of evolutionary biology. Vol.11. P.21–39.
- Gotthard K., Nylin S., Wiklund C. 1994. Adaptive variation in growth rate: life history costs and consequences in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* // Oecologia. Vol.99. P.281–289.
- Gotthard K., Nylin S., Wiklund C. 1999. Mating system evolution in response to search costs in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* // Behaviour, Ecology, Sociobiology. Vol.45. P.424–429.

- Ketterson E.D., Nolan V.J. 1983. The evolution of differential bird migration // Johnston R.F. (ed.): Current Ornithology. New York: Plenum Press. Vol.1. P.357–402.
- Michener G. 1983. Spring emergence schedules and vernal behavior of Richardson's ground squirrels: why do males emerge from hibernation before females? // Behaviour, Ecology, Sociobiology. Vol.14. P.29–38.
- Morbey Y. 2000. Protandry in Pacific salmon // Canadian Journal of Fish Aquatic Science. Vol.57. P.1252–1257.
- Morbey Y., Ydenberg R. 2001. Protandrous arrival timing to breeding areas: a review // Ecology Letters. Vol.4. P.663–673.
- Parker G. 1970. The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria* L. (Diptera: Scatophagidae). I. Diurnal and seasonal changes in population density around the site of mating and oviposition // Journal of Animal Ecology. Vol.39. P.185–204.
- Pompanon F., Fouillet P., Bouletreau M. 1995. Emergence rhythms and protandry in relation to daily patterns of locomotor activity in *Trichogramma* species // Evolutionary Ecology. Vol.9. P.467–477.
- Semlitsch R.D., Scott D.E., Pechmann J., Gibbons J.W. 1993. Phenotypic variation in the arrival time of breeding salamanders: individual repeatability and environmental influences // Journal of Animal Ecology. Vol.62. P.334–340.
- Tabashnik B.E. 1980. Population structure of pierid butterflies. III. Pest population of *Colias philodice eriphyle* // Oecologia. Vol.47. No.2. P.175–183.
- Van Damme R., Bauwens D., Verheyen R. 1987. Thermoregulatory responses to environmental seasonality by the lizard *Lacerta vivipara* // Herpetologia. Vol.43. P.405–415.
- Wiklund C., Fagerström T. 1977. Why do males emerge before females? A Hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies // Oecologia. Vol.31. P.153–158.
- Wiklund C., Forsberg J. 1991. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyrine butterfly // Oikos. Vol.60. P.373–381.
- Wiklund C., Nylin S., Forsberg J. 1991. Sex-related variation in growth rate as a result of selection for large size and protandry in a bivoltine butterfly, *Pieris napi* // Oikos. Vol.60. P.241–250.
- Wiklund C., Solbreck C. 1982. Adaptive versus incidental explanations for the occurrence of protandry in a butterfly, *Leptidea sinapis* L. // Evolution. Vol.36. No.1. P.56–62.
- Zijlstra W. 2002. Evolutionary constraints on the life history of the butterfly *Bicyclus anynana* Ph.D. thesis Leiden University. Leiden. 112 p.