

СЕЗОННАЯ ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ПОЛИВОЛЬТИННОЙ БЕЛЯНКИ *PIERIS NAPI* L. (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

© 2015 г. А. О. Шкурихин, Т. С. Ослина

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

e-mail: ashkurikhin@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.10.2013 г.

Изучена сезонная изменчивость массы тела и размеров переднего крыла имаго различных сезонных генераций белянки *Pieris napi* L. на Южном Урале. Установлено, что в течение лета одной генерации масса тела имаго постепенно снижается в процессе размножения. При этом наиболее интенсивно в течение жизни особи расходуются вещества, запасенные в брюшке: в начале лета сезонной генерации средняя относительная масса брюшка имаго всегда выше, чем в конце лета данной генерации. Для имаго весенней генерации характерны наиболее мелкие крылья, для имаго летней — наиболее крупные, что позволяет им совершать длительные и менее энергозатратные перелеты. Таким образом, сезонные генерации *P. napi* различаются по морфофизиологическим признакам, связанным с плодовитостью и приспособленностью имаго к расселению.

Ключевые слова: фенотипическая пластичность, *Pieris napi*, сезонная изменчивость, плодовитость, размеры тела.

DOI: 10.7868/S0367059715010175

В последние годы в мировой литературе широко обсуждается роль фенотипической пластичности в эволюционном процессе (West-Eberhard, 2003; Pigliucci et al., 2006). Под фенотипической пластичностью обычно понимают способность одного и того же генотипа в различных условиях среды реализовываться в разные фенотипы в пределах нормы реакции (Шмальгаузен, 1983). Удобной моделью для изучения феномена фенотипической пластичности является сезонная морфологическая изменчивость у животных, образующих в течение года несколько генераций. Так, у многих видов насекомых сезонные генерации могут различаться по окраске, размерам тела, характеристикам жизненного цикла, особенностям поведения или плодовитости (Shapiro, 1976; Fric, Konvicka, 2002; Karlsson, Johansson, 2008).

У чешуекрылых, как и у многих других групп насекомых, плодовитость самок напрямую зависит от их размеров. Как правило, более крупные самки обладают более крупным брюшком, в котором сосредоточены запасы питательных веществ для продуцирования яиц (Karlsson, Wickman, 1990). Химический состав и пищевая ценность потребляемого корма также существенно влияют на плодовитость. Лимитирующим фактором являются запасы азота, полученные на ста-

дии гусеницы, так как яйца и сперматофор чешуекрылых содержат большое количество белка (Marshall, 1982; Karlsson, Wickman, 1990; Boggs, 1992). Гусеница чешуекрылых питается зелеными частями растений, богатыми белками и углеводами, в то время как имаго большинства видов нектаром, практически не содержащим аминокислот. Питание на имагинальной стадии существенно не влияет на плодовитость — исключение составляют питающиеся пыльцой геликониды (Lepidoptera: Heliconidae) (Stjernholm, Karlsson, 2000).

Самцы чешуекрылых также могут оказывать влияние на плодовитость самок. У видов, самки которых строго моногамны, самец передает относительно мелкий сперматофор во время спаривания. Если самки способны к спариванию несколько раз в течение жизни (полиандрия), то самец, как правило, в процессе копуляции передает крупный сперматофор (до 15% от общей массы тела самца), содержащий большое количество питательных веществ, в том числе аминокислоты (Stjernholm, Karlsson, 2000; Bergstrom et al., 2002). Питательные вещества сперматофора непосредственно включаются в состав яиц (Wiklund et al., 1993).

Благодаря феномену фенотипической пластичности разные сезонные генерации одного вида чешуекрылых могут существенно различаться по плодовитости имаго. На плодовитость влияет распределение накопленных на стадии гусеницы ресурсов между отделами тела имаго в процессе онтогенеза. У поливольгинной белянки *Pieris napi* L. (Lepidoptera: Pieridae) на территории Европы весенняя генерация отличается от летней более крупным брюшком, но более мелкими по размеру крыльями и грудью (Fric et al., 2006; Karlsson, Johansson, 2008).

Брюквенница *P. napi* способна за летний сезон давать две и более генераций в зависимости от климатических условий (Коршунов, 2000; Горбунов, 2001). Первая (диапаузирующая) и вторая (недиапаузирующая) генерации легко различимы внешне по крыловому рисунку: у весенних особей меланиновое затемнение на крыльях выражено заметно сильнее, чем у летних. На Южном Урале данные генерации не перекрываются по срокам лёта имаго (Шкурихин и др., 2011). Однако вторая и третья недиапаузирующие генерации слабо различаются морфологически: из литературы известно, что осенние бабочки мельче летних. Поскольку сроки лёта имаго данных генераций сильно перекрываются во времени, отнесение конкретного имаго к тому или иному летне-осеннему поколению затруднительно.

Как самцы, так и самки чешуекрылых на протяжении всей жизни имаго расходуют на размножение запасенные в брюшке питательные вещества (Stjernholm, Karlsson, 2000; Stjernholm et al., 2005). У полиандричных видов к концу жизни имаго может начаться гистолитиз крыловой мускулатуры груди, и высвобождающиеся аминокислоты также используются для продуцирования половых продуктов (Stjernholm, Karlsson, 2008). Следовательно, в течение жизни размножающаяся особь постоянно расходует накопленную на личиночной стадии массу. Только что вылетевшие имаго по абсолютным и относительным показателям массы отделов тела сильно отличаются от участвовавших в размножении, поэтому представляется возможным использовать данные параметры в качестве морфофизиологических индикаторов. Метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968) был создан на примере позвоночных животных, однако принципы, заложенные авторами, достаточно универсальны. Мы попытались применить эти подходы для насекомых, используя в качестве модели сезонные генерации массового поливольгинного вида чешуекрылых — *P. napi*. Предполагается, что среднее значение относительной массы брюшка особей одной генерации в момент массового вылета будет больше по сравнению с величиной этого показателя у имаго в период окончания лёта генерации.

Цель работы состояла в оценке проявлений фенотипической пластичности у сезонных генераций модельного вида *P. napi* и использовании морфофизиологических признаков при определении количества недиапаузирующих генераций и сроков массового вылета имаго.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в течение полевых сезонов 2010 и 2011 г. в окрестностях пос. Метлино (Челябинская обл., Каслинский р-н). Для оценки динамики обилия имаго *P. napi* проводили маршрутные учеты (Yamamoto, 1975). Протяженность учетного маршрута составила около 4 км при ширине 20 м. Около половины маршрута приходится на территорию поселка, вторая расположена на его окраине по опушке березняка и проселочной дороге вдоль поля. Всего в 2010 г. было поймано 313 самцов и 230 самок, а в 2011 г. — 390 самцов и 330 самок.

После проведения маршрутного учета (в тот же день, в условиях полевого стационара) у пойманных имаго *P. napi* измеряли 3 параметра: массу тела с крыльями, массу груди и массу брюшка насекомого. Для этого использовали электронные весы марки Kern 440-21N с точностью до 1 мг. Каждое взвешивание выполняли в двух повторностях, полученные данные усредняли. Электронные изображения крыльев получали с помощью цифрового фотоаппарата Canon Eos 450D. Площадь крыльев рассчитывали в программе tpsUtil 1.40 (Rohlf, 2008). Предварительно в программе tpsDig 2.10 (Rohlf, 2006) провели расстановку меток (landmarks) на изображениях крыльев в точках пересечения жилок с краем крыла. В работе использовали только левые передние крылья.

Статистический анализ данных проводили в программах PAST 2.17 (Hammer et al., 2001) и Statistica 8.0 (StatSoft., Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Динамику изменений абсолютной и относительной массы груди и брюшка имаго *P. napi* в течение лёта генерации оценили с помощью регрессионного анализа. В качестве модели выбрали весеннюю генерацию 2011 г. Сроки лёта генерации определили на основании маршрутных учетов. Первый день поимки имаго данного вида считали первым днем наблюдений. Для анализа регрессионной зависимости данные по массе исследуемых признаков усредняли для каждого дня наблюдения. Статистически значимая регрессионная зависимость массы брюшка имаго от дня отловов установлена для обоих полов: в течение лёта первой генерации средняя величина массы брюшка снижается (рис. 1а). Для самцов получили уравнение регрессии вида $y = -0.144x + 19.615$ ($R^2 =$

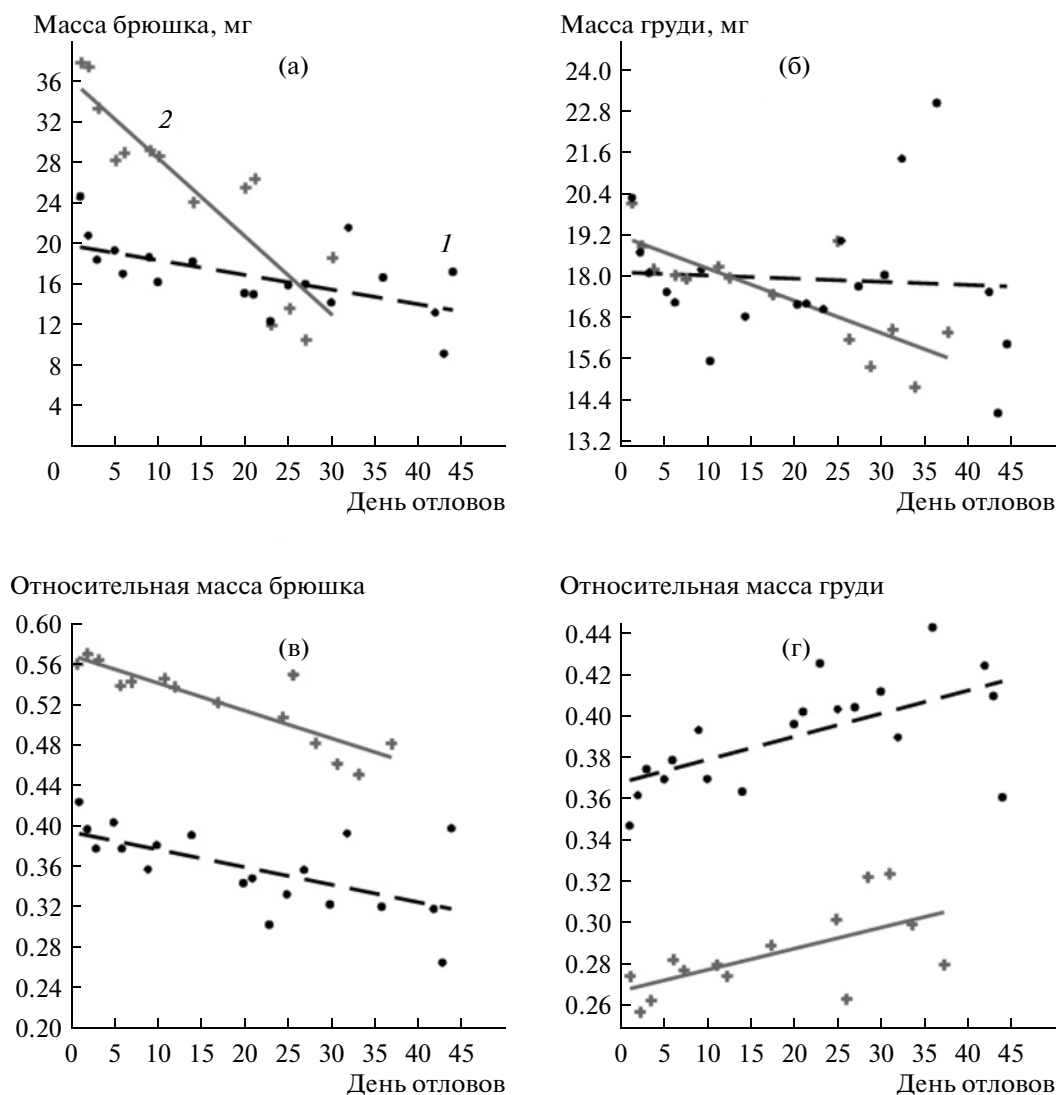


Рис. 1. Динамика абсолютной и относительной массы брюшка (а, в), а также абсолютной и относительной массы груди (б, г) имаго самцов (1) и самок (2) *P. napi* в течение лета весенней генерации 2011 г.

$= 0.36, p < 0.01$), а для самок — $y = -0.574x + 37.031$ ($R^2 = 0.78, p < 0.01$). Из рисунка видно, что самки теряют массу брюшка значительно быстрее, чем самцы. Если в середине мая, непосредственно после массового вылета имаго первой генерации, масса брюшка самок была в среднем почти в 2 раза больше, чем у самцов, то к концу лета данные показатели у представителей обоих полов были практически равны. Таким образом, на продуцирование и откладку яиц самки тратят существенно больше запасенных в брюшке ресурсов.

В экспериментальных условиях показано (Stjernholm, Karlsson, 2008), что имаго *P. napi* к концу жизни начинают использовать для продуцирования половых продуктов аминокислоты, поступающие из крыловой мускулатуры. В этой связи мы оценили динамику массы груди самцов и самок брюквенницы весенней генерации 2011 г.

(рис. 1б). Статистически значимая регрессионная зависимость установлена только для самок: $y = -0.148x + 17.506$ ($R^2 = 0.64, p < 0.01$). Масса груди самцов в течение лета первой генерации изменяется незначимо. Самцы по сравнению с самками проводят больше времени в полете, так как именно они выполняют поиск виргинных самок. Полетная активность самок существенно ниже, большую часть времени они держатся в травостое и совершают лишь непродолжительные перелеты. Гистолиз крыловых мышц груди у самок идет активнее по сравнению с самцами, так как способность к продолжительному стремительному полету для самцов важнее.

На рис. 1в показана динамика изменений относительной массы брюшка имаго самцов и самок *P. napi* в течение лета весенней генерации. Для обоих полов подтверждено статистически

значимое уменьшение среднего значения относительной массы брюшка в популяции к концу лета первого поколения. Уравнение регрессии для самок имеет вид $y = -0.003x + 0.568$ ($R^2 = 0.77$, $p < 0.01$), для самцов $y = -0.002x + 0.393$ ($R^2 = 0.38$, $p < 0.01$). Относительная масса брюшка у имаго обоих полов в течение лета генерации снижается с одинаковой скоростью, в то время как по абсолютным значениям массы самки расходуют запасенные в брюшке ресурсы интенсивнее, чем самцы. Самки на протяжении всей жизни отличаются от самцов пропорциями тела: в любой момент лета генерации относительные размеры брюшка самок всегда больше, чем у самцов.

Изменение относительной массы груди имаго *P. napi* обоих полов в течение лета первой генерации оценили с помощью регрессионного анализа (рис. 1г). Регрессионная зависимость статистически значима и для самок, и для самцов: $y = 0.001x + 0.267$ ($R^2 = 0.39$, $p < 0.01$) и $y = 0.001x + 0.371$ ($R^2 = 0.39$, $p < 0.01$) соответственно. Из рисунка видно, что на протяжении лета весенней генерации относительная масса груди несколько увеличивается у имаго обоих полов. Гистолиз мышечной ткани крыловой мускулатуры у имаго снижает скорость и маневренность полета, а также его продолжительность. Следовательно, при этом должны уменьшаться вероятность уклонения от атак воздушных хищников, активность поиска партнеров для спаривания и нектара. Тем не менее имаго расходует на размножение запасенные в брюшке вещества интенсивнее, чем происходит гистолиз крыловых мышц. Поэтому у размножающихся особей относительная масса грудной мускулатуры не только не снижается, но даже несколько увеличивается. Первоначальная подъемная сила грудных мышц имаго становится к концу жизни излишней, что позволяет перенаправить избыточное количество белка на производство половых продуктов.

По результатам регрессионного анализа площадь крыла самцов и самок *P. napi* в течение лета весенней генерации не изменяется. Крыло насекомого после вылета имаго не способно к росту или растяжению. На протяжении всего периода лета генерации средние размеры имаго, вышедших из куколок, оставались приблизительно одинаковыми. Следовательно, обнаруженное снижение массы отделов тела объясняется именно процессом размножения, а не вылетом более мелких особей к концу лета генерации.

Сезонную динамику абсолютных и относительных показателей массы тела имаго, а также размеров крыльев проанализировали на примере летних сезонов 2010–2011 гг. Весь период лета данного вида разделили на шесть периодов в соответствии с динамикой обилия имаго. Продолжительность каждого периода составила две дека-

Результаты двухфакторного многомерного дисперсионного анализа сезонной изменчивости массы тела и его отделов (груди, брюшка) имаго *P. napi* в 2011 г.

Фактор	λ Уилкса	F	Степени свободы фактора	Уровень значимо- сти (p)
“Пол”	0.305	520	3	$p < 0.001$
“Период”	0.442	43.5	15	$p < 0.001$
“Пол” × “период”	0.956	2.1	15	$p = 0.009$

ды, что соответствует максимальной продолжительности жизни имаго в лабораторных условиях (Stjernholm, Karlsson, 2008). В течение первого периода (две последние декады мая) происходит массовый вылет имаго весенней генерации, на протяжении второго – окончание лета данной генерации. В 2010 г. имаго весеннего поколения *P. napi* закончили лёт ко второй декаде июня, а в 2011 г. летали на протяжении всего июня. Соответственно третий период (массовый вылет имаго летней генерации) начался в 2010 г. в конце июня, а в 2011 г. – в начале июля. В течение четвертого периода оканчивается лёт второй генерации. На протяжении пятого периода предположительно вылетают особи осенней генерации и полностью заканчивается лёт имаго второй генерации. В течение шестого периода происходит лёт имаго осенней генерации.

Сезонную изменчивость массы тела, груди и брюшка имаго обоих полов оценили на примере 2011 г. с помощью двухфакторного многомерного дисперсионного анализа (MANOVA). В течение летнего сезона средняя величина массы отделов тела имаго статистически значимо изменяется, причем неодинаково у каждого пола (см. таблицу). Достоверность различий между отдельными периодами оценили с помощью апостериорного критерия Тьюки.

В течение лета первой и второй генерации масса тела имаго статистически значимо уменьшается в основном за счет массы брюшка (рис. 2). Наиболее крупных по массе особей отлавливали в период массового вылета имаго летнего поколения (период 3). Вследствие перекрытия сроков лета летней и осенней генераций выделить дату окончания лета одной и начало следующей по анализируемым показателям массы затруднительно. При перекрытии поколений во времени в популяции постепенно уменьшается доля старых, легких особей и возрастает доля свежывлетевших, тяжелых. Благодаря этому при смене перекрывающихся во времени генераций средняя величина массы тела и его отделов практически не изменяются.

Наиболее интенсивно в течение жизни имаго расходуются вещества, запасенные в брюшке, по-

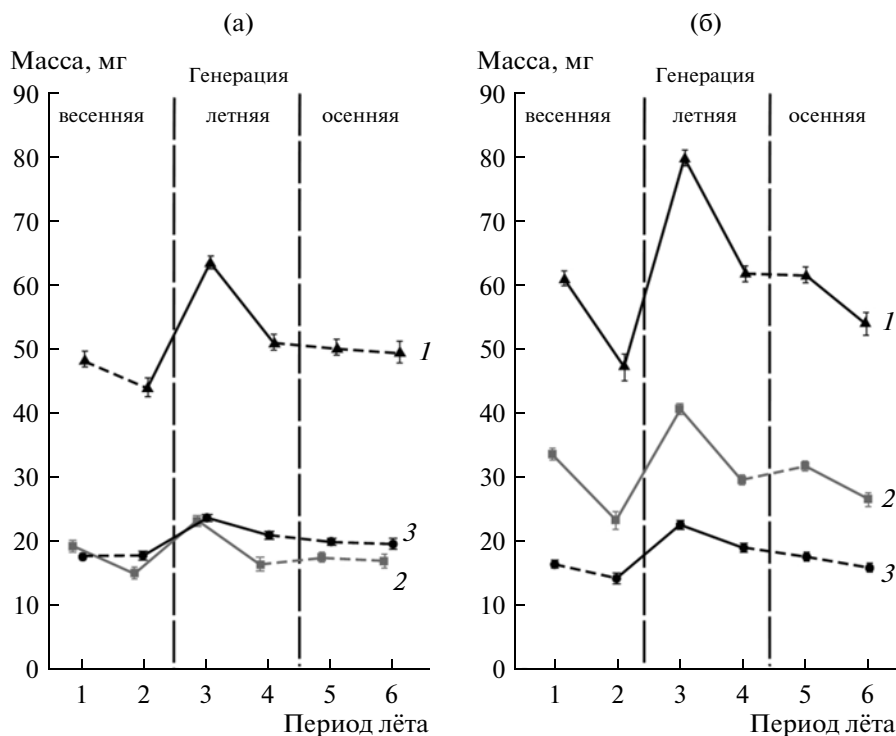


Рис. 2. Сезонная динамика массы тела (1), брюшка (2) и груди (3) самцов (а) и самок (б) *P. napi* в 2011 г. Приведены средние значения и стандартные ошибки. Сплошной линией показано статистически значимое изменение массы от периода к периоду, прерывистой – незначимое.

этому максимальной относительной массой брюшка будут обладать вновь вылетевшие особи, еще не участвовавшие в размножении. В течение всего летнего сезона относительная масса брюшка должна быть максимальной в момент начала вылета имаго любой из генераций, а затем постепенно снижаться вплоть до вылета следующей. Сезонную изменчивость относительной массы брюшка самцов и самок *P. napi*, отловленных в 2010 и 2011 гг., оценили с помощью однофакторного дисперсионного анализа. Во всех случаях анализируемая величина статистически значимо изменялась в течение лета. Достоверность различий между отдельными периодами проверяли с помощью апостериорного критерия Тьюки.

Сезонная изменчивость относительной массы брюшка самцов и самок *P. napi* в 2010 и 2011 гг. представлена на рис. 3. Во всех проанализированных случаях измеряемая величина достоверно снижалась в течение лета летней генерации – от периода 3 к периоду 4. Подобное уменьшение относительной массы брюшка наблюдается и в период лета весенней генерации – от периода 1 к периоду 2. При смене весенней генерации на летнюю (от периода 2 к периоду 3) величина относительной массы брюшка статистически значимо возрастает. Аналогично по величине относительной массы брюшка удастся обнаружить начало вылета и осенней генерации: от периода 4 к

периоду 5 измеряемая величина достоверно увеличивается во всех проанализированных случаях. При анализе абсолютных показателей массы тела, а также по другим фенотипическим признакам начало лета осенней генерации выявить не удастся.

На протяжении всего летнего сезона наиболее крупных по массе тела особей отлавливали в период массового вылета имаго летней недиапаузирующей генерации – в первой половине июля. Данное поколение развивается без диапаузы в первой половине лета в оптимальных температурных условиях, поэтому способно за непродолжительный период накопить большую биомассу. В конце лета – начале осени одновременно развиваются гусеницы осеннего недиапаузирующего поколения и гусеницы, которые проведут зиму в состоянии диапаузы и сформируют весеннее поколение следующего года. В конце лета сумма эффективных температур в условиях Южного Урала ниже, чем в первой половине лета, поэтому особи *P. napi* не успевают набрать достаточно большую массу.

Имаго осеннего поколения 2010 г. и весеннего поколения 2011 г. являются потомками летнего поколения 2010 г. В зависимости от длины светового дня, температуры окружающей среды и накопленной массы каждая конкретная особь либо

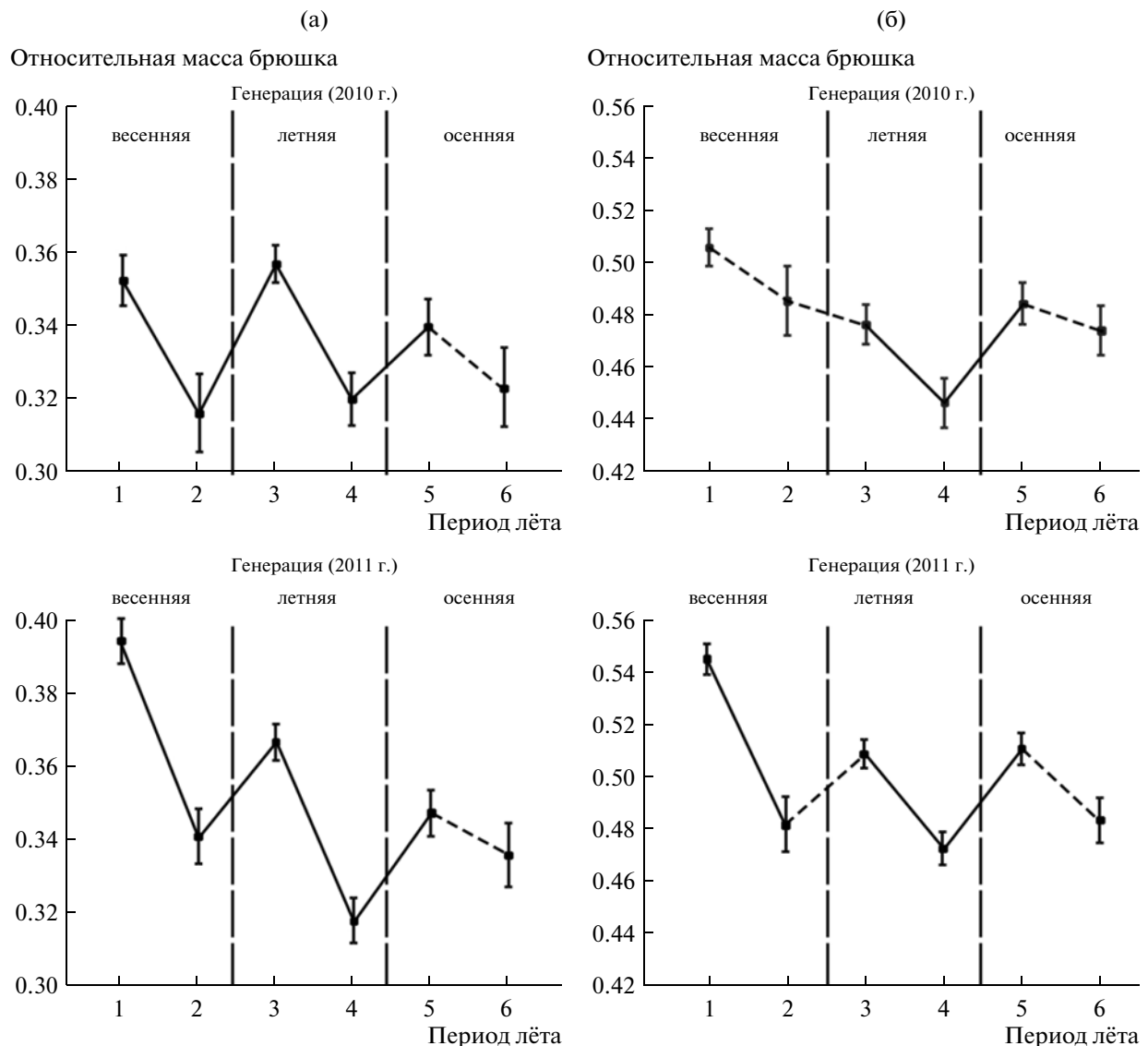


Рис. 3. Сезонная изменчивость относительной массы брюшка самцов (а) и самок (б) *P. napi* в 2010–2011 гг. Приведены средние значения и стандартные ошибки. Сплошной линией показано статистически значимое изменение относительной массы брюшка от периода к периоду, прерывистой – незначимое.

продолжает личиночный рост и зимует на стадии куколки (весенняя генерация), либо развивается напрямую без диапаузы (осенняя генерация). При этом каждая гусеница выбирает один из двух возможных путей развития, приводящих к различным фенотипам. Недиапаузирующие имаго обладают крупными крыльями (в среднем площадь крыла равна 194.5 мм² у самцов и 184.5 мм² у самок) и невысокой относительной массой брюшка, диапаузирующие особи, напротив, характеризуются мелкими крыльями (152 мм² у самцов и 150 мм² у самок) и относительно крупным брюшком.

Сезонной фенотипической пластичности в описываемом случае подвержены морфологиче-

ские признаки, характеризующие плодовитость, а также приспособленность имаго к полету. Имаго весенней генерации в момент массового вылета обладают наибольшей относительной массой брюшка за весь анализируемый период, соответственно масса грудной мускулатуры, обеспечивающей полет, у них снижена. В то же время для имаго весенней генерации характерно высокое отношение массы тела к площади крыльев, называемое нагрузкой на крыло (Dudley, Srygley, 1994; Srygley, Kingsolver, 2000), которое равно 0.32 у самцов и 0.41 у самок. У имаго осеннего поколения данное отношение составило 0.25 у самцов и 0.28 у самок. Статистическую значимость различий величины нагрузки на крыло между двумя ге-

нерациями оценили с помощью критерия Стьюдента t : различия оказались значимы как в случае самцов ($t = 8.09$; $df = 73$; $p < 0.01$), так и в случае самок ($t = 12.97$; $df = 67$; $p < 0.01$).

По мнению некоторых авторов, весеннее поколение *P. napi* отличается высокой плодовитостью и низкой способностью к расселению (Fric, Konvicka, 2002; Fric et al., 2006). Высокая нагрузка на крыло и низкая относительная масса крыловой мускулатуры способствуют непродолжительным энергетически затратным полетам. По нашим наблюдениям, во второй половине лета в окрестностях пос. Метлино возрастает плотность популяции *P. napi*. С ростом плотности популяции увеличивается расселительная активность имаго (Fric et al., 2006). Летние и осенние имаго обладают меньшей относительной массой брюшка, большей массой грудной мускулатуры и крупными крыльями. Низкая нагрузка на крыло и сильная грудная мускулатура способствуют длительным и менее энергозатратным перелетам при расселении имаго.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН “Живая природа” (проект 12-П-4-1048), а также программы развития ведущих научных школ и научных центров (проект НШ-2840.2014.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кориунов Ю.П. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии. М.: КМК, 2002. 424 с.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР. Свердловск, 1968. Вып. 58. 386 с.
- Шкурихин А.О., Ослина Т.С., Захарова Е.Ю. Протандрия моно- и поливольтинных видов белянок и бархатниц (Lepidoptera, Pieridae, Satyridae) в условиях южноуральской лесостепи // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. 2011. Т. 4. № 16. С. 80–91.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1983. 360 с.
- Bergstrom J., Wiklund C., Kaitala A. Natural variation in female mating frequency in a polyandrous butterfly: effects of size and age // Animal Behavior. 2002. V. 64. P. 49–54.
- Boggs C.L. Resource allocation: exploring connections between foraging and life history // Functional Ecology. 1992. V. 6. P. 508–518.
- Dudley R., Srygley R.B. Flight physiology of Neotropical butterflies: allometry of airspeeds during natural free flight // J. of Experimental Biology. 1994. V. 191. P. 125–139.
- Fric Z., Konvicka M. Generations of the polyphenic butterfly *Araschnia levana* differ in body design // Evol. Ecology Res. 2002. V. 4. P. 1017–1033.
- Fric Z., Klimova M., Konvicka M. Mechanical design indicates differences in mobility among butterfly generations // Evol. Ecology Res. 2006. V. 8. P. 1511–1522.
- Gorbunov P.Y. The butterflies of Russia: classification, genitalia, keys for identification (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea). Ekaterinburg: Thesis, 2001. 320 p.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. № 1. 9 p.
- Karlsson B., Johansson A. Seasonal polyphenism and developmental trade-offs between flight ability and egg laying in a pierid butterfly // Proc. R. Soc. 2008. V.275. P. 2131–2136.
- Karlsson B., Wickman P.-O. Increase in reproductive effort as explained by body size and resource allocation in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* (L.) // Functional Ecology. 1990. V. 4. P. 609–617.
- Marshall L.D. Male nutrient investment in the Lepidoptera: what nutrients should males invest? // American Naturalist. 1982. V. 120. P. 273–279.
- Pigliucci M., Murren C.J., Schlichting C.D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation // J. Exper. Biol. 2006. V. 209. P. 2362–2367.
- Rohlf F.J. TpsDig version 2.10. Ecology & Evolution: (program). New York: Suny at Stony Brook., 2006.
- Rohlf F.J. TpsUtil version 1.40. Ecology & Evolution: (program). New York: Suny at Stony Brook., 2008.
- Shapiro A.M. Seasonal Polyphenism // Evol. Biol. 1976. V. 9. P. 259–333.
- Strigley R.B., Kingsolver J.G. Effects of weight loading on flight performance and survival of palatable Neotropical *Anartia fatima* butterflies // Biological J. of the Linnean Soc. 2000. V. 70. P. 707–725.
- StatSoft, Inc. STATISTICA for Windows. Version 8.0. 2007. [Data analysis software system] <http://www.statsoft.ru/>
- Stjernholm F., Karlsson B. Nuptial gifts and the use of body resources for reproduction in the green-veined white butterfly *Pieris napi* // Proc. R. Soc. 2000. V. 267. P. 807–811.
- Stjernholm F., Karlsson B. Flight muscle breakdown in the green-veined white butterfly, *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae) // Eur. J. Entomol. 2008. V. 105. P. 87–91.
- Stjernholm F., Karlsson B., Boggs C.L. Age-related changes in thoracic mass: possible reallocation of resources to reproduction in butterflies // Biol. J. Linn. Soc. 2005. V. 86. P. 363–380.
- West-Eberhard M.J. Developmental plasticity and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press, 2003. 816 p.
- Wiklund C., Kaitala A., Lindfors V., Abenius J. Polyandry and its effect on female reproduction in the green-veined white butterfly (*Pieris napi* L.) // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1993. V. 33. P. 25–33.
- Yamamoto M. Notes on the methods of belt transect census of butterflies // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. VI, Zool. 1975. V. 20. № 1. P. 93–116.