

Екологія	Беркут	22	Вип. 2	2013	113 - 121
----------	--------	----	--------	------	-----------

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ В ЗИМНЕМ ПИТАНИИ УШАСТОЙ СОВЫ (*ASIO OTUS*) В КРЫМУ: ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ И ЭПИЗООТОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ

Н.Н. Товпинец, И.Л. Евстафьев

*Крымский республиканский лабораторный центр Госсанэпидслужбы Украины; ул. Набережная, 67, г. Симферополь, 95034, АР Крым, Украина
Crimean Republican Laboratory Center of the National Sanitary and Epidemiological Service of Ukraine; 67, Naberezhnaya st., Simferopol, 95034,
AR Crimea, Ukraine*

✉ Н.Н. Товпинец (N.N. Tovpinets), e-mail: niko_tovp@mail.ru

Small mammals in the winter diet of Long-eared Owl (*Asio otus*) from the Crimea: ecological and epizootological aspects. - N.N. Tovpinets, I.L. Evstaf'ev. - *Berkut*. 22 (2). 2013. - We present results of the long-term research of winter diet of the Long-eared Owl in the Crimea (1983–2012). Characteristics of owl winter ecology are provided with regard to location of wintering sites in various landscape zones. Abundance surveys of wintering birds in 187 localities showed that a single aggregation on average consists of 55–65 owls. Comparison of long-term data from the steppe Crimea and mountain foothills demonstrates significant difference in the mean number of wintering birds per aggregation (60.7 ± 1.1 and 36.7 ± 4.4 respectively; $t = 4.51$; $p = 0.01$). Winter diet of long-eared owls in the Crimea includes 11 species of small mammals and 8 species of birds (primarily, passerines). On average, 2.4 ± 1.0 specimens of small mammals were recorded per one owl pellet, an evidence for favorable foraging conditions for wintering owls during the period of study. 98.9% of winter prey consisted of small rodents and shrews. Proportion of birds made no more 1–2 %. The Social Vole was the dominating rodent species taking 56.8% in the diet. This is an evidence for selective owl hunt on this species. The leading species in circulation of tularemia bacterium in the Crimea are Social Vole, House Mouse and Gray Dwarf Hamster. [Russian].

Key words: ecology, feeding, selectivity, pellet, epizootology, rabbit-fever.

Представлены результаты многолетнего исследования зимнего питания ушастой совы на территории Крыма (1983–2012). Охарактеризованы черты зимней экологии сов в зависимости от размещения зимовок в разных ландшафтных зонах. Учеты численности зимующих птиц в 187 пунктах показали, что одно скопление состоит в среднем из 55–65 сов. Установлено, что в состав зимнего рациона ушастой совы в целом по Крыму входят 11 видов мелких млекопитающих и 8 видов птиц, преимущественно воробьиных. В целом по Крыму в одной погадке зарегистрировано $2,3 \pm 1,0$ экз. мелких млекопитающих, что может свидетельствовать о весьма благоприятных кормовых условиях зимовки сов на протяжении всех лет наблюдения. Среди грызунов преобладает общественная полевка, ее средняя доля в рационе сов составляет 56,8%.

Ключевые слова: экология, питание, избирательность, погадка, эпизоотология, туляремия.

Начало систематического изучения взаимодействия хищных птиц и грызунов на территории бывшей Российской империи было положено еще в конце XIX – начале XX вв. (Сомов, 1897; Житков, Бутурлин, 1906). Но именно метод изучения видового состава и количественного соотношения видов животных путем анализа содержимого погадок был предложен, а затем и широко применен на практике И.Г. Пидопличко (Підоплічко, 1925, 1937, 1963). С середины прошлого столетия его широко используют для изучения питания птиц, совершенствуют, подвергают тщательному анализу и критике (Формозов, 1934, 1981; Фолитарек, 1948; Солецкий, 1961; Галушин, 1982 и др.). Большинство исследователей признает достаточно достоверными результаты анализа погадок при изучении качественного состава пищевых объектов хищников. Данный метод, помимо изучения видового и количественного состава фауны мелких млекопитающих (ММ), что было показано ранее (Шилов, 1959; Анисимов, 1969; Шепель, 1981, 1983, 1992; Демянчик, 1993; Полищук, 1995, 2009; Атамась, Товпинец, 2006 и др.), позволяет выяснить особенности питания птиц-миофагов (Кирык, Черкащенко, 1970; Воронежский, 1974, 1996; Зубков, Мунтяну, 1981; Шохрин, Маяков, 1986; Швец, 2003; Riegert et al., 2009 и др.).

Несмотря на большое число публикаций, посвященных тематике взаимоотношений хищных птиц и грызунов, ряд вопросов до настоящего времени остается открытым. Если связь сообразных с мышевидными грызунами известна еще с XVI в. (Хиревич, 2002), то некоторые механизмы кормодобывания до настоящего времени являются дискуссионными и требуют проведения специальных ис-

следований. Имеются разные точки зрения по поводу избирательности хищника в отношении кормовых объектов, при этом некоторые исследователи вообще отрицают ее существование. В отдельных источниках предполагается существование «внутривидовой специализации» и «географической изменчивости» питания сов. Исследования, проведенные в Средней Сибири, показали: оба этих явления не что иное, как внутривидовые вариации состава и соотношения кормовых объектов, обусловленные различиями экологических условий и животного населения на гнездовых участках сообразных (Хиревич, 2002). Таким образом, следует заметить, что система «хищник – жертва», несмотря на свою «древность», далека от решения, и чем детальнее проводятся исследования, тем больше появляется новых вопросов. Поэтому по-прежнему особый интерес представляют взаимоотношения хищников-миофагов и ММ, изучение которых невозможно без использования достаточно простого, но со значительными возможностями метода анализа погадок (Yalden, 1985; Riegert et al., 2009).

Еще одним неоспоримым преимуществом исследования погадок хищных птиц является возможность использования данного метода для эпизоотологического мониторинга некоторых инфекций, в частности чумы и туляремии (Доброхотов, Мещерякова, 1969, 1980). При этом за очень короткие сроки и при минимальных затратах ресурсов можно охватить значительные территории, тем самым оперативно контролировать эпизоотическую ситуацию по данным инфекциям (Шилов, Варшавский, 1973). Вопросы индикативной роли погадок разных видов хищных птиц в изучении эпизоотической обстановки по

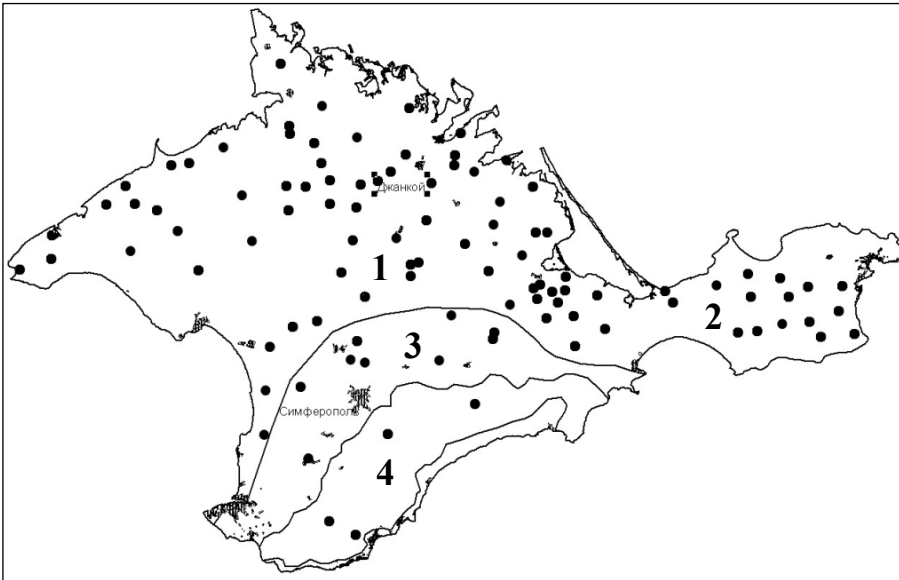


Рис. 1. Основные пункты сбора погадок ушастой совы в местах зимних скоплений в 1983–2012 гг. в Крыму.

1 – Степной Крым; 2 – Керченский п-ов; 3 – предгорья; 4 – горы.

Fig. 1. Main points of collection of pellets of the Long-eared Owl in wintering sites of the Crimea in 1983–2012.

1 – Steppe Crimea; 2 – Kerch peninsula; 3 – foothills; 4 – mountains.

туляремии в Крыму уже рассматривались ранее (Алексеев, и др., 1987). При этом основной упор в этой работе был сделан на эпизоотологическом аспекте. Установлено, что наибольшее значение при изучении эпизоотологической ситуации играют погадки ушастой совы (*Asio otus*).

В настоящем сообщении представлены результаты многолетнего исследования зимнего питания ушастой совы в Крыму, основанного на «погодочном» методе и уточнена роль отдельных видов грызунов и насекомоядных млекопитающих в эпизоотическом процессе на территориях природных очагов туляремии Крыма.

Материал и методика

Материалом для настоящего сообщения послужили данные по видовому определению содержимого погадок ушастой совы и их лабораторного исследования на предмет выявления антигена туляремии, полученные на протяжении 1983–2012 гг.; в 1997–1998 гг. сборы погадок не проводились.

За указанное время было исследовано 12 405 погадок, собранных более чем в 240 точках, но только по 187 пунктам зимовок ушастых сов учтено фактическое число птиц в одном месте, а точки расположения основных, наиболее крупных и постоянных скоплений (62), отображены на рисунке (рис. 1). Сборы погадок проводились зимой и ранней весной (с декабря до первой декады апреля). С одной точки (зимовки) погадки отбирались случайным образом партиями по 50–75 шт. (в среднем – 68).

Особенности питания ушастой совы изучали отдельно для разных ландшафтно-экологических зон (ЛЭЗ): Степного и Горно-предгорного Крыма, Керченского полуострова.

Каждая погадка разбиралась индивидуально, проводилось определение видового состава жертв и далее – лабораторное исследование на предмет выявления антигена туляремии в костях млекопитающих при помощи серологической реакции нейтрализации антител (РНАт).

Первичная база данных по регистрации пунктов сбора погадок и определения видов ММ в них выполнена на основе приложения Microsoft Excel в среде коммерческой версии WindowsXP Home Edition. Все расчеты производились при помощи программы Statistica 6, картографирование – ArcView 3.2a. Определение видов ММ в погадках проводилось при помощи сравнения костных фрагментов черепов и посткраниальных включений с эталонными образцами видов из коллекции авторов. Определение птиц проводилось отчасти по определителю

(Иванов, Штегман, 1978), отчасти по костным эталонам, имеющимся в распоряжении авторов.

Для анализа применялись стандартные методы статистики, вычислялись индексы разнообразия и избирательности жертв и др. (Зубков, 1981; Песенко, 1982; Шепель, 1983; Хиревич, 2002). Достоверность различий в зимнем питании ушастой совы как по разным ЛЭЗ, так и по значимости конкретных видов в спектре питания в каждой зоне, выясняли при помощи t-критерия Стьюдента (Лакин, 1990).

Результаты и обсуждение

Экологический аспект

Особенности зимовок ушастой совы. Ушастая сова на территории Крыма является гнездящимся, зимующим и перелетным видом (Костин, 1983). Различные аспекты ее экологии (распространение, численность на гнездовании, некоторые детали питания и др.) рассмотрены нами ранее (Товпинец, 1998; Товпинец, Евстафьев, 2002, 2005). В этих же работах приведены некоторые сведения о зимовках сов на территории полуострова.

Подробный анализ данных по размещению зимовочных скоплений, полученных в период 1983–2012 гг., позволил более точно выяснить особенности зимовки ушастой совы в зависимости от ландшафтно-экологической зональности Крыма. Он показал, что на территории полуострова совы зимуют главным образом в Равнинном Крыму и Предгорьях, не проникая далее нижней кромки сплошных лесных массивов. Наиболее южные пункты зимовок зарегистрированы нами в Симферопольском районе возле Красных пещер (1996 г. – 75 птиц), в окрестностях с. Фурмановка (1989 – 14), с. Почтовое (2005 – 35) и п.



Таблица 1

Куйбышево (1995 – 25) Бахчисарайского района. И только однажды зимовка сов была обнаружена на плато Ай-Петри (1986 – 26) (рис. 1). В подавляющем числе случаев скопления формируются на хвойных деревьях – соснах, елях, туях (фото). На такую особенность формирования зимовочных скоплений указывает большинство исследователей, изучавших зимнюю экологию и питание ушастых сов на других территориях (Абеленцев, Уманская, 1968; Еремченко, Торопова, 1975; Екимов, 2000; Швец, 2005, 2008; Завьялов и др., 2007; Зайцева, Дребет, 2007; Зайцева, Гнатица, 2009 и др.).

В Крыму большинство таких скоплений отмечено внутри населенных пунктов или возле насосных станций на магистральных оросительных каналах, вдоль железной дороги. В то же время, немало их встречено на ивах вдоль оросительных каналов, степной вишне, сливе и абрикосе в лесополосах вдоль магистральных и второстепенных автодорог. Зимовки сов здесь, как правило, существуют на протяжении нескольких лет подряд, что дает возможность проследить динамику численности птиц в зимовочных группах и изменчивость спектра питания. Также отмечены зимовочные скопления, формирующиеся в зарослях скумпии, терновника в лесополосах, в заброшенных насаждениях тутовника. Они могут формироваться как на протяжении ряда лет, например, зимовки сов возле с. Крымское Сакского района (1999–2004 – 27–54 совы), так и в течение одной зимы – п. Октябрьское (1995 – 11), с. Фонтаны (2005 – 9). В последующем, после деградации древесно-кустарниковой растительности, совы в этих местах не зимуют. Как правило, среднее количество их в таких группах не превышает 10–15 особей.

Появление первых зимовочных скоплений в Крыму отмечается в середине ноября, и уже к концу первой декады декабря они завершают свое формирование, оставаясь на данном месте практически на протяжении всей зимы. По нашему мнению, основу таких скоплений формируют от одной до нескольких пар взрослых птиц с выводками текущего года, гнездившиеся в непосредственной близости от места возникновения зимовки. К таким «ядрам» могут присоединиться совы из числа мигрирующих птиц, в том числе и с материковой части Украины.

Если же условия зимовки каким-либо образом не удовлетворяют сов, то вся группа птиц может перемещаться на более благоприятные для них территории. Одним из авторов было отмечено подобное перемещение около 200 ушастых сов в середине декабря 1981 г. в Ленинском районе (Керченский п-ов). Первоначально данное скопление на протяжении 6 суток наблюдалось на степной вишне в лесополосе возле с. Ленинское. При этом явных признаков беспокойства птицы не испытывали. Начало перелета отмечено в 9³⁰ утра на седьмые сутки наблюдения. Первой стартовала небольшая группа птиц, а за ней лавинообразно поднялась вся стая и, перелетев через шоссе, устремилась на небольшой высоте на юго-восток. Были обследованы места их предположительной дислокации, и через сутки эта группа птиц обнаружили

Динамика численности зимних скоплений ушастой совы в двух ландшафтных зонах Крыма в 1983–2012 гг.
Number dynamics of winter gatherings of the Long-eared Owl in two landscape zones of the Crimea in 1983–2012

Период наблюдений	Степной Крым		Керченский п-ов		t
	M ± se	n	M ± se	n	
1983–1994	58,5 ± 5,4	43	85,1 ± 8,3	16	2,6 ; p < 0,02
1995–2004	55,8 ± 6,8	27	43,4 ± 4,9	11	1,1; p > 0,05
2005–2012	65,0 ± 4,9	68	29,3 ± 4,3	9	2,7 ; p < 0,02

Примечания. M – среднее количество птиц в скоплениях за период наблюдений; se – стандартная ошибка; n – число зимовочных скоплений; жирным шрифтом обозначены достоверные различия.

на удалении 26 км от первоначального места зимовки в небольшом искусственном лесонасаждении южнее с. Вулкановка. Все совы устроились на двух деревьях сливы на юго-восточной окраине лесонасаждений. Повторное обследование (сбор погадок) данного лесонасаждения в первой декаде марта 1982 г. показало, что вся группа сов провела зимний период именно на данном месте.

Анализ многолетней динамики численности ушастых сов на зимовке показал, что в целом наблюдаются различия между Степным Крымом и Керченским п-овом. Особенно заметны они по среднему числу зимующих сов в скоплениях в первую и третью декады наблюдений



Индикатор зимовки ушастой совы. 18.03.2010.
Indicator of wintering of the Long-eared Owl.



Таблица 2

Спектр зимнего питания ушастой совы в различных ландшафтных зонах Крыма в 1983–2012 гг.
Spectrum of winter feeding of the Long-eared Owl in different landscape zones of the Crimea in 1983–2012.

Вид жертвы	Степной Крым, N = 8769		Керченский п-ов, N = 2812		Горно-предгорный Крым, N = 824		Всего по Крыму, N = 12405	
	n	%	n	%	n	%	n	%
<i>Crocidura suaveolens</i>	287	1,4	148	2,2	40	2,0	475	1,6
<i>C. leucodon</i>	6	0,03	90	1,3	7	0,4	103	0,3
<i>Sylvaemus uralensis</i>	204	1,0	–	–	39	2,0	243	0,8
<i>S. witherbyi</i>	1425	6,9	921	13,4	155	7,9	2501	8,5
<i>S. tauricus</i>	–	–	–	–	2	0,1	2	0,01
<i>Mus musculus</i>	4957	24,3	866	12,6	101	5,2	5924	20,3
<i>M. spicilegus</i>	689	3,4	319	4,6	97	4,9	1105	3,8
<i>Cricetulus migratorius</i>	1266	6,2	235	3,4	68	3,5	1743	5,5
<i>Microtus socialis</i>	11029	54,1	4285	62,4	1277	65,4	16597	56,8
<i>M. levis</i>	68	0,3	–	–	–	–	68	0,2
<i>M. obscurus</i>	442	2,2	–	–	165	8,5	607	2,1
Всего млекопитающих	20 373	100	6 864	100	2 153	100	29 188	100
<i>Melanocorypha calandra</i>	1	0,4	3	6,5	–	–	4	1,3
<i>Turdus merula</i>	49	21,5	24	52,2	7	14,9	80	24,9
<i>Fringilla coelebs</i>	29	12,7	4	8,7	16	34,0	49	15,3
<i>Parus major</i>	112	49,1	13	28,3	13	27,7	138	43,0
<i>P. caeruleus</i>	3	1,3	–	–	1	2,1	4	1,3
<i>Passer domesticus</i>	3	1,3	–	–	2	4,3	5	1,3
<i>P. montanus</i>	20	8,8	1	2,2	6	12,8	27	8,4
<i>Emberiza calandra</i>	6	2,6	–	–	2	4,3	8	2,5
Passeriformes sp.	5	2,2	1	2,2	–	–	6	1,9
Всего птиц	228	100	46	100	47	100	321	100
Всего позвоночных	20 601		6 910		2 200		29 509	
ММ/птицы, %	98,9 /1,1		99,3/0,7		97,9/2,1		98,9/1,1	

(табл. 1). При этом в первое десятилетие среднее число птиц в одном скоплении было достоверно выше на Керченском п-ове, а в третье – наоборот, в Степном Крыму. Сведений по Горно-предгорному Крыму недостаточно для подробного анализа, поэтому они включены лишь в общие данные по всем годам наблюдений. Сравнительный анализ показывает, что, несмотря на общую тенденцию снижения численности ушастой совы в Крыму на гнездовании с середины 1980-х гг. (Товпинец, Евстафьев, 2005), обусловленную значительным сокращением пригодных для этого мест, ее численность на зимовках в целом за 30 лет практически не изменилась (табл. 1). На наш взгляд, такая тенденция сохраняется благодаря благоприятным условиям для зимовки в Степном Крыму, обусловленным отсутствием многоснежных зим и наличием достаточного количества мест для устройства зимовочных скоплений, а также устойчивой удовлетворительной кормовой базой в холодный период года.

В то же время на Керченском п-ове деградация лесных насаждений (усыхание и вырубка лесополос, искусственных лесных массивов, в том числе и хвойных) привела к уменьшению числа мест, пригодных как для гнездования, так и для образования зимовочных скоплений. Поэтому на данной территории за этот же период количество зимовок

и число птиц в них, несмотря на наличие удовлетворительной кормовой базы, заметно уменьшилось (табл. 1). Так, при сравнении показателей численности зимующих птиц за первое десятилетие наблюдений с данными за третий период, установлена достоверная разница на высоком уровне ($t = 4,7$ $p < 0,01$). Одним из косвенных подтверждений достоверности такой ситуации на Керченском п-ове может служить ежегодно высокая численность (3–5 экз. на 1 км маршрута) на зимовке мохноногого канюка (*Buteo lagopus*). На данной территории канюк, так же как и ушастая сова, ориентируется на одну и ту же кормовую базу – общественных полевок (*Microtus socialis*), домовых (*Mus musculus*) и курганчиковых (*M. spicilegus*) мышей, но ведет одиночный кочующий образ жизни и использует для присад опоры ЛЭП, любые породы высокоствольных деревьев, не образуя каких либо скоплений.

Максимальные группировки сов в одном зимовочном скоплении (200–250 особей) нами регистрировались на протяжении нескольких лет подряд в двух пунктах: 1,5 км к северо-востоку от с. Дорожное Джанкойского района и в с. Пятихатка Красногвардейского района.

В целом же средние многолетние показатели численности зимующих сов (особей в одном скоплении) на территории Степного Крыма и Керченского п-ова очень



близки: $61,2 \pm 3,2$ и $60,1 \pm 5,9$ соответственно. При этом среднее количество зимовочных скоплений на ежегодно обследованных территориях указанных ЛЭЗ заметно различается – $46,0 \pm 11,9$ в Степном Крыму и $12,0 \pm 2,1$ на Керченском п-ове ($t = 4,7$; $p < 0,01$). Сравнение средних многолетних данных в целом по Равнинному Крыму и Предгорьям показывает, что среднее число зимующих в одном скоплении птиц достоверно различается ($60,6 \pm 1,1$ и $36,6 \pm 4,4$ соответственно; $t = 4,5$; $p < 0,01$). Это, вероятно, можно объяснить как меньшим числом наблюдений в предгорьях с одной стороны, так и менее благоприятными условиями для зимовки сов в этой зоне.

Мелкие млекопитающие в зимнем питании сов. Анализ 12 405 погадок ушастых сов показал, что в их пищевой спектр зимой в Крыму входит 11 видов ММ и 8 видов птиц (табл. 2). При сравнении зимнего питания с рационом в весенне-летний период установлено, что достоверно в летнюю диету включается лишь один вид млекопитающих – южная (=степная) мышовка (*Sicista loriger* (=subtilis)) в степях, и, возможно, малая бурозубка (*Sorex minutus*) – в предгорьях. При этом видовой состав птиц в питании во всех зонах ограничивается всего двумя видами: полевым воробьем (*Passer montanus*) и большой синицей (*Parus major*). Кроме того, случайными видами млекопитающих в летнем спектре питания ушастой совы зарегистрированы рукокрылые (2002 – Керченский п-ов, с. Семисотка – *Eptesicus lobatus*), зайцеобразные (1989 – Советский район, с. Новоселовка – *Lepus europeus*, juv.), хищные (1992 – Джанкойский, с. Перепелкино – *Mustela nivalis*).

Анализ трофических связей ушастой совы в зимний период по разным ЛЭЗ показал определенные различия, как в самом спектре питания, так и в многолетней динамике видового состава рациона.

Как видно из таблицы 2, и в Степном Крыму, и в Предгорьях в рационе ушастой совы отмечено по 10 видов ММ, а на Керченском п-ове только 7. Основное отличие диеты сов из Степного Крыма и Предгорий заключается в том, что в степях полностью отсутствует желтогорлая мышь (*Sylvaemus tauricus*), а в Предгорной зоне – восточно-европейская полевка (*Microtus levis*). Это связано с тем, что желтогорлая мышь заселяет исключительно лесную зону гор, а восточно-европейская полевка – относительно небольшой участок степей северо-западного Крыма.

Именно отсутствием на территории Керченского п-ова желтогорлой и малой лесной (*Sylvaemus uralensis*) мышей, восточно-европейской и алтайской (*Microtus obscurus*) полевок объясняется обедненность фауны ММ, в том числе и в рационе ушастой совы.

В целом по Крыму в одной погадке ушастой совы отмечалось в среднем $2,3 \pm 1,0$ экз. ММ. Эти данные согласуются с результатами, полученными рядом авторов при изучении питания данного вида во время зимовок в других регионах (Солецкий, 1961; Еремченко, Торопова, 1975; Шепель, 1981, 1983, 1992; Золотарев, 1987; Демянич, 1993; Екимов, 2000; Хиревич, 2002; Швец, 2008; Сесере et al., 2013; Dupal, Chernyshov, 2013 и др.). На графике видно, что более 60% погадок содержат 2–3 экз. грызунов и землероек (рис. 2). Это может свидетельствовать о весьма благоприятных кормовых условиях зимовки сов

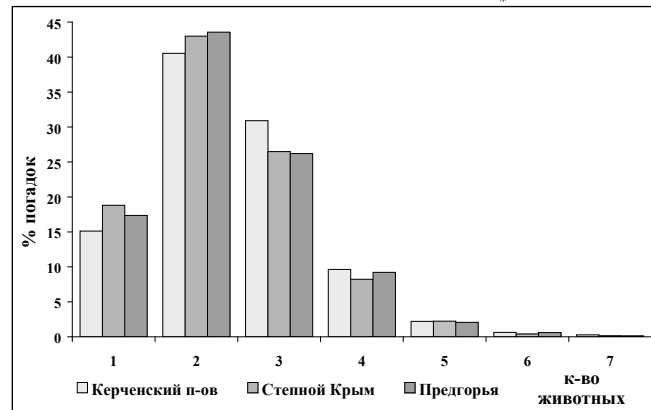


Рис. 2. Распределение погадок ушастой совы с разным количеством животных по ландшафтным зонам Крыма. Fig. 2. Distribution of pellets of the Long-eared Owl in different landscape zones of the Crimea.

на протяжении всех лет наблюдений. Максимальное количество животных в одной погадке зарегистрировано в 1983 г. в зимних сборах из окрестностей с. Чайкино Джанкойского района, когда было выявлено 2 общественных полевки, 3 домашних мыши и 6 малых белозубок (*Crocidura suaveolens*). При этом среди белозубок находились череп и нижние челюсти 1 взрослой особи и 5 экз. молодых животных. Вероятно, были добыты самка и выводок поздне-осеннего размножения 1982 г.

В целом, роль землероек в питании ушастых сов в зимний сезон, так же как и во время гнездования и в послегнездовый период, незначительна. Их совокупная доля в среднем не превышает 2%. В соответствии с реальной численностью видов землероек в различных ЛЭЗ, синхронно изменяется и их участие в питании сов. Так, максимальные значения долей белозубок в спектре питания наблюдается на Керченском п-ове, минимальные – в Степном Крыму (табл. 2).

При анализе рациона сов по разным ЛЭЗ установлено, что различия доли участия степной мыши (*Sylvaemus witherbyi*) в Степном Крыму и на Керченском п-ове достоверны на высоком уровне: 7,0% и 13,4% соответственно ($t = 12,9$; $p < 0,01$). Роль степных мышей в питании сов, зимующих в Предгорьях, близка к таковой для Степного Крыма – различия средних значений долей не достоверны. Такие различия можно объяснить как разной численностью степной мыши, так и своеобразием их биотопической приуроченности в каждой ЛЭЗ. Во же время именно ландшафтно-экологическая неоднородность Степного Крыма определяет различную роль степной мыши в питании сов на территории Присивашья, Тарханкутского п-ова и Центрально-Степной части данной зоны. Так, ее доля в рационе сов в Присивашье достоверно больше, чем на Тарханкутском п-ове (7,3% и 1,9% соответственно; $t = 7,6$; $p < 0,01$). При сравнении долей степной мыши в Присивашье и Центральной Степи, показатели ее участия достоверно выше в погадках с территории последней (8,8%; $t = 3,2$; $p < 0,01$). Малая лесная и желтогорлая мыши в целом хотя и встречаются в рационе ушастой совы, в соответствии с распространением видов на территории



Таблица 3

Основные показатели разнообразия жертв в зимнем питании ушастой совы в разных ландшафтных зонах Крыма
Main parameters of prey diversity in winter feeding of the Long-eared Owl in different landscape zones of the Crimea

Индексы	Ландшафтно-экологические зоны		
	Керченский п-ов	Степной Крым	Горно-предгорный Крым
Taxa_S	7	10	10
Dominance_D	0,43	0,36	0,45
Simpson_1-D	0,57	0,64	0,55
Shannon_H	1,22	1,36	1,29
Evenness_e^H/S	0,48	0,34	0,36
Menhinick	0,09	0,07	0,23
Margalef	0,68	0,91	1,19
Berger-Parker	0,62	0,54	0,65

Примечание: жирным шрифтом отмечены наибольшие значения индексов.

Крыма, их доля в сумме не превышает 1% (табл. 2).

Как следует из таблицы 2, второе место в общем спектре млекопитающих в рационе сов занимает домовая мышь, достигая в среднем 20,0%. Наибольшая роль ее отмечена для Степного Крыма, где доля этой мыши в погядках может достигать в отдельных пунктах зимовок 30–35% (в среднем 24,3%). Как правило, это отмечается в местах зимовок сов в Присивашской зоне с развитым рисосеянием и орошаемым земледелием, и где регистрируются максимальные показатели численности домовых мышей в экзoантропных поселениях в целом по Крыму. Так, ее многолетняя средняя доля (28,5%) в питании сов в Присивашье достоверно отличается от значений в других подзонах: Центральная Степь – 19,6% ($t = 11,1$; $p < 0,01$), Тарханкут – 6,1% ($t = 17,1$; $p < 0,01$).

Курганчиковая мышь занимает в спектре питания сов пятое место (в среднем 3,8%), однако существуют определенные различия в вылове этого вида в разных зонах. Максимальная (4,9%) ее доля регистрируется в Предгорьях, минимальная – в Степном Крыму (3,4%). Различия между

долями участия в Степном Крыму и на Керченском п-ове и в Предгорьях достоверны ($t = 4,1$; $p < 0,01$).

Несмотря на то, что основным вопросом в анализе питания сов является изучение роли ММ, следует также несколько слов сказать о значении птиц и некоторых причинах их появления в рационе хищника. Из таблицы 2 видно, что ушастые совы больше всего добывают больших синиц – 49,1%, далее следуют черный дрозд (*Turdus merula*) – 21,5% и зяблик (*Fringilla coelebs*) – 12,7%. По мнению авторов, специальной охоты на воробьиных птиц совы не устраивают. Преобладание большой синицы среди птиц-жертв связано скорее всего с тем, что синицы размещают свои ночевки в непосредственной близости с дневками сов. Поэтому во время вечернего разлета их по охотничьим участкам и утреннего возвращения на места дневок синицы попадают в пищу отдельных сов чаще, чем другие виды птиц. Средняя доля птиц в питании ушастой совы не превышает 1–2%.

В таблице 3 приведены основные индексы видового разнообразия жертв в рационе ушастой совы в различных ЛЭЗ Крыма. Как видно из значений индекса Шеннона, наибольшее относительное разнообразие жертв зарегистрировано в рационе питания в Степном Крыму, далее следуют показатели Горно-предгорной зоны, а минимальные – на Керченском п-ове. Индексы видового богатства Маргалефа и Менхиника достигают наибольших значений в Горно-предгорном Крыму, подчеркивая наибольшее видовое богатство жертв в питании сов в этой зоне.

Индекс выравненности видов в спектре питания показывает, что наибольшая концентрация доминирования наблюдается на Керченском п-ове (0,49), а в Степи и Предгорьях виды в большей степени распределены равномерно (0,39 и 0,36 соответственно).

В то же время индекс доминирования Бергера-Паркера указывает на наибольшее доминирование одного вида ММ в спектре питания в Предгорьях – общественной полевки, что кроме всего прочего подтверждается самым большим показателем избирательности данного вида в этой зоне – 0,88 (табл. 4). Таким образом, при заметном видовом разнообразии жертв в Предгорьях, ушастая сова во время зимовок максимально ориентируется на общественную полевку – вид, заселяющий наиболее удобные для охоты сов участки – открытые степные выделы и посевы озимых зерновых.

Избирательность питания. При рассмотрении спектра питания ушастой совы в период зимовки вне зависимости от территориального расположения зимо-

Таблица 4

Избирательность добычи основных жертв ушастой совой в разных ландшафтных зонах Крыма
Selectivity of prey of main victims by the Long-eared Owl in different landscape zones of the Crimea

Ландшафтные зоны	<i>Microtus socialis</i>	<i>Mus musculus</i>	<i>Sylvaemus witherbyi</i>	<i>Mus spicilegus</i>	<i>Cricetulus migratorius</i>	<i>Microtus obscurus</i>
Степной Крым	0,71	–0,09	–0,45	0,52	–0,47	–0,04
Керченский п-ов	0,66	0,19	–0,60	–0,03	0,28	–
Горно-предгорный Крым	0,88	0,13	–0,69	0,18	0,54	–0,47
Среднее для сов по Крыму	0,76	0,08	–0,58	0,22	0,12	–0,26



вочных скоплений в Крыму однозначно следует вывод об избирательном отлове общественной полевки (табл. 4). Как видно из данной таблицы, наименьший индекс избирательности (ИИ) отмечается на Керченском п-ове, а наибольший – в Предгорьях. При этом следует подчеркнуть, что ландшафтно-биотопические особенности именно Керченского п-ова в максимальной степени способствуют успешной охоте сов. В то же время, наиболее многочисленного на полуострове вида – степной мыши – они предпочитают избегать (ИИ = -0,60). Такое же «отношение» со стороны ушастой совы к степной мыши проявляется и на территории других ландшафтных зон (табл. 4).

Кажущаяся некоторая нейтральность сов в отношении курганчиковой мыши на Керченском п-ове (ИИ = -0,03) может быть объяснена различиями в суточной активности охотящихся птиц и мышей. Курганчиковые мыши на Керченском п-ове в зимний период в течение суток максимально сосредоточены в зимних сооружениях – курганчиках, что вызвано более суровыми условиями обитания, чем в целом по Степному и Предгорному Крыму, особенно в малоснежные зимы. В двух последних зонах у данного вида мышей поверхностная активность (вне курганчиков) более выражена. Так, добывая их в зимние периоды ловушками в Присивашье и Центральной степи в 1983–1997 гг., мы практически не наблюдали на этой территории зимних построек данного вида. При этом сами грызуны так же регулярно регистрировались в погадках ушастых сов в разных пунктах. И только начиная с середины 1990-х гг. немногочисленные курганчики стали регистрироваться на территории указанных выше подзон. По состоянию на 2012 г. численность курганчиков в Центральной Степи сравнялась с такими же показателями на Керченском п-ове. Причину этого явления мы видим в изменении (увеличении относительных показателей) уровня увлажненности на большей части Степного Крыма за период 1983–2012 гг. и определенное его выравнивание с уровнем увлажненности на Керченском п-ове. Следует подчеркнуть, что при этом качественный и количественный состав растительности (в основном сорной рудеральной), семенная продукция которой служит для формирования «кормовой» прослойки внутри курганчика, в Степи и на Керченском п-ове остается сходным.

Сходное отношение ушастая сова проявляет и к домовым мышам (ИИ = 0,08). В то же время, именно этот вид занимает в зимнем питании ее второе место (табл. 2, рис. 3). Некий элемент повышенной избирательности проявляется на Керченском п-ове, что связано как с общей обедненностью фауны ММ, так и с близостью расположения охотничьих участков сов к населенным пунктам, обитателями которых и являются в массе домовые мыши.

И наоборот, повсеместное «избегание» (ИИ = -0,58) добычи степной мыши – одного из наиболее многочисленных и широко распространенных видов ММ Крыма (доля в уловах колеблется от 35 до 45%), связано именно с несовпадением периодов активной охоты сов и поверхностной активности мышей. Однако даже в этом случае доля вида в рационе сов занимает третье место, колеблясь от 6–7% в Степи и Предгорьях до 13% на Керченском п-ове (табл. 2, рис. 3).

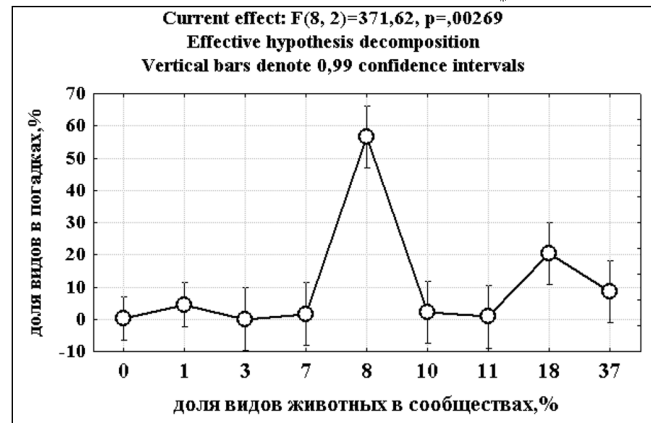


Рис. 3. Общая избирательность питания ушастой совы в Крыму по материалам за 1983–2012 гг.

Fig. 3. General selectivity of feeding of the Long-eared Owl in the Crimea in 1983–2012.

И, наконец, весьма интересным является «отношение» ушастой совы к потреблению серого хомячка (*Cricetulus migratorius*). Как видно из таблицы 2, его доля в питании в среднем составляет 5,5%, занимая четвертое место в рационе. При этом наименьшие показатели ИИ (-0,47), то есть среднего уровня избегание, зарегистрированы в Степном Крыму, где его доля в рационе самая большая – 6,2% (табл. 2). Максимальная избирательность отмечена в Предгорной зоне (ИИ = 0,54). Следует подчеркнуть, что серый хомячок в фауне ММ Крыма весьма немногочислен, его численность и доля в отловах в среднем не превышает 1%. Поэтому повышенный уровень избирательности хомячка в Предгорьях также можно объяснить максимальной концентрацией данного вида в местах, наиболее удобных для охоты сов – остепненных целинных участках и полях озимых зерновых, а также определенным совпадением фаз активности грызуна и хищника.

В целом, анализ избирательности жертв ушастой совой показывает высокий уровень взаимосвязи между экологическими условиями (предъявляемыми требованиями) добывания пищи и экологическим оптимумом обитания доминирующих в рационе видов ММ. Так, самые благоприятные для охоты сов участки в Крыму, каковыми являются открытые целинные выделы и посевы озимых зерновых в фазе кущения, представляют собой и наиболее благоприятные биотопы обитания общественной полевки, серого хомячка. К тому же, именно совпадение максимума поверхностной активности полевки (вечерние и утренние сумерки) с периодом наибольшей охотничьей активности сов еще в большей степени усиливают эффект избирательности.

Эпизоотологический аспект

Вопросы эпизоотологии туляремии, основанные, в том числе и на изучении погадок хищных птиц с территории Крыма, рассматривались ранее (Алексеев и др., 1996). Поскольку в настоящей работе показано, что ушастая сова с высокой степенью достоверности избирательно отлавливает общественную полевку на всей территории Крыма (рис. 3.), то в еще большей степени заслуживают



внимания результаты обнаружения антигена туляремии в костных остатках других видов ММ.

Изучение роли общественной полевки в эпизоотическом процессе по туляремии в разных зонах позволило установить следующее. Средний процент общественной полевки в погадках, содержащих несколько экземпляров ММ и в которых выявлялся антиген, в Степном Крыму достоверно ниже аналогичного показателя на Керченском п-ове: 55,7% и 78,9% соответственно ($t = 7,9$; $p < 0,01$). В то же время, значение этой полевки в циркуляции возбудителя туляремии в Предгорьях сходно со Степным Крымом: 61,9% и 55,7% соответственно ($t = 0,7$; $p < 0,49$). В тех случаях, когда в одной погадке с антигеном содержался 1 экз. ММ, доля ее в таких погадках на Керченском п-ове еще более возрастала, достигая 90,8%, достоверно отличаясь от Степного Крыма – 48,8% ($t = 5,4$; $p < 0,01$). В то же время эти отличия отсутствуют при сравнении погадок с антигеном, содержащих только 1 экз. общественной полевки в Предгорьях и на Керченском п-ове ($t = 1,3$; $p > 0,05$).

Сопоставление 109 погадок ушастой совы с антигеном микроба туляремии, содержащих остатки только 1 зверька, с 2032 погадками без антигена, но с аналогичным количеством животных, позволило установить, что общественных полевок, зараженных туляремией, было 6,6%, домовых мышей – 4,7%, серых хомячков – 4,6%, степных мышей – 1,8%, алтайских полевок – 1,2%.

Следует подчеркнуть, что общественная полевка является высоковосприимчивым и высокочувствительным к туляремии видом, то есть животные массово заражаются возбудителем и массово гибнут. Таким образом, анализируя процент ее в погадках, содержащих антиген туляремии, мы можем говорить о характере протекания эпизоотий – острых и разлитых в случае повышенной доли полевок среди положительных, и вялых локальных – при низком содержании вида в положительных погадках. На характер протекания эпизоотий также указывает титр в реакции РНАт. Если мы получаем большую долю положительных результатов с титром в разведении 1/20–1/40, мы вправе говорить о давно протекавшей эпизоотии. Если же титры высокие – не ниже 1/640–1/1280 и их доля значительна, речь может идти о недавно протекавшей острой эпизоотии туляремии.

В целом, многолетний средний процент погадок, содержащих антиген туляремии в Степном Крыму и Предгорьях сходен: 2,8%, достоверно отличаясь от результатов на Керченском п-ове – 12,9% ($t = 4,4$; $p < 0,01$). При этом за все годы исследования антиген туляремии выявлен в 50,6% обследованных пунктов зимовок сов (сбора погадок) в Степном Крыму и 68,7% – на Керченском п-ове. На этом основании мы считаем, что серологический анализ погадок хищных птиц, в частности ушастой совы, позволяет оценить интенсивность эпизоотий туляремии применительно к различным видам теплокровных носителей.

В целом, процентное соотношение погадок, содержащих антиген туляремийного микроба и 1 экз. общественной полевки в зимний период на территории каждой ЛЭЗ, может свидетельствовать о характере эпизоотийных процессов. Чем выше доля погадок с положительным результатом и высокими титрами, тем более активно про-

текает эпизоотия туляремии в момент питания сов. При этом ведущим видом, характеризующим напряженность эпизоотийного процесса в Крыму, является общественная полевка.

Таким образом, метод исследования погадок хищных птиц, в частности сов, позволяет получать на любом участке территории Украины достоверные данные как по экологии птиц и их жертв – мелких млекопитающих, так и ретроспективные материалы по эпизоотологии туляремии. К тому же, в свете современных требований в области гуманного отношения к животному миру при научно-исследовательских изысканиях, «погадочный» метод дает в руки исследователя вполне современный «щадящий» инструмент и массовый материал.

Выводы

1. Основу питания ушастой совы в зимний период в Крыму составляют мелкие грызуны и землеройки (98,9%), на птиц приходится не более 1–2%.

2. Среди грызунов преобладает общественная полевка, ее средняя доля в рационе по Крыму составляет 56,8%, что свидетельствует об избирательном отлове совой именно этого вида. При этом самый низкий – 0,66 – индекс избирательности зарегистрирован на Керченском п-ове, а самый высокий отмечен для Предгорий – 0,88.

3. На втором месте в списке потребляемых кормов (около 20%) находится домовая мышь, участие которой в рационе снижается от Степного Крыма до Предгорий.

4. Третьим (8,5%) и четвертым (5,5%) видами в питании сов в зимний период являются степная мышь и серый хомячок.

5. В зависимости от доступности жертв спектр питания ушастой совы может быть и однообразным, и достаточно широким.

6. Роль различных видов млекопитающих в эпизоотических процессах, по данным анализа погадок сов, определяется соотношением каждого вида в природных сообществах и их естественным участием в носительстве возбудителя туляремии.

7. Метод исследования погадок хищных птиц, в частности сов, может давать достоверные данные как по экологии птиц и их жертв – мелких млекопитающих, так и ретроспективные материалы по эпизоотологии туляремии.

Благодарности

Авторы благодарны И.В. Загороднюку за идею данной статьи, постоянную поддержку и советы, П.Е. Гольдину за помощь в составлении резюме на английском языке. Мы искренне признательны всем коллегам, в разные годы принимавшим участие в эпизоотологическом обследовании территории Крыма, сборах погадок, наблюдениях зимовок ушастых сов: Т.И. Быковой, А.В. Купше, И.М. Тайкову, В.Е. Кириченко, Н.М. Ковблюку. Вся эта работа была бы невозможна без непосредственного участия водителей санэпидслужбы, обеспечивших зимние поездки по всему Крыму в разные годы, и прежде всего Л.А. Гулакова, В.В. Губко, В.И. Колесникова, за что им отдельная благодарность.



ЛІТЕРАТУРА

- Абеленцев В.И., Уманская А.С. (1968): Зимнее питание ушастой совы в Херсонской области. - Орнитология. М.: МГУ. 9: 331-334.
- Алексеев А.Ф., Чирный В.И., Богатырева Л.М., Товпинец Н.Н. и др. (1996): Особенности эпизоотий туляремии в Крыму. - Журн. микробиол. 6: 28-32.
- Алексеев А.Ф., Чирный В.И., Товпинец Н.Н., Голковский Г.М., Хаджи Л.П. (1987): Роль погадок различных видов хищных птиц при индикации эпизоотий туляремии в Крыму. - Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунобиологии. 8: 112-113.
- Анисимов Е.П. (1969): Факторы, определяющие добычу ушастой совы зимой. - Вopr. экологии и практического значения птиц и млекопитающих Молдавии. Кишинев. 3: 36-40.
- Атамась Н., Товпинец М. (2006): Ссавці в живленні хижих птахів на Луганщині: загальний огляд даних. - Теріофауна сходу України. Луганськ. Праці Теріол. школи. 7: 260-267.
- Воронцовский В.И. (1974): О некоторых особенностях охотничьего поведения ушастых сов. - Мат-лы VI Всесоюз. орнитол. конфер. М. 133-134.
- Воронцовский В.И. (1996): Популяционная экология ушастой совы (*Asio otus*) в антропогенных ландшафтах Центральной России. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 1-24.
- Галушин В.М. (1982): Роль хищных птиц в экосистемах. - Итоги науки и техники. ВИНТИ. Зоол. позвоночных. 11: 1-158.
- Демяничук В.Т. (1993): Возможности и некоторые результаты использования данных питания сов в оценке видового разнообразия мелких млекопитающих. - Охраняемые животные Беларуси. Минск. 3: 38-43.
- Доброхотов Б.П., Мещерякова И.С. (1969): Новый метод выявления эпизоотий туляремии. - Журн. микробиол. 12: 38-43.
- Доброхотов Б.П., Мещерякова И.С. (1980): Выявление эпизоотических территорий и изучение эпизоотий туляремии в различных типах природных очагов этой инфекции путем серологического исследования погадок птиц и помета хищных млекопитающих. - Журн. гигиены, эпидемиол., микробиол., иммунол. 24 (1): 97-103.
- Екимов Е.В. (2000): Ушастая сова (*Asio otus* L.) в естественных и антропогенных ландшафтах Средней Сибири. - Животное население и растительность бореальных лесов и лесостепей Средней Сибири. Красноярск. 38-49.
- Еремченко В.К., Торопова В.И. (1975): О зимнем питании ушастой совы в условиях культурного ландшафта. - Изв. АН Киргиз. ССР. 5: 67-68.
- Житков Б.М., Бутурлин С.А. (1906): Материалы для орнитофауны Симбирской губернии. - Зап. Рус. геогр. об-ва. 41 (2): 1-275.
- Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г. и др. (2007): Птицы севера Нижнего Поволжья. Саратов: СГУ. 3: 1-328.
- Зайцева Г.Ю., Гнатина О.С. (2009): Трофічні зв'язки сови вухатої (*Asio otus* L.) та дрібних гризунів (Rodentia) на території Шацького поозер'я. - Наук. вісн. Волинського нац. ун-ту ім. Лесі Українки. 2: 217-221.
- Зайцева Г.Ю., Дребет М.В. (2007): Роль мікромамілі у трофічному раціоні сови вухатої (*Asio otus* L.) на території Східного Поділля. - Наук. зап. Держ. природозн. музею. Львів. 23: 205-214.
- Золотарев А.А. (1987): Сравнительный анализ питания сов и их распределение по территории. - Орнитология. М.: МГУ. 22: 208-210.
- Зубков Н.И. (1981): Трофические связи сов в биоценозах Молдавии. - Экология птиц и млекопитающих Молдавии. Кишинев. 79-94.
- Зубков Н.И., Мунтяну А.И. (1981): Значение в питании некоторых видов сов Молдавии мышевидных грызунов. - Экология и охрана птиц. Тез. докл. VIII Всесоюз. орнитол. конфер. Кишинев: Штинца. 90.
- Кирык И.Н., Черкашенко Н.И. (1970): Экологическая характеристика ушастой и серой сов Хмельницкой области УССР. - Мат-лы IV научн. конфер. зоологов пед. ин-тов. Горький. 40-43.
- Костин Ю.В. (1983): Птицы Крыма. М.: Наука. 1-240.
- Лакин Г.Ф. (1990): Биометрия. М.: Высш. школа. 1-352.
- Иванов А.И., Штегман Б.К. (1978): Краткий определитель птиц СССР. Л.: Наука. 1-560.
- Песенко Ю.А. (1982): Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 56-58.
- Підоплічко І.Г. (1925): Про погадки. - Бюл. Київського СТАЗРО. 6: 30-50.
- Підоплічко І.Г. (1937): Підсумки досліджень погадок за 1924-1935 pp. - 36. праць Зоол. музею АН УРСР. 19: 102-170.
- Підоплічко І.Г. (1963): Матеріали до вивчення фауни дрібних ссавців погадковим методом. - 36. праць Зоол. музею АН УРСР. 32: 3-38.
- Полищук И.К. (1995): Погадки сов как индикатор изменения фауны мелких млекопитающих Аскания-Нова. - Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных экосистем. М. 233-234.
- Полищук И.К. (2009): Опыт оценки населения мелких млекопитающих Биосферного заповедника «Аскания-Нова» погадочным методом. Аскания-Нова. 1-53.
- Солецкий Г.К. (1961): Некоторые результаты исследования погадок хищных птиц и их применение для фаунистических целей. - Зоол. журн. 40 (1): 84-92.
- Сомов Н.Н. (1897): Орнитологическая фауна Харьковской губернии. Харьков: Тип. А. Дарре. 1-680.
- Товпинец Н.Н. (1998): Экология ушастой совы *Asio otus* в Крыму. - Проблемы формирования экологического мировоззрения. Симферополь. 142-143.
- Товпинец Н.Н., Евстафьев И.Л. (2002): Редкие и охраняемые виды млекопитающих Крыма в питании хищных птиц. - Заповедники Крыма. Биоразнообразие на приоритетных территориях. Симферополь. 151-153.
- Товпинец Н.Н., Евстафьев И.Л. (2005): Ушастая сова *Asio otus* L. в Крыму. - IV Міжнар. наук. конфер. «Фальцфейнівські читання». Херсон. 186-190.
- Фолитарек С.С. (1948): Хищные птицы как фактор естественного отбора в природных популяциях мелких грызунов. - Журн. общ. биол. 1: 47-64.
- Формозов А.Н. (1934): Хищные птицы и грызуны (Некоторые малоизученные вопросы экологии пернатых хищников). - Зоол. журн. 13 (4): 664-698.
- Формозов А.Н. (1981): Хищные птицы и грызуны. - Проблемы экологии и географии животных. М.: Наука. 276-311.
- Хиревич Е.А. (2002): Структурно-функциональный анализ популяции обыкновенной полевки в связи с проблемой избирательности отлова грызунов совами. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь. 1-24.
- Швец О.В. (2003): Применение спектра питания группировки ушастых сов на зимовке в городском парке. - Животные в городе: материалы второй НПК. М. 171-172.
- Швец О.В. (2005): Некоторые особенности экологии ушастой совы в зимний период. - Вестник ТГПУ им. Л.Н. Толстого. Тула. 2: 45-50.
- Швец О.В. (2008): Особенности зимнего питания ушастых сов в урбанизированных ландшафтах Тульской области. - Изуч. и охрана хищных птиц Северной Евразии. Иваново. 347-348.
- Шепель А.И. (1981): Биология хищных птиц и сов в условиях антропогенного ландшафта (Пермской области). - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 1-22.
- Шепель А.И. (1983): Избирательность в питании некоторых дневных хищных птиц и сов в сельскохозяйственных районах Пермской области. - Биол. науки. 3: 36-40.
- Шепель А.И. (1992): Хищные птицы и совы Пермского Прикамья. Иркутск: ИГУ. 1-296.
- Шилов М.Н. (1959): Об определении видовой принадлежности млекопитающих в погадках птиц. - 2-я Всесоюз. орнитол. конфер. Тез. докл. М. 5-6.
- Шилов М.Н., Варшавский С.Н. (1973): Методические указания по изучению питания птиц путем сбора и анализа погадок. - 5-е заседание рабочей группы по проблеме «Исследование продуктивности вида в пределах ареала». Мат-лы засед. Вильнюс. 112-116.
- Шохрин В.П., Маяков А.А. (1986): Воздействие пугальги и ушастой совы на популяцию обыкновенной полевки. - Изучение птиц СССР, их охрана и рац. использование. Тез. докл. 1-го съезда ВОО и IX Всесоюз. орнитол. конфер. Л. 2: 341-342.
- Cecere J.G., Bombino S., Santangeli A. (2013): Winter diet of Long-eared Owl *Asio otus* in a Mediterranean fragmented farmland. - Wilson J. Ornithol. 125 (3): 655-658.
- Dupal T.A., Chernyshov V.M. (2013): Small mammals in the diets of the Long-eared Owl (*Asio otus*) and Short-eared Owl (*A. flammeus*) in the south of Western Siberia. - Rus. J. Ecology. 44: 397-401.
- Riegert J., Lövy M., Fainová D. (2009): Diet composition of Common Kestrels *Falco tinnunculus* and Long-eared Owls *Asio otus* coexisting in an urban environment. - Ornis Fenn. 86: 123-130.
- Yalden D.W. (1985): Dietary separation of owls in the Peak District. - Bird Study. 32 (2): 122-131.