

УДК 574.37:591.157:598.261.7

ИЗМЕНЧИВОСТЬ БРАЧНОГО НАРЯДА САМЦОВ БЕЛОЙ КУРОПАТКИ *Lagopus Lagopus* L.

© 2007 г. В. В. Тарасов, А. В. Гилев

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: grouse@bk.ru, gilev@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 12.01.2007 г.

На меченых самцах белой куропатки показана связь групповой разнокачественности особей в популяции с некоторыми индивидуальными особенностями их брачного наряда. Так, по числу и размерам темных пятен среди белого оперения сменившие район предыдущего гнездования самцы отличаются от вернувшихся на прежнее место, бигамные – от моногамных. Рассматривается влияние на развитие брачного наряда сроков наступления весны.

Ключевые слова: белая куропатка, брачный наряд, изменчивость.

Изучение полиморфизма у животных, и окрасочного в частности, открывает большие возможности для решения широкого круга общебиологических проблем – от исследования структуры вида и видеообразования до организации мониторинга и проведения охранных мероприятий. Птицы, с их ярко выраженной окраской оперения, зачастую имеющей демонстрационный характер, представляют собой удобный объект для исследований такого рода.

Начиная с работ А.С. Серебровского (1928) показана возможность по особенностям окраски выделять естественные группировки птиц различного уровня – от подвидовых и популяционных до более мелких (Береговой, 1967; Волчанецкий, 1972; Корякин и др., 1982; Лихацкий, 1986, 1988), а также возможность индивидуального опознавания особей (Scott, 1976). Продемонстрирована и связь окраски птиц с морфофизиологическими признаками (Добринский, 1969), особенностями брачного поведения, предпочитаемыми гнездовыми биотопами, успешностью размножения (Анорова, 1977; Керимов и др., 1994; Иванкина и др., 1995; Гриньков, 2000), локомоторной активностью, стратегией кормодобывающего поведения и другими биологическими показателями (Ваничева и др., 1996; Ксенц и др., 1985, 1990; Москвитин, Ксенц, 1982; Обухова, Креславский, 1984, 1985). Обнаружены также элементы ассортативного скрещивания по признакам окраски (Обухова, Креславский, 1982; Рябицев, 1998). Вместе с тем работы по изучению изменчивости окраски птиц и ее популяционного значения остаются довольно редкими, что, вероятно, объясняется методологическими и техническими трудно-

стями, возникающими при исследовании столь подвижных объектов.

Наша предыдущая работа (Тарасов, Гилев, 1995) была посвящена изучению устойчивости брачного наряда у самцов белой куропатки. Этот наряд характеризуется кирпично-коричневым оперением головы, шеи и верха груди, резко контрастирующим с белым оперением всего остального туловища, среди которого у большинства самцов имеются темные пятна, разбросанные без видимого порядка. Эти пятна образованы перьями такого же цвета, что на голове и шее, хорошо отличающимися по окраске от охристо-бурых перьев, вырастающих позднее, уже при летней линьке, на смену белому оперению. По числу и расположению темных пятен на белом фоне оперения тела птицы остаются на следующий год более похожими на себя, чем на других особей. Их сходство по пятнистости (рисунку пятен) снижается лишь в годы с поздним наступлением весны.

В настоящей работе мы анализируем изменения брачного наряда самцов белых куропаток в течение ряда лет, в том числе и различия в индивидуальном “портрете” птиц, отличавшихся теми или иными особенностями территориального и гнездового поведения, связанного с их возвращением и невозвращением к местам прежнего гнездования, моногамией и бигамией.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на орнитологическом стационаре Яйбари ($71^{\circ}04'$ с.ш., $72^{\circ}20'$ в.д.), расположенным на севере полуострова Ямал. В период с 1989 по 1995 г. на контрольном участке площадью 3 км^2 проводили изучение популяционной

экологии белой куропатки с применением индивидуального мечения птиц цветными кольцами (Тарасов, 1997). Зарисовки "портретов" самцов в брачном наряде выполняли в первой половине периода инкубации (примерно во второй-третьей декаде июня), когда у самцов полностью завершалась весенняя линька и наступала пауза до начала летней линьки. Наблюдая за птицами в бинокль с расстояния до 30–40 м, наносили расположение пятен на заранее приготовленные шаблоны с изображением профиля птицы. По возможности мы зарисовывали каждую птицу несколько раз в разные дни.

Визуальных различий интенсивности цвета пятен как у одних и тех же, так и у разных самцов белой куропатки не отмечено. Индивидуальные особенности пятнистости (рисунка) брачного наряда каждой птицы сводятся к трем основным показателям: размеру пятен, их количеству и суммарной площади. Для количественных оценок этих особенностей мы использовали метод, предложенный В.П. Денисовым (1989). Размеры пятен и их суммарную площадь измеряли в условных единицах (усл. ед.). За одну условную единицу был принят размер самого маленького пятна во всей выборке. Согласно представлениям Б.Л. Астаурова (1974), билатеральные признаки проявляются независимо на разных сторонах тела. Поэтому рисунки пятен правой и левой сторон рассматривали в данном случае как независимые признаки. Всего в работе использовано 85 "портретов" (170 сторон) 47 самцов (рис. 1).

Из погодных факторов в тундрах Ямала большое значение для птиц имеют колебания сроков наступления весны (Рябицев, 1993). Весенние условия каждого года имели свои особенности, из которых наиболее заметные – сроки и интенсивность таяния снега, освобождения рек ото льда, массового распускания листьев кустарниковых ив и др. От изменения этих условий зависят в первую очередь и сроки размножения белых куропаток (Тарасов, 1997). Поэтому в качестве интегрированного фенологического показателя сроков наступления весны, оказывающих влияние именно на этот вид, мы использовали среднюю дату начала гнездования (откладки самками первого яйца). Для анализа связи изменчивости брачного наряда самцов с ходом весны использовали коэффициент корреляции Спирмена. Отсутствующие за 1987 и 1988 гг. данные по срокам гнездования куропаток на Яйбари были реконструированы по соответствующим датам, определенным для Среднего Ямала (стационар Хановэй, 68°40' с.ш., 72°52' в.д.).

Возраст куропаток определяли по пигментации первых двух первостепенных маховых перьев (Bergerud et al., 1963), что отличало годовалых птиц от более старых. Различия в деталях брачного наряда разных групп самцов оценивали при по-

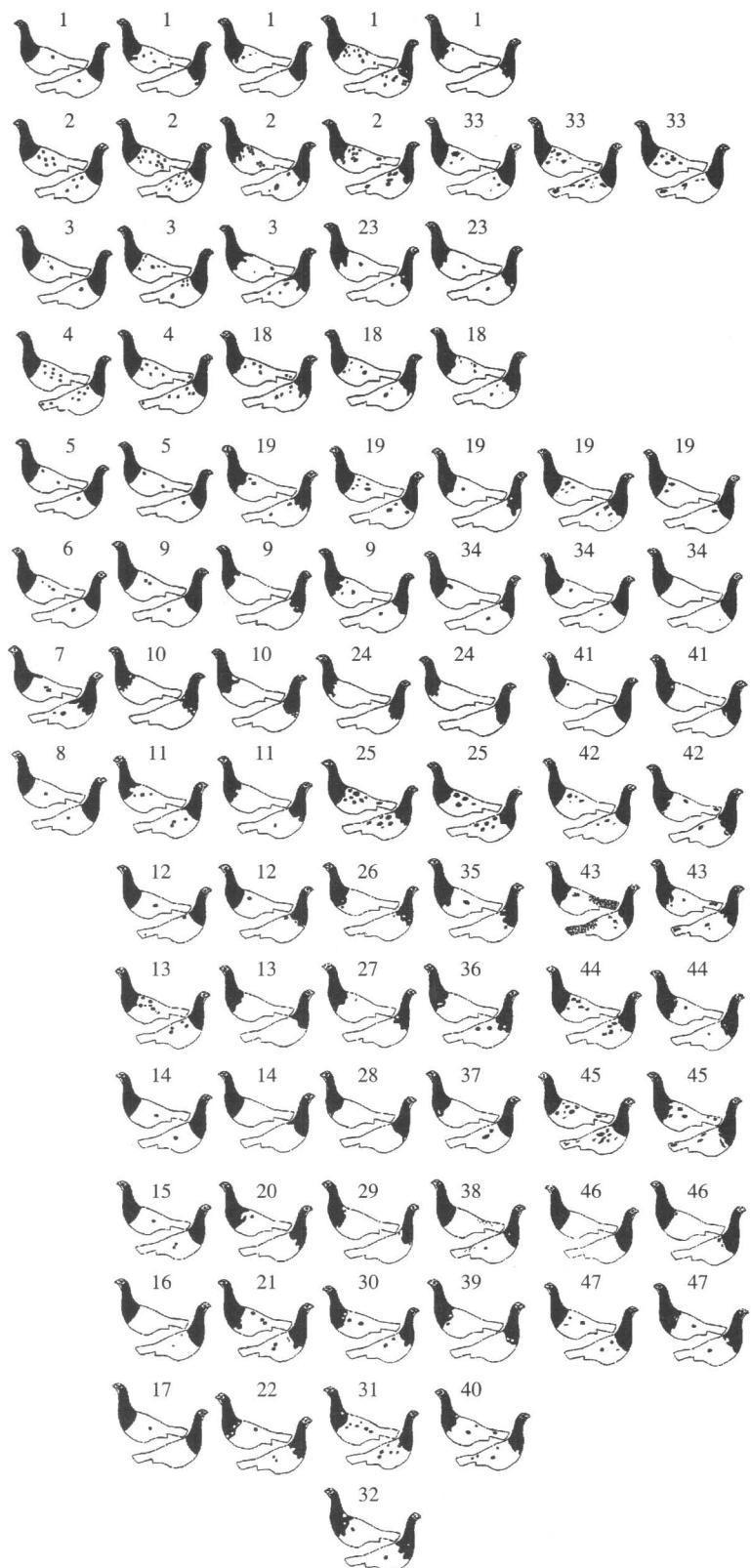
мощи *U*-критерия Манна-Уитни. Все расчеты выполнены с использованием программы Statistica 5.0 (StatSoft, Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Связь развития брачного наряда со сроками наступления весны. Динамика трех изученных показателей брачного наряда самцов белых куропаток представлена на рис. 2. Видно, что среднее число пятен и их суммарная площадь испытывают синхронные колебания по годам, а средний размер пятна медленно увеличивается на протяжении всего периода наблюдений. Уровень пигментированности (суммарная площадь пятен) в значительной мере зависит от числа пятен ($r = -0.75, p = 0.05$) и практически не зависит от их размера ($r = 0.14, p = 0.76$). Обнаружено, что пигментированность самцов тесно связана со сроками начала кладки ($r = 0.93, p = 0.002$; рис. 2): чем позже наступала весна, тем больше была общая площадь темных участков их оперения.

Динамика среднего числа пятен совпадает с ходом весны, однако корреляция этих показателей достаточно слабая ($r = 0.50, p = 0.253$). Связь среднего размера пятна со сроками откладки яиц практически отсутствует ($r = 0.35$). Но следует отметить, что в годы с поздней весной (1992 и 1994 гг.) на контрольном участке появлялись самцы с крупными пятнами (см. рис. 1). Размеры пятен у многих птиц (например, № 2, 9, 19, 25, 30 в 1992 г., № 33, 44, 45 в 1994 г.) составляли 2.4–3.0 усл. ед., тогда как в 1990–1991 гг. этот показатель находился в пределах 1.0–1.7 усл. ед. В то же время многие индивидуальные особенности брачного наряда самцов белых куропаток сохраняются в течение их жизни (Тарасов, Гилев, 1995), и в последующие годы самцы с крупными пятнами продолжали встречаться на участке, что, естественно, повлияло на дальнейшую динамику данного признака в изучаемой группировке.

Возрастные особенности изменчивости брачного наряда. Индивидуальное мечение позволяло выделить две группы самцов: впервые приступивших к размножению на контрольном участке и гнездившихся здесь минимум повторно. Далее будем условно называть их соответственно "новыми" и "старыми". Динамика суммарной площади и среднего числа пятен у этих групп оказалась различной (рис. 3). У "старых" самцов эти показатели демонстрируют некоторую связь со сроками начала кладки ($r = 0.77, p = 0.072$ и $r = 0.54, p = 0.266$ соответственно), что совпадает с общей динамикой (рис. 3, А). Это видно и по отдельным самцам, неоднократно возвращавшимся на контрольный участок (см. рис. 1): площадь темных пятен на белом фоне оперения туловища у них была тем больше, чем позже наступала весна. При этом важно подчеркнуть, что индивидуальная измен-



1989 г. 1990 г. 1991 г. 1992 г. 1993 г. 1994 г. 1995 г.

Рис. 1. “Портреты” самцов белой куропатки (цифры – номера самцов).

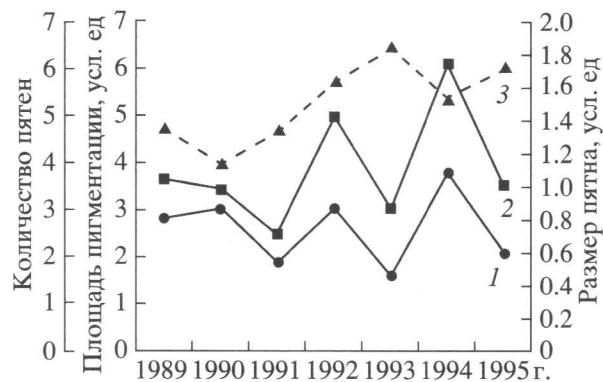


Рис. 2. Многолетняя динамика среднего уровня пигментации брачного наряда самцов белой куропатки: 1 – количество пятен; 2 – суммарная площадь пятен; 3 – средний размер одного пятна.

чивость брачного наряда не имеет направленного возрастного характера – самцы с возрастом не становились сильнее или слабее пигментированы, а связана именно с ходом весны. Практически все “старые” самцы демонстрировали синхронные колебания числа пятен по годам, размах которых составил 1–4 пятна.

У “новых” самцов динамика этих показателей не зависит от хода весны в текущем году ($r = 0.31$, $p = 0.544$ и $r = 0.14$, $p = 0.787$ по суммарной площа-ди пятен и их среднему числу соответственно), од-нако коррелирует в некоторой степени с датами начала откладки яиц в позапрошлом году ($r = 0.77$, $p = 0.072$ и $r = 0.43$, $p = 0.397$ соотвествен-но). Из рис. 3, Б видно, что кривая динамики этих показателей у “новых” самцов отчетливо сдвину-та на два года вперед по отношению к динамике сроков наступления весны. Такая связь выглядит весьма неожиданной, поскольку основу “новых” самцов составляют первогодки, появившиеся на свет предыдущим летом. В то же время среди вновь появлявшихся на контрольном участке сам-цов были и взрослые птицы, сменившие район предыдущего гнездования, число которых завис-ит также от сроков наступления весны (Тарасов, 2005). Вероятно, эти самцы были двухлетками ли-бо трехлетками, и в их брачном наряде могли быть отражены условия времени их появления на свет (если они двухлетки) или же условия их пер-вого в жизни сезона размножения (если трехлет-ки), что объясняет наблюдаемый сдвиг.

Особенности брачного наряда и дальнейшая судьба самцов. Следение за судьбой мечевых птиц в течение ряда лет позволило выяснить, от-личаются ли по особенностям брачного наряда самцы, которые на будущий год вновь возвраща-лись на контрольный участок, от тех, которые по каким-либо причинам не возвращались. Такие отличия были обнаружены по показателям сред-

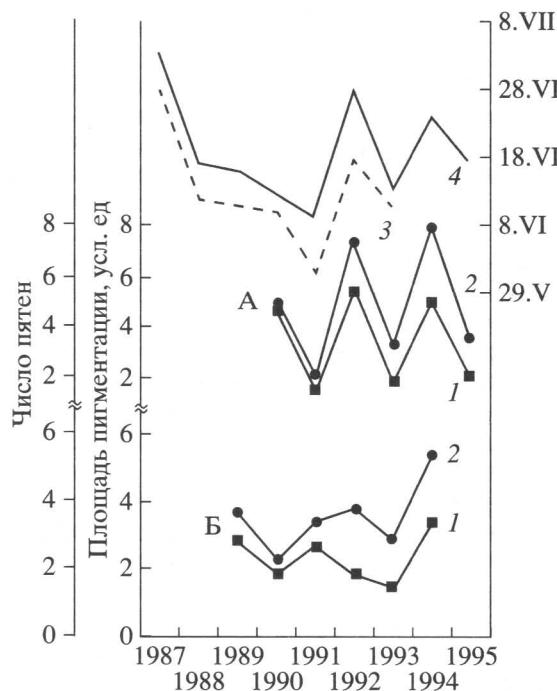


Рис. 3. Динамика показателей уровня пигментации брачного наряда у “старых” (А) и “новых” (Б) самцов белой куропатки:

1 – количество пятен; 2 – суммарная площадь пятен; 3, 4 – сроки начала гнездования на Среднем и Северном Ямале соответственно.

него числа пятен и их суммарной площа-ди. Вер-нувшиеся самцы за год до этого были более интен-сивно пигментированы, чем самцы, впоследствии не вернувшиеся (рис. 4). Суммарная площа-ди пятен первых составила в среднем 4.57 ± 0.53 усл. ед., вторых – 2.97 ± 0.43 усл. ед. ($U = 2200.0$, $p = 0.026$), число пятен – 3.26 ± 0.35 и 1.84 ± 0.25 соотвественно ($U = 2056.5$, $p = 0.006$). Таким образом, по уровню пигментированности какого-либо самца становится возможным прогнозировать вероятность его возвращения на следующий год. Не ис-ключено, что этот показатель отражает физио-логическое состояние самца и в конечном счете его жизнеспособность.

Особенности брачного наряда и полигамия. Почти ежегодно на контрольном участке гнезди-лись самцы, образовавшие брачный союз с двумя самками (доля таких самцов составила в среднем за все годы 12%). Анализ особенностей брачного наряда моногамов ($n = 71$) и бигамов ($n = 14$) пока-зал, что последние пигментированы в среднем не-сколько менее интенсивно: суммарная площа-ди их пятен составляет 2.68 ± 0.62 ; а моногамов – 4.03 ± 0.37 усл. ед. ($U = 1592.0$, $p = 0.096$), число пятен – 2.14 ± 0.54 и 2.63 ± 0.22 соотвественно ($U = 1637.0$, $p = 0.140$), средний размер пятна – 0.90 ± 0.16 и 1.22 ± 0.07 усл. ед. соотвественно ($U = 1491.0$, $p = 0.037$). Видно, что уровень пигментированности

моногамов в среднем в 1.5 раза выше, чем бигамов.

Ранее (Tarasov, 2003) было показано, что бигамами чаще становятся те самцы, которые менее агрессивны к соперникам, мало участвуют в территориальных конфликтах и после образования пары не проявляют агрессивности к посторонним самкам, тем самым не препятствуя их вселению на свои территории. Они чаще других самцов оказываются бигамами и на следующий год. При этом "качество" территории самца и его возраст не влияют на вероятность для него стать бигамом, моногамом или остаться холостым; соотношение таких самцов не зависит от плотности гнездования (Tarasov, 2003). Видимо, степень пигментированности самцов связана с протекающими в их организме гормональными процессами, отражающими, возможно, уровень содержания в крови тестостерона. Можно предполагать, что самцы с низким уровнем тестостерона, с одной стороны, менее интенсивно пигментированы, с другой – менее агрессивны к посторонним самкам и по этой причине чаще оказываются бигамами. Любопытно, что на свои прежние территории такие самцы возвращались не реже других (Тарасов, 2005).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами результаты показывают, что особенности брачного наряда самцов белой куропатки на севере Ямала тесно связаны с погодными условиями. Уровень пигментированности самцов возрастает в годы с относительно поздними веснами. Логично предположить, что при длительном сохранении холдов и снегового покрова в такие годы гормоны щитовидной железы и нервные механизмы продлевают брачную линьку на фоне заторможенности процесса развития гонад и выработки тестостерона, что и приводит к повышению уровня пигментированности. Примечательно, что с ходом весны более всего связана суммарная площадь темных пятен, т.е. общие размеры пигментированных участков оперения. Количество пигmenta может влиять как на число пятен, так и их размеры, и у разных особей наблюдаются обе эти тенденции, хотя первая заметно преобладает. Это в свою очередь свидетельствует о том, что число пятен – признак гораздо более лабильный, чем средний размер пятна. О стабильности последнего признака говорит и тот факт, что у большинства возвращавшихся самцов размеры пятен практически не менялись (см. рис. 1).

Наряду с консервативностью среднего размера пятна, следует отметить его слабый рост на протяжении всего периода наблюдений. До сих пор неясно, когда этот процесс начинается, как долго будет длиться и каковы его причины. Популяции живых организмов могут существенно раз-

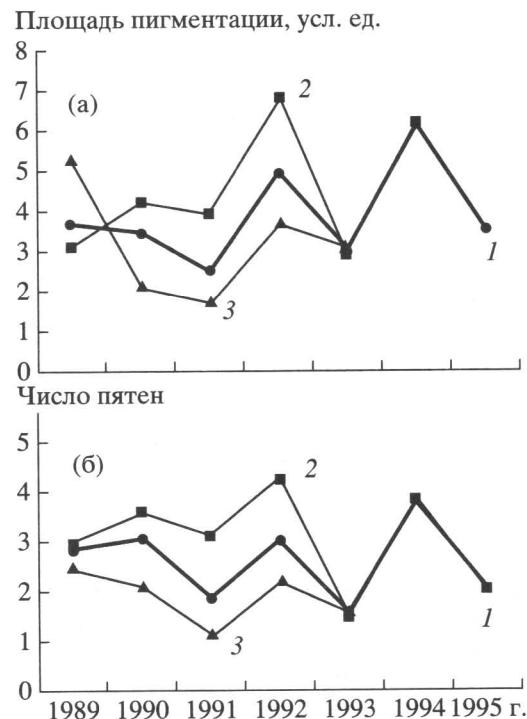


Рис. 4. Динамика показателей уровня пигментации брачного наряда (а – число пятен, б – суммарная площадь пятен) самцов с разной судьбой:

1 – средние значения; 2 – самцы, вернувшиеся на следующий год; 3 – не вернувшиеся самцы.

личаться по особенностям динамики фенотипических признаков, что широко используется в популяционных исследованиях (Новоженов, 1989; Хохуткин, 1997; Васильев и др., 2000; и др.). Относительно стабильные признаки, явно не связанные с внешними условиями, а характеризующие какие-то внутренние процессы в популяции, весьма перспективны для исследования популяционной структуры вида. Медленная, как в нашем случае, динамика признака может оказаться вариантом временного устойчивого состояния, которое затем может смениться другим. Так, наблюдения в течение 15 лет в г. Томске за популяцией большой синицы *Parus major* по признакам депигментации рулевых перьев показали наличие длительных, до 5–6 лет, периодов устойчивого состояния данных признаков и периодов, когда происходит смена одного состояния на другое, с новым уровнем депигментации (Москвитин, Гашков, 2000).

Лабильные признаки, легко изменяющиеся под воздействием внешних условий, вполне могут быть использованы в биоиндикации и биомониторинге. Суммарная площадь и число пятен у белых куропаток, связанные со сроками наступления весны, в значительной мере отражают степень воздействия на птиц погодных условий в начале периода гнездования. Вполне вероятно,

что и другие факторы могут найти отражение в особенностях рисунка птиц.

Интересен тот факт, что индивидуальные особенности брачного наряда связаны и с некоторыми поведенческими характеристиками птиц. Так, отмеченный ранее полиморфизм самцов белой куропатки по территориальной стратегии поведения (Тарасов, 2005) отражается и на брачном наряде: более привязанные к постоянным местам гнездования самцы пигментированы сильнее, чем самцы, склонные менять эти места из года в год. Поскольку уровень пигментированности птиц, очевидно, связан с характером протекания обменных процессов в организме, то и консерватизм самцов, выражавшийся в использовании одной и той же территории в течение ряда лет, может быть обусловлен физиологическими процессами. То же относится и к связи индивидуальных особенностей брачного наряда с полигамностью.

С признаком территориального консерватизма связан еще один любопытный момент. Поскольку все самцы на Ямале начинают гнездиться в первый год жизни и далее размножаются ежегодно – в населении куропаток нет не участвующих в размножении молодых и “лишних” птиц (Рябицев, Тарасов, 1994), то взрослые самцы (не первогодки), впервые появлявшиеся на контролльном участке, представляют собой группу птиц, сменивших район прошлогоднего гнездования. По терминологии В.К. Рябицева (1993), это “лабильные” в распределении по ареалу особи. Как было показано выше, уровень их пигментированности связан с условиями весны позапрошлого года, и эти самцы, скорее всего, двух- или трехлетки.

У территориально консервативных самцов, гнездящихся на одном месте минимум второй раз подряд, индивидуальные особенности брачного наряда в большей мере зависят от хода текущей весны, что дает основания говорить об определенной подстройке обменных процессов в их организме к условиям данного года. Иными словами, организм таких “консервативных” самцов оказывается способен в какой-то степени подстраиваться под условия среды, а происходящие при этом изменения уровня пигментации оказываются внешним и, вероятно, побочным проявлением данного процесса. Например, в широко известных опытах Н.В. Тимофеева-Ресовского с соавт. (1965) на божьей коровке *Epilachna chrysomelina* было показано значительное модифицирующее влияние температуры, при которой происходит развитие, на окраску жуков: с повышением температуры уменьшается пигментированность рисунка, что проявляется в уменьшении размеров и числа меланиновых пятен в кутикуле. Показательно, что и в нашем случае в годы с ранней, более теплой весной самцы были заметно менее пигментированы, чем в годы с поздней весной.

Пигменты (меланины), как известно, являются конечными продуктами обмена, поэтому любое внешнее воздействие, затрагивающее обменные процессы, влияет и на окраску (рисунок).

У территориально лабильных самцов такой подстройки, вероятно, не происходит, что, возможно, и обуславливает их лабильность. Вполне вероятно, что при изменении условий в районах их прежнего гнездования эти самцы, активно перемещаясь по значительной территории, находят более благоприятные для себя участки в других местах. Интересно отметить, что в опытах на глазчатой божьей коровке *Anatis ocellata* была показана связь двигательной активности молодых жуков и их окраски: жуки, которых заставляли двигаться сразу после отрождения, оказывались пигментированы слабее, чем контрольные (Малоземов, 1987). И в нашем случае “лабильные” самцы – вероятно, более подвижные – были менее пигментированы, чем “консервативные”.

Таким образом, можно говорить о наличии в популяциях белых куропаток разных групп особей: одни легко перемещаются в поисках оптимальных для себя условий, что особенно актуально в нестабильной среде обитания; другие в любых условиях стремятся вернуться на прежнее место, и знание местности намного облегчает им решение конкретных текущих задач, так как они не тратят дополнительное время и энергию на ее освоение (Рябицев, 1993). Наличие полиморфизма по таким поведенческим признакам, как территориальный консерватизм, в популяциях птиц отмечали и ранее (Анорова, 1986; Зимин, 1988; и др.), что в суровом и непредсказуемом климате Субарктики особенно актуально. Как показывают наши результаты, индивидуальные особенности окраски могут быть маркерами подобных адаптивных стратегий поведения.

Следовательно, особенности изменчивости брачного наряда отражают происходящие в популяции процессы изменения ее состава и структуры. Это открывает широкие перспективы для использования признаков окраски в мониторинге природных популяций.

Выражаем благодарность проф. В.К. Рябицеву за идею проследить изменения брачного наряда самцов белой куропатки в течение их жизни, а также А.Г. Васильеву и С.С. Москвитину за ряд ценных замечаний при работе над рукописью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анорова Н.С. Цветовые формы самцов мухоловки-пеструшки, гнездящейся на юге Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. № 4. С. 10–18.
 Анорова Н.С. О внутрипопуляционной изменчивости мухоловки-пеструшки // Орнитология. 1986. Вып. 21. С. 48–57.

- Астауров Б.Л.* Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 360 с.
- Береговой В.Н.* Проблема подвида и популяции полиморфных видов // Журн. общ. биол. 1967. Т. 28. № 1. С. 50–63.
- Ваничева Л.К., Мошкин М.П., Ксенц А.С., Родимцев А.С.* Экологические особенности синантропных популяций сизых голубей (*Columba livia* Gm.) в промышленных центрах Западной Сибири и их использование в целях мониторинга // Сиб. экологич. журн. 1996. № 6. С. 585–596.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н.* Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 2000. 132 с.
- Волчанецкий И.Б.* К изучению географической изменчивости рисунка и окраски оперения птиц // Проблемы эволюции. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1972. С. 198–211.
- Гриньков В.Г.* Условия стабильного поддержания фенотипической структуры популяции на примере изменчивости окраски брачного наряда у самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 24 с.
- Денисов В.П.* Внутривидовая изменчивость пятнистости меха крапчатого суслика (*C. suslicus* Guld.) // Экология. 1989. № 2. С. 80–82.
- Добринский Л.Н.* Опыт анализа изменчивости популяций турухтана (*Phylomachus pugnax* L.) // Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных: Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН. Свердловск, 1969. Вып. 71. С. 85–96.
- Зимин В.Б.* Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1988. 183 с.
- Иванкина Е.В., Ильина Т.А., Керимов А.Б.* Изменчивость брачного наряда и стратегия привлечения самки: оценка пространственной организации рекламного поведения ярких и криптических окрашенных самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Журн. общ. биол. 1995. Т. 56. № 6. С. 762–774.
- Керимов А.Б., Иванкина Е.В., Шишкин В.С.* Неустойчивый половой диморфизм и параметры размножения мухоловки-пеструшки // Орнитология. 1994. Вып. 26. С. 13–27.
- Корякин А.С., Краснов Ю.В., Татаринкова И.П., Шкляревич Ф.И.* О популяционной структуре обыкновенной гаги *Somateria mollissima* на Северо-Западе СССР // Зоол. журн. 1982. Т. 61. № 7. С. 1107–1110.
- Ксенц А.С., Москвитин С.С., Ксенц Г.Н.* Различия в стратегии и тактике кормодобыния в синантропных популяциях сизого голубя (*Columba livia* Gm.) // Экология. 1985. № 6. С. 64–65.
- Ксенц Г.Х., Ксенц А.С., Баранова И.А.* Некоторые эколого-физиологические последствия освоения синантропными сизыми голубями новой стратегии кормодобыния // Экология. 1990. № 4. С. 86–87.
- Лихацкий Ю.П.* Оценка фенетических отношений пространственных группировок у птиц по элементам рисунка рулевых перьев (на примере *Parus major*) // Экология. 1986. № 6. С. 125–131.
- Лихацкий Ю.П.* Опыт фенетического исследования птиц (на примере некоторых воробьиных) // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 132–140.
- Малоземов А.Ю.* К биологии коровки глазчатой *Anatis ocellata* L. (Coleoptera, Coccinellidae) на Среднем Урале // Fauna и экология насекомых Урала. Свердловск, 1987. С. 27–28.
- Москвитин С.С., Гашков С.И.* Фенетическая структура по признаку пятнистой депигментации рулевых перьев большой синицы (*Parus major* L.) южнотаежной популяции Западной Сибири // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков: Итоги и перспективы. Томск, 2000. С. 80–82.
- Москвитин С.С., Ксенц А.С.* О различии основных окрасочных морф синантропных *Columba livia* Gm. по ряду экстерьерных и интерьерных характеристик // Экология. 1982. № 5. С. 72–73.
- Новоженов Ю.И.* Хронографическая изменчивость популяций // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. № 2. С. 171–183.
- Обухова Н.Ю., Креславский А.Г.* Структура скрещиваний в популяциях сизых голубей (*Columba livia* Gm.) // Зоол. журн. 1982. Т. 61. № 3. С. 461–463.
- Обухова Н.Ю., Креславский А.Г.* Изменчивость и наследование окраски у сизых голубей // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 2. С. 233–244.
- Обухова Н.Ю., Креславский А.Г.* Изменчивость окраски в городских популяциях сизых голубей (*Columba livia*): возможные механизмы поддержания полиморфизма // Зоол. журн. 1985. Т. 64. № 11. С. 1685–1693.
- Рябицев В.К.* Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука, 1993. 296 с.
- Рябицев В.К.* Полиморфизм окраски, территориальный консерватизм и постоянство пар у тулеса // Экология. 1998. № 2. С. 127–132.
- Рябицев В.К., Тарасов В.В.* Летняя стайность белых куропаток в условиях повышенного пресса хищников // Экология. 1994. № 1. С. 49–52.
- Серебровский А.С.* Геногеография и генофонд сельскохозяйственных животных СССР // Науч. слово. 1928. № 9. С. 3–22.
- Тарасов В.В.* Популяционная экология белой куропатки на Северном Ямале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 20 с.
- Тарасов В.В.* Территориальный консерватизм у белой куропатки на Северном Ямале // Экология. 2005. № 3. С. 215–221.
- Тарасов В.В., Гилев А.В.* Изменчивость индивидуального брачного наряда у самцов белых куропаток *Lagopus lagopus* // Русский орнитол. журн. 1995. № 4 (1/2). С. 13–17.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Тимофеева-Ресовская Е.А., Циммерман И.К.* Экспериментально-систематический анализ географической изменчивости и формообразования у *Erilacma chrysomelina* F. (Coleoptera, Coccinellidae) // Радиационная генетика и эволюция: Тр. Ин-та биологии УФАН. Свердловск, 1965. Вып. 44. С. 27–63.
- Хохуткин И.М.* Структура изменчивости видов на примере наземных моллюсков. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. 175 с.
- Bergerud A.T., Petters S.S., McGraff R.* Determining sex and age of willow ptarmigan in Newfoundland // J. Wildlife Management. 1963. V. 27. № 4. P. 700–711.
- Scott P.* The wild swans of Slimbridge. Slimbridge: Wildfowl Trust, 1976. 14 p.
- Tarasov V.V.* Mating relations in the Willow Ptarmigan *Lagopus lagopus* in the northern limit of its breeding range // Avian Ecol. Behav. 2003. V. 11. P. 25–34.