

## СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЕРЕДНЕГО КРЫЛА ПОЛИВОЛЬТИННЫХ БЕЛЯНОК *PIERIS RAPAE* L. И *P. NAPI* L. (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ ЮЖНОГО УРАЛА

© 2016 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 20.02.2015 г.

Проанализирована сезонная изменчивость размеров и формы переднего крыла имаго сезонных генераций двух поливольтинных видов белянок *Pieris rapae* и *P. napi* (Lepidoptera: Pieridae). Независимо от половой и видовой принадлежности для имаго каждой сезонной генерации характерны определенные морфологические особенности переднего крыла. У особей весеннего поколения крылья наиболее мелкие, вытянутые и заостренные. Имаго летней генерации обладают наиболее крупными, широкими и округлыми крыльями за весь сезон лета. Крылья имаго осенней генерации по форме и размерам сходны с крыльями особей летней генерации, но несколько мельче и более вытянуты. Различия между сезонными генерациями по форме переднего крыла связаны с разной приспособленностью имаго каждой из генераций к расселению.

**Ключевые слова:** форма крыла, Pieridae, сезонная изменчивость, геометрическая морфометрия.

**DOI:** 10.7868/S0367059716030112

Фенотипическая пластичность насекомых является одним из ключевых приспособлений к изменениям окружающей среды в условиях сезонного климата наряду с диапаузой (Саулич, Мусолин, 2007; Whitman et al., 2009; Nylin, 2013). В течение ограниченного по времени теплого периода в умеренных широтах один и тот же поливольтинный вид насекомых способен давать генерации со значительными морфологическими различиями. Хорошо известны различия в окраске крыльев между сезонными генерациями дневных чешуекрылых, например у пестрокрыльницы изменчивой *Araschnia levana* L., 1758 (Lepidoptera: Nymphalidae), бархатницы *Bicyclus anynana* (Butler, 1879), нимфалиды *Junonia coenia* Hübner, 1822, белянок *Pontia occidentalis* (Reakirt, 1866), *Pieris napi* L., 1758 и *P. rapae* L., 1758 (Shapiro, 1976; Kingsolver, 1995; Brakefield, French, 1999; Stoehr, Goux, 2008).

Сезонная фенотипическая пластичность насекомых не всегда проявляется в виде дискретных сезонных морф. В течение летнего сезона у многих поливольтинных видов могут варьировать размеры тела и другие морфологические признаки, скорость и длительность развития преимагинальных фаз, плодовитость. Например, у бабочек *Pararge aegeria* L., 1758 и *A. levana* разные сезонные генерации различаются по морфологическим признакам и особенностям поведения, связанным с приспособленностью к разным типам полета (Fric, Konvicka, 2002; Van Dyck, Wiklund, 2002). На ско-

рость и маневренность полета у дневных чешуекрылых наибольшее влияние оказывают относительная масса грудной мускулатуры, а также форма переднего крыла (Dudley, Srygley, 1994; Dudley, 2000; Berwaerts et al., 2002). Увеличение массы крыловых мышц относительно общей массы тела позволяет насекомому развивать большую силу взмаха крыла и ускорение. Для чешуекрылых характерен антеромоторный тип полета, т.е. ведущую локомоторную роль играют передние крылья (Dudley, 2000). Задние крылья существенно влияют на маневренность, но не на скорость полета (Jantzen, Eisner, 2008). Более узкие крылья позволяют развивать большее ускорение, что необходимо для резкой смены направления при маневренном полете (Berwaerts et al., 2002).

У поливольтинных видов белянок *Pieris brassicae* L., 1758, *P. rapae* и *P. napi* (Pieridae: Lepidoptera) на территории Чехии описаны морфологические различия между весенней и летней генерациями, связанные с плодовитостью и способностью к расселению (Fric et al., 2006). У имаго весенней генерации относительно крупное брюшко, содержащее половые продукты и жировое тело, а также относительно небольшая масса груди, крылья мелкие и узкие. Напротив, для особей летней генерации характерны большая относительная масса груди, содержащей крыловую мускулатуру, небольшое брюшко, крупные и широкие крылья. Предполагается, что летние имаго больше при-

Таблица 1. Объем анализируемого материала

Вид	Год	Самцы			Самки		
		весна	лето	осень	весна	лето	осень
<i>P. napi</i>	2010	55	65	33	54	47	30
	2011	70	104	70	68	79	64
<i>P. rapae</i>	2010	31	16	44	7	8	28
	2011	46	63	61	4	18	34

способлены к длительным перелетам при расселении. Известно, что виды *P. brassicae*, *P. rapae* и *P. napi* способны к миграциям (Баранчиков, 1978; Feltwell, 1982). На Южном Урале имаго *P. rapae* и *P. napi* летают в двух или трех генерациях за сезон в зависимости от погодных условий (Коршунов, Горбунов, 1995). Морфологические особенности, связанные с приспособленностью к разным типам полета имаго осенних генераций данных видов белянок, изучены недостаточно. Цель нашей работы — анализ сезонной изменчивости размеров и формы крыла имаго *P. rapae* и *P. napi*.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор энтомологического материала проводили в пос. Метлино Каслинского района Челябинской области (55°46' с.ш., 60°43' в.д.) в течение полевых сезонов 2010 и 2011 гг. Данная территория расположена в подзоне северной лесостепи лесостепной зоны (Куликов, 2005). В качестве модельных объектов для изучения сезонной морфологической изменчивости выбрали два массовых поливольтных вида семейства Pieridae: репницу *P. rapae* и брюквенницу *P. napi*. Оба вида в окрестностях пос. Метлино представлены номинативными подвидами (Коршунов, Горбунов, 1995; Gorbunov, 2001) и в 2010–2011 гг. летали в

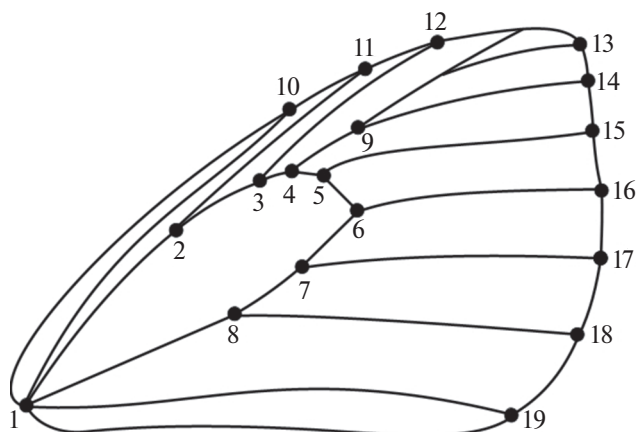


Рис. 1. Схема расстановки меток (landmarks) на переднем крыле имаго белянок рода *Pieris*.

трех генерациях за сезон (Шкурихин, 2012; Шкурихин, Ослина, 2015). Имаго весеннего поколения отлавливали во второй половине мая каждого года — с 15 по 31 мая. Выборки имаго летней генерации были собраны в середине лета (с 1 по 20 июля), когда в популяциях исследованных видов уже не встречались весенние особи. С 20 августа по 13 сентября отлавливали имаго осеннего поколения. Собранные за два года выборки каждой генерации объединяли в одну общую. Объемы выборок каждого вида приведены в табл. 1.

Морфологическую изменчивость крыла оценивали по ряду признаков — длине, площади, форме. Как правило, в качестве характеристики формы крыла чешуекрылых пользуются коэффициентом пропорциональности (aspect ratio), который вычисляется по формуле  $4L^2/S$ , где  $L$  — длина крыла, а  $S$  — площадь. Данный коэффициент показывает, насколько вытянуто крыло (Dudley, 2000). Величина коэффициента дает лишь косвенную характеристику удлиненности крыла, но не дает представления о реальной форме объекта. Получить геометрическую интерпретацию результатов при количественном анализе формы биологических объектов позволяют методы геометрической морфометрии, важным преимуществом которых является принципиальная возможность разграничения проявлений изменчивости собственно формы и размеров (Павлинов, Микешина, 2002; Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004).

Изображения крыльев получали с помощью цифрового фотоаппарата Canon Eos 450D, высота и угол наклона фотоаппарата были фиксированы с помощью штатива. Полученные изображения обрабатывали в пакете программ TPS (Rohlf, 2006, 2008). В работе использовали только левые передние крылья, схема расстановки меток 1–19 показана на рис. 1. Длину крыла рассчитывали как длину отрезка от метки 1 до метки 13 в программе tmorphgen6 пакета программ IMP (Sheets, 2003). Площади крыльев рассчитывали в программе tpsUtil как площадь поверхности, ограниченной метками 1, 10–19. Различия по размерам крыла и коэффициенту удлиненности между сезонными генерациями проанализировали с помощью однофакторного дисперсионного анализа и апостериорного теста Тьюки. Статистическую значимость различий между полами по длине, площади крыльев, а также коэффициенту удлиненности крыла оценивали при помощи  $t$ -критерия Стьюдента. Различия по форме крыла между сезонными генерациями оценивали с помощью канонического дискриминантного анализа в программе MorphoJ 1.04a (Klingenberg, 2011). В качестве меры величины различий между выборками использовали расстояние Махаланобиса  $D$ .

**Таблица 2.** Средние значения (с учетом стандартных ошибок) длины, площади и коэффициента пропорциональности переднего крыла имаго *P. rapae* и *P. napi*

Признак	Генерация	Вид					
		<i>P. rapae</i>			<i>P. napi</i>		
		самцы	самки	R	самцы	самки	R
Длина крыла, мм	Весенняя	22.5 ± 0.1	22.4 ± 0.4	1.01	22.4 ± 0.1	21.6 ± 0.1	<b>1.04</b>
	Летняя	24.6 ± 0.1	23.8 ± 0.2	<b>1.04</b>	24.6 ± 0.1	23.9 ± 0.1	<b>1.03</b>
	Осенняя	24.0 ± 0.1	23.3 ± 0.2	<b>1.03</b>	23.4 ± 0.1	22.7 ± 0.1	<b>1.03</b>
Площадь крыла, мм <sup>2</sup>	Весенняя	159.0 ± 2.2	162.3 ± 5.9	0.98	157.5 ± 1.6	152.5 ± 1.6	<b>1.03</b>
	Летняя	198.3 ± 2.2	189.8 ± 3.8	<b>1.04</b>	200.8 ± 1.4	198.5 ± 1.6	1.01
	Осенняя	187.3 ± 1.9	180.7 ± 2.5	1.04	180.5 ± 1.8	177.0 ± 1.8	1.02
Коэффициент пропорциональности крыла	Весенняя	12.77 ± 0.05	12.42 ± 0.12	<b>1.03</b>	12.82 ± 0.04	12.22 ± 0.04	<b>1.05</b>
	Летняя	12.23 ± 0.05	11.93 ± 0.08	<b>1.03</b>	12.09 ± 0.03	11.56 ± 0.04	<b>1.05</b>
	Осенняя	12.33 ± 0.04	12.05 ± 0.04	<b>1.02</b>	12.16 ± 0.04	11.67 ± 0.04	<b>1.04</b>

Примечание. R – отношение величины признака у самцов к его величине у самок; полужирным шрифтом выделены случаи статистически значимых различий между полами по *t*-критерию Стьюдента.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

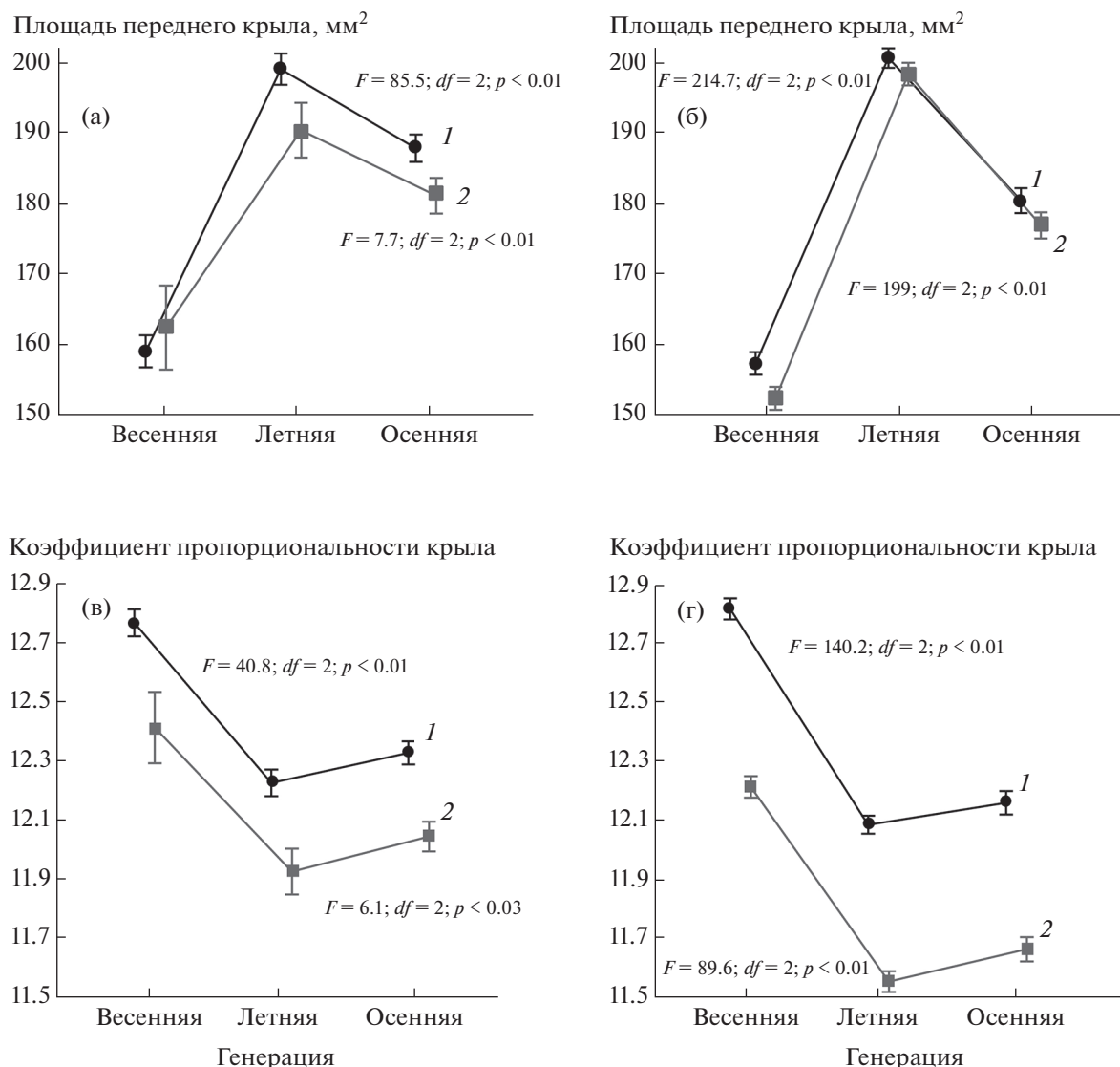
Сравнение самцов и самок изучаемых видов по длине, площади и коэффициенту удлиненности крыла проводили для каждой генерации отдельно (табл. 2). У самцов передние крылья статистически значимо длиннее, чем у самок. По параметру площади крыла самцы оказались значимо крупнее только в двух выборках: имаго *P. rapae* летней генерации и имаго *P. napi* весенней генерации. В остальных выборках крылья самцов и самок по площади не различаются. В пределах каждой сезонной генерации обоих видов белянок самцы характеризуются большим по величине коэффициентом удлиненности крыла, чем самки, т.е. у самцов передние крылья более вытянуты.

Результаты анализа сезонной изменчивости площади и удлиненности переднего крыла имаго двух видов белянок представлены на рис. 2. Как самцы, так и самки весенней генерации обоих видов характеризуются наименьшей площадью крыла за весь сезон лета (рис. 2а, б). Самые крупные крылья характерны для имаго, отловленных в середине лета. Крылья у особей осенней генерации по площади статистически значимо меньше, чем крылья у особей летней генерации. На рис. 2в, г показаны различия по коэффициенту удлиненности крыла между сезонными выборками двух видов. Крылья имаго весенней генерации обоих видов статистически значимо более вытянуты по сравнению с крыльями особей летней и осенней генераций, последние между собой по данному признаку не различаются.

Более детально сезонную изменчивость формы переднего крыла имаго *P. rapae* и *P. napi* оценили методами геометрической морфометрии.

Поскольку межвидовые различия формы крыла достаточно велики (Шкурихин и др., 2008), анализ для каждого вида проводили отдельно. По результатам канонического анализа прокрустовых остатков, характеризующих изменчивость формы переднего крыла самцов и самок *P. rapae*, вдоль первой канонической оси проявились различия между полами, вдоль второй канонической оси – различия между диапаузирующей (весенней) и недиапаузирующими (летней и осенней) генерациями имаго. Как видно из рис. 3а, центроиды выборок самцов и самок *P. rapae* весеннего поколения значительно удалены от центроидов выборок летнего и осеннего поколений вдоль второй канонической оси. Различия по форме переднего крыла статистически значимы между всеми проанализированными выборками, за исключением различий между выборками самцов летней и осенней генераций. Имаго осеннего и летнего поколений сходны между собой по форме крыла у каждого пола. Расстояние Махаланобиса D между выборками весенней и летней генераций у самцов составило 2.4, у самок – 3.6, между выборками весенней и осенней генераций самцов – 2.2, самок – 3.1. По форме переднего крыла весенние имаго несколько сильнее отличаются от летних, чем от осенних.

Отличия формы крыла весенних имаго *P. rapae* обоих полов от летних и осенних особей заключаются в следующем: крылья весенних диапаузирующих особей узкие, вытянутые, с заостренным апикальным углом и тупым торнальным углом; у недиапаузирующих особей, напротив, крылья более широкие, с притупленным апексом и почти прямым торнальным углом (рис. 3б).

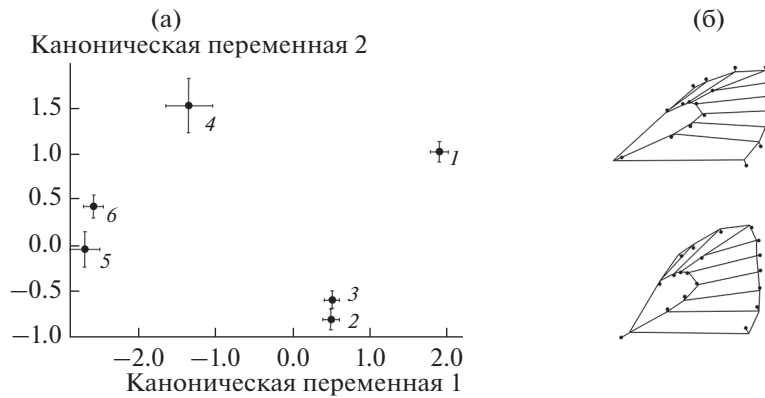


**Рис. 2.** Сезонная изменчивость площади и коэффициента удлиненности переднего крыла самцов (1) и самок (2) *P. rapae* (а, в), а также *P. napi* (б, г) в окрестностях пос. Метлино в 2010–2011 гг.

Результаты канонического анализа прокрустовых остатков, характеризующих изменчивость формы переднего крыла самцов и самок *P. napi*, представлены на рис. 4а. Вдоль второй канонической оси проявились различия между диапаузирующей и недиапаузирующими генерациями имаго, вдоль третьей канонической оси — между выборками осенней и летней генераций. Все обнаруженные различия по форме переднего крыла статистически значимы. Центроиды выборок имаго *P. napi* весенней генерации сильно удалены от центроидов выборок летней и осенней генераций в пространстве канонических осей. Центроиды выборок летнего и осеннего поколений располагаются друг к другу несколько ближе. Следовательно, у каждого пола по форме крыла

наиболее сходны между собой имаго летнего и осеннего поколений. Расстояние Махаланобиса D между выборками весеннего и летнего поколения составило у самцов — 3.1, у самок — 3.0, между весенними и осенними выборками самцов — 3.0, самок — 2.8. Как и у *P. rapae*, весенние имаго *P. napi* по форме переднего крыла несколько сильнее отличаются от летних, чем от осенних.

Крылья диапаузирующих особей узкие, вытянутые, с заостренным апикальным углом (рис. 4б). Маргинальный край крыла округлый, торнальный угол тупой. У летних имаго крылья широкие, округлые, с притупленным апикальным углом и дугообразно изогнутым маргинальным краем крыла. Крыло осенних имаго *P. napi* по своей форме больше по-



**Рис. 3.** Результаты канонического анализа сезонной изменчивости формы переднего крыла *P. rapae* в окрестностях пос. Метлино. а – размещение центроидов выборок самцов и самок *P. rapae* (с учетом стандартных ошибок) в плоскости первой и второй канонических переменных; 1–3 – самцы: 1 – весенней, 2 – летней, 3 – осенней генераций; 4–6 – самки: 4 – весенней, 5 – летней, 6 – осенней генераций; б – конформации крыла, характеризующие различия по форме между имаго диапаузирующей (вверху) и недиапаузирующих (внизу) генераций.



**Рис. 4.** Результаты канонического анализа сезонной изменчивости формы переднего крыла *P. napi* в окрестностях пос. Метлино. а – размещение центроидов выборок самцов и самок *P. napi* (с учетом стандартных ошибок) в плоскости второй и третьей канонических переменных; 1–3 – самцы: 1 – весенней, 2 – летней, 3 – осенней генераций; 4–6 – самки: 4 – весенней, 5 – летней, 6 – осенней генераций; б – конформации крыла, характеризующие различия по форме между весенними (I), летними (II) и осенними (III) имаго.

хоже на крыло летних имаго, чем на крыло весенних. У осенних особей оно широкое и округлое, как и у летних, однако его торнальный угол прямой и маргинальный край почти не изогнут. В форме переднего крыла имаго осенней генерации присутствуют некоторые черты, сходные с весенними имаго. В частности, апикальный угол крыла вытянут, а не притуплен. В целом наиболее округлые контуры характерны для крыла летних особей, наиболее узкие и вытянутые – для весенних.

Имаго летней генерации *P. rapae* и *P. napi* в окрестностях пос. Метлино достигают наиболее крупных размеров за весь период лёта вида как по показателям массы, так и по размерам крыльев (Шкурихин, 2012; Шкурихин, Ослина, 2015). Крылья имаго весенней генерации обоих видов белянок мельче, чем у особей осеннего поколения. В то же время, как показано на примере *P. napi* (Шкурихин, Ослина, 2015), по общей массе тела осенние имаго

предыдущего года не отличаются от весенних особей следующего года. Следовательно, имаго весенней и осенней генераций отличаются по пропорциям тела.

Пропорции тела имаго *P. rapae* и *P. napi* различаются у всех трех сезонных генераций. Весенние особи характеризуются мелкими вытянутыми крыльями и относительно крупным брюшком (Шкурихин, Ослина, 2015). Подобная форма крыла позволяет развивать большее ускорение, что необходимо для стремительного маневренного полета (Verwaerts et al., 2002). Относительно низкая масса грудной мускулатуры при крупном брюшке затрудняет продолжительный полет. Вследствие малого размера крыльев нагрузка на крыло у весенних особей повышена, что приводит к увеличению частоты взмахов крыла и энергозатрат на полет, хотя и не снижает скорость и маневренность полета (Kingsolver, 1999; Strigley, Kingsolver, 2000). Предполагается, что осо-

би весенней генерации приспособлены к непродолжительному, но быстрому и маневренному полету. Кроме того, относительно невысокая по сравнению с серединой лета температура воздуха весной, вероятно, ограничивает продолжительность полета, поскольку бабочка вынуждена чаще совершать посадку для обогрева в лучах солнца (Shreeve, 1984; Van Dyck, Matthysen, 1998).

Имаго летней генерации изученных видов белянок характеризуются наиболее крупными округлыми крыльями и относительно мелким брюшком. Округлая форма крыла в меньшей степени позволяет развивать резкие ускорения, необходимые для совершения маневров в полете. Большая относительная масса груди и низкая нагрузка на крыло позволяют совершать длительные перелеты при меньших энергозатратах. Имаго осенней генерации характеризуются средними по размеру крыльями, которые несколько более вытянуты и заострены, чем у особей летней генерации. Относительные размеры брюшка у осенних имаго невелики, нагрузка на крыло выше, чем у весенних (Шкурихин, Ослина, 2015). По своим пропорциям тела имаго недиапаузирующих (летней и осенней) генераций *P. rapae* и *P. napi* больше приспособлены к расселению (Fric et al., 2006), диапаузирующие особи более оседлы. Из двух недиапаузирующих генераций наиболее подходящим для длительных перелетов набором морфологических признаков обладают летние особи, расселение которых происходит в июле и начале августа при наибольших среднесуточных температурах воздуха за весь теплый период в условиях Южного Урала.

Авторы выражают признательность заведующей лабораторией эволюционной экологии Института экологии растений и животных УрО РАН д.б.н., проф. А.Г. Васильеву и к.б.н. Е.Ю. Захаровой за помощь в освоении методов геометрической морфометрии и обсуждении результатов исследования. Работа выполнена при финансовой поддержке программы УрО РАН “Живая природа” № 12 (проект 15-12-4-25) и гранта НШ-2840.2014.4.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранчиков Ю.Н. Потенциальная плодовитость и эколого-популяционные характеристики папилоидных чешуекрылых Приангарской тайги // Биоценологические группировки таежных животных. Красноярск, 1978. С. 66–88.
- Коршунов Ю.П., Горбунов П.Ю. Дневные бабочки азиатской части России: Справ. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1995. 202 с.
- Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург–Миасс: Геотур, 2005. 537 с.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. С. 473–493.
- Саулич А.Х., Мусолин Д.Л. Времена года: разнообразие сезонных адаптаций и экологических механизмов контроля сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) в умеренном климате // Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды: Сб. памяти проф. В.П. Тыщенко (к 70-летию со дня рождения). СПб., 2007. С. 25–106.
- Шкурихин А.О. Анализ закономерностей популяционной динамики и сезонной изменчивости симпатрических видов белянок (Lepidoptera: Pieridae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2012. 20 с.
- Шкурихин А.О., Ослина Т.С. Сезонная фенотипическая пластичность поливольтинной белянки *Pieris napi* L. (Lepidoptera: Pieridae) на Южном Урале // Экология. 2015. № 1. С. 64–70. [Shkurikhin A.O., Oslina T.S. Seasonal phenotypic plasticity of the polyvoltine white butterfly *Pieris napi* L. (Lepidoptera: Pieridae) in the Southern Urals // Rus. J. of Ecology. 2015. V. 46. №. 1. P. 96–102.]
- Шкурихин А.О., Ослина Т.С., Васильев А.Г. Изменчивость формы крыльев огородных белянок *Pieris napi* и *P. rapae* и ее связь с меланиновыми элементами крылового рисунка // Биосфера Земли: прошлое, настоящее, будущее: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: “Гощицкий”, 2008. С. 318–126.
- Berwaerts K., Van Dyck H., Aerts P. Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria* // Functional Ecology. 2002. V. 16. P. 484–491.
- Bookstein F.L. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1991. 435 p.
- Brakefield P.M., French V. Butterfly wings: the evolution of development of colour patterns // BioEssays. 1999. V. 21. P. 391–401.
- Dudley R. The biomechanics of insect flight: form, function, evolution. Princeton: Princeton Univ. Press, 2000. 536 p.
- Dudley R., Srygley R.B. Flight physiology of Neotropical butterflies: allometry of airspeeds during natural free flight // J. Exp. Biol. 1994. V. 191. P. 125–139.
- Feltwell J. Large white butterfly. The biology, biochemistry and physiology of *Pieris brassicae* (Linnaeus). The Hague: Dr. W. Junk Publ., 1982. 350 p.
- Fric Z., Klimova M., Konvicka M. Mechanical design indicates differences in mobility among butterfly generations // Evol. Ecology Res. 2006. V. 8. P. 1511–1522.
- Fric Z., Konvicka M. Generations of the polyphenic butterfly *Araschnia levana* differ in body design // Evol. Ecology Res. 2002. V. 4. P. 1017–1033.
- Gorbunov P.Y. The butterflies of Russia: classification, genitalia, keys for identification (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea). Ekaterinburg: Thesis, 2001. 320 p.
- Jantzen B., Eisner T. Hindwings are unnecessary for flight but essential for execution of normal evasive flight in Lepidoptera // Proc. Nat. Acad. Sci. 2008. V. 105. P. 16636–16640.
- Kingsolver J.G. Viability selection on seasonally polyphenic traits: wing melanin pattern in western white butterflies // Evolution. 1995. V. 49. P. 932–941.
- Kingsolver J.G. Experimental analyses of wing size, flight and survival in the western white butterfly // Evolution. 1999. V. 53. P. 1479–1490.

- Klingenberg C.P.* MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecology Res.* 2011. V. 11. P. 353–357.
- Nylin S.* Induction of diapause and seasonal morphs in butterflies and other insects: knowns, unknowns and the challenge of integration // *Physiological Entomology.* 2013. V. 38. P. 96–104.
- Rohlf F.J.* TpsDig version 2.10. *Ecology & Evolution: (program).* N.Y.: Suny at Stony Brook, 2006.
- Rohlf F.J.* TpsUtil version 1.40. *Ecology & Evolution: (program).* N.Y.: Suny at Stony Brook, 2008.
- Shapiro A.M.* Seasonal polyphenism // *Evol. Biol.* 1976. V. 9. P. 259–333.
- Sheets H.D.* IMP – Integrated Morphometrics Package. N.Y.: Canisius College, 2003.
- <http://www2.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>
- Shreeve T.G.* Habitat selection, mate location, and microclimatic constraints on the activity of the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* // *Oikos.* 1984. V. 42. P. 371–377.
- Srigley R.B., Kingsolver J.G.* Effects of weight loading on flight performance and survival of palatable Neotropical *Anartia fatima* butterflies // *Biol. J. Linn. Soc.* 2000. V. 70. P. 707–725.
- Stoehr A.M., Goux H.* Seasonal phenotypic plasticity of wing melanisation in the cabbage white butterfly, *Pieris rapae* L. (Lepidoptera: Pieridae) // *Ecological Entomology.* 2008. V. 33. P. 137–143.
- Van Dyck H., Matthysen E.* Thermoregulatory differences between phenotypes of the speckled wood butterfly: hot perchers and cold patrollers? // *Oecologia.* 1998. V. 114. P. 326–334.
- Van Dyck H., Wiklund C.* Seasonal butterfly design: morphological plasticity among three developmental pathways relative to sex, flight and thermoregulation // *J. Evol. Biol.* 2002. V. 15. P. 216 – 225.
- Whitman D., Ananthakrishnan T.N., Argawal A.A.* et al. Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences. CRC Press, 2009. 904 p.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D.* et al. Geometric morphometrics for biologist: a primer. N.Y.: Elsevier Acad. Press, 2004. 443 p.