

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ИЗУЧЕНИЯ СОВ

Некоторые тенденции в эволюции расцветки и рисунка оперения Совообразных

Some trends in the evolution of coloration and plumage patterns of owls

А.А. Мосалов¹, Е.А. Коблик²

Mosalov A.A., Koblik E.A.

¹Московский педагогический государственный университет, Москва

²Научно-исследовательский зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова
e-mail: rallus@yandex.ru

Совообразные Strigiformes, наряду с Козодоеобразными Caprimulgiformes, представляют собой наиболее сложные для изучения особенностей окраски оперения группы птиц. Связано это прежде всего с ночным и сумеречным образом жизни, что минимизирует сигнальное значение окраски, а также с криптическими свойствами как расцветки, так и рисунка оперения. Козодои, в этом плане, выглядят даже более предпочтительно. Например, в семействе Козодоевых Caprimulgidae выражен половой диморфизм в окраске, а для токового поведения характерны полёты, что подразумевает визуальные демонстрации. Важную роль в коммуникации сов играют звуковые сигналы, которые некоторые авторы рассматривают как ключевой систематический признак (Hekstra 1982; König 1994 a, b; Heidrich, König, Wink, 1995). Для совообразных характерны размерные различия между самцом и самкой, это в целом типично для хищных птиц. Единственным исключением является полярная, или белая сова *Bubo (Nyctea) scandiacus*, у которой хорошо выражены половые (и возрастные) различия в окраске. Есть мнение, что половые различия есть и в частоте представленности цветовых морф, но этот вопрос требует специального изучения. В целом, окраска оперения сов довольно однообразна и изобилует параллелизмами, широко распространена конвергенция между неродственными группами. Поэтому реконструкция филогенетических отношений среди представителей отряда на основе только морфологических признаков может привести к построениям, которые не отражают реальных родственных связей.

Современная систематика совообразных строится, прежде всего, на основе анализа молекулярно-генетических данных (Wink, Sauer-Gürth, 2021) и постоянно претерпевает изменения. Происходит пере-

смотр объёмов отдельных родов, состава некоторых триб и подсемейств. Часть таксонов были признаны парафелитическими и были предприняты попытки их ревизии (Salter et. al., 2020). Классическим осталось только разделение совообразных на два семейства – Сипуховые Tytonidae и Совиные или Настоящие совы Strigidae (Sibley, Monroe, 1990). В составе Сипуховых традиционно выделяют подсемейства Phodilinae (рогатые сипухи) и Tytoninae (настоящие сипухи).

В структуре Strigidae в последние годы произошли существенные изменения. Так в отдельное подсемейство были выделены Ninoxinae (иглоногие совы), ранее включаемые в Surniinae. Эта клада оказалась базальной к остальным совиным. Из состава центрального рода *Ninox* часть видов перемещают в род домовых сычей *Athene* (*A. granti*, *A. malaitae*, *A. roseoaxillaris*, *A. superciliaris*), а некоторые авторы предлагают выделить их в отдельный род (Hawkins, Safford, Skerrett, 2015). В составе Surniinae остались ястребиные совы (*Surnia*), сычи родов *Athene* и *Aegolius*, сычки родов *Glaucidium*, *Taeniopteryx*, *Micrathene*, *Xenoglaux*. Состав рода *Glaucidium* – предмет дискуссий (<http://jboyd.net/Taxo/taxo1.html>).

Остальных настоящих сов объединяют в подсемейство Striginae, включающее трибы Otini (совки Старого Света), Asionini (ушастые совы и некоторые совки), Megascorini (совки Нового Света), Pulsatricini (очковые совы), Strigini (неясыти) и Bubonini (филины, белая и рыбные совы). По совокупности морфологических признаков, в том числе и по признакам окраски оперения, совки Старого и Нового Света очень близки, ранее их объединяли в род *Otus* в широкой трактовке, а разделение стало возможно только после изучения их митохондриальной ДНК. Трактовки объёма таких родов, как *Strix*, *Bubo* и *Ketupa* претерпевают изменения и активно обсуждаются в специальной литературе (Spiridonova, Surmach, 2018; Wink, Heidrich, 2000; Wink et al. 2009; Salter et al. 2020; Wink, Sauer-Gürth, 2021). В частности, в настоящее время принято рассматривать в составе рода *Strix* южноамериканских неясытей *S. virgata*, *S. nigrolineata*, *S. huhula* и *S. albitarsis*, которых ранее объединяли в род *Ciccaba*.

Из различий окраски оперения на уровне подсемейств и триб совиных, укажем на отсутствие или крайне слабое развитие у Ninoxinae, Surniinae и Pulsatricini в целом характерного для сов струйчатого рисунка. Отметим также, что в семействе сипуховых струйчатый рисунок развит у Tytoninae и не развит у Phodilinae. Возможно, такая усиливающая камуфляж особенность окраски неоднократно и независимо возникла в разных кладах совообразных. В то же время у Ninoxinae и Surniinae лучше, чем у прочих сов развита светлая опятённость и крап по

тёмному фону спинной стороны, включая верх головы. Окраска же очковых сов выглядит наиболее контрастной и яркой для всего отряда, практически без мелких элементов рисунка.

Очень характерная черта почти всех совиных – ряд белых, или светлых пятен на самых латеральных лопаточных перьях, диагональной полосой или пунктиром разделяющих цветовые поля спинной стороны и сложенного крыла. У сипуховых подобного паттерна окраски нет, как и контраста партий оперения перед глазами и клювом с остальной окраской «лица» («усы» и «брови»), типичные для совиных). Соотношение в разных регионах цветовых морф (серой, рыжей, тёмной, промежуточных) у видов совообразных с выраженным морфизмом в окраске в целом соответствует зоогеографическому правилу Глогера.

Нами был предпринят анализ расцветки и рисунка оперения представителей трёх модельных родов, относящихся к семейству Strigidae, распространённых как в Старом, так и в Новом Свете, и включающих наибольшее число видов – *Strix* (20-23 вида), *Bubo* (10-22 вида), *Glaucidium* (до 32 видов). Первые два рода относятся к сестринским кладам Striginae, трактуемым как трибы Strigini и Bubonini, последний обособлен от них на уровне другого подсемейства – Surniinae. Подобную сравнительную работу мы провели ранее для двух родов дневных хищных птиц – *Circus* (луни) и *Buteo* (канюки) из семейства ястребиных Accipitridae (Коблик, Мосалов, 2016)

Для сравниваемых родов совиных, в качестве признаков расцветки, мы рассматривали общую цветность фоновой окраски оперения по градации белая, серая, бурая, рыжая, чёрная, а также присутствие сочетания разноокрашенных паттернов. Под признаками рисунка оперения были приняты формы пестрин, локализованных в разных частях тела – продольные, поперечные, каплевидные и их варианты сочетания. Кроме того, рассматривали особенности окраски лицевого диска.

Неясыти (род *Strix*) представляют собой монофилетическую кладу, центральную в своей трибе. В настоящее время молекулярно-генетические исследования охватывают менее половины представителей рода. Исходя из имеющихся данных, неясыти Старого Света представлены несколькими группами. Длиннохвостая неясыть *S. uralensis* и серая неясыть *S. aluco* являются близкими формами, которые образуют сестринскую группу к африканской неясыти *S. woodfordii*. Малайская *S. leptogrammica* и бородатая *S. nebulosa* неясыти, по данным молекулярно-генетических исследований представляют собой пару родственных видов, которые близки к оманской *S. butleri* и бледной *S. hadorami* неясытям. Клада неясытей Нового Света, таких как полосатая *S. varia*, патагонская *S. rufipes* и пятнистая *S. occidentalis* неясыти, отделилась от

общего ствола неясытей 5-6 миллионов лет назад.

Изучение окраски оперения неясытей в целом позволяет выделить сходные по окраске группы, которые во многом совпадают с данными молекулярно-генетических исследований. Высокой степенью сходства признаков расцветки и рисунка оперения обладают родственные виды группы «серых неясытей», а именно собственно серая, а также мавританская *S. mauritanica* и гималайская *S. niviculum*, которые ранее рассматривались как подвиды. При анализе окраски оперения «серых» неясытей, а также близких к ним видам удаётся вычленить закономерность, которая в целом характерна для многих других групп сов, имеющих широкое распространение. Прежде всего это касается рисунка оперения на брюшной стороне тела. У наиболее северной длиннохвостой неясыти он представлен продольными тёмными пестринами, идущими вдоль стержня. У «серых» неясытей появляется, наряду с продольными пестринами, выраженный поперечный рисунок. У серой морфы собственно серой неясыти поперечный рисунок тонкий, линейчатый, у рыжей морфы, в целом имеющей более южную и западную локализацию, формируются размытые поперечные полосы. У гималайской неясыти эти полосы становятся более чёткими и контрастными. У африканской неясыти полностью исчезают продольные элементы рисунка, и окраска брюшной стороны тела приобретает характерный вид «матроски». Во влажных горных лесах уральская и серая неясыти формируют тёмные морфы (*S. (u.) davidi* и *S. u. fuscescens*, часть *S. a. willkenskii*), нередко со значительной редукцией пестрин.

Сходная тенденция наблюдается и у неясытей Нового Света. У североамериканских видов, таких как пятнистая, полосатая, мексиканская *S. sartorii* и бурая *S. fulvescens* неясыти в окраске партий брюха присутствуют только продольные пестрины. Поперечнополосатый рисунок выражен только на грудных партиях оперения. У пятнистой неясыти рисунок оперения передней части тела представляет собой сочетание как продольных, так и довольно широких поперечных полос. Южноамериканская группа неясытей же является носителем практически исключительно поперечнополосатого рисунка на брюшной стороне тела. К таким видам можно отнести патагонскую, бразильскую *S. hylophila* и чакскую *S. chacoensis* неясытей.

Несколько особняком в этой системе стоит группа центрально- и южноамериканских неясытей, ранее выделяемых в отдельный род *Ciccaba*, хотя и у них тренды изменения рисунка оперения на брюшной стороне тела в целом сходны. У наиболее северного вида группы – крапчатой неясыти *S. virgata*, на брюхе выражены только продольные пест-

рины. Промежуточный рисунок характерен для андской неясыти *S. albitarsis*, которая населяет леса в Западных Андах. Равнинный же вид, приуроченный к влажным тропическим лесам Амазонии – зебровая неясыть *S. huhula*, полностью соответствует своему русскому названию. Особняком в этой группе стоит чёрно-белая неясыть *S. nigrolineata*, ареал которой перекрывается с крапчатой неясытью. При этом передняя сторона тела у неё имеет исключительно поперечнополосатый контрастный чёрно-белый рисунок, а спина, крылья и голова однотонные тёмные.

Довольно неожиданным с точки зрения анализа окраски оперения выглядит сближение малайской и бородатой неясытей. Но и у этой пары видов можно проследить постепенное исчезновение продольных элементов рисунка оперения и их полную замену поперечными у южного вида – малайской неясыти, у которой они приобретают вид тонкого, почти струйчатого, рисунка.

Еще одна тенденция, которая хорошо прослеживается на всей группе неясытей и, которая является общим трендом для большинства групп сов касается расцветки оперения. Она выражается в том, что происходит общая замена серых и серовато-бурых тонов, характерных для северных форм на рыжевато-бурые, рыжие или охристые, которые присущи тропическим формам. Это правило можно проследить, начиная с частоты проявления морфизма у серой неясыти и заканчивая южноазиатскими видами, такими как пагодная *S. seloputo* и манговая *S. ocellata* неясыти, для которых, кстати говоря, тоже характерен поперечнополосатый вариант рисунка брюшных партий оперения. Исключением из правила являются два вида неотропических неясытей, которые в условиях Южной Америки приобрели довольно нетипичную для сов практически монохромную чёрную окраску верха тела

Ревизия рода *Bubo* была предпринята в начале 2000-х годов и привела к включению в него белой совы *Nyctea scandiaca* и рыбного филина *Ketupa blakistoni*. Дальнейший пересмотр состава родов *Bubo* и *Ketupa* привёл к их объединению. Позднее род *Ketupa* был снова восстановлен и в него, кроме традиционных 4 видов, включили 7-9 видов тропических филинов, которых прежде относили к роду *Bubo* (Spiridonova, Surmach, 2018; Salter et al. 2020; Wink, Sauer-Gürth, 2021). Назвать современное состояние представлений о систематике родов *Bubo* и *Ketupa* окончательно сформировавшимся и общепризнанным довольно сложно.

В составе рода *Bubo* в современной трактовке выделяют две линии, которых можно условно назвать филинами Старого и Нового Света. Белая сова принадлежит ко второй группе (Wink, Sauer-Gürth, 2021), к ней же относятся близкие виргинский *B. virginianus* и магелланов *B. magellanicus* филины. Первый населяет практически всю Северную

Америку, а та же имеет обширный ареал за пределами амазонской сельвы в Южной Америке. Магелланов филин населяет Анды и аридные районы на юге Южной Америки, ранее он считался подвидом виргинского. К филинам Старого Света относят собственно филина *B. bubo*, широко распространённого в Палеарктике. На Индийском субконтиненте его замещает бенгальский филин *B. bengalensis*, а в Северной Африке и Аравии – фараонов филин *B. ascalaphus* (ранее эти три вида объединяли). Тропическую Африку населяют африканский или пятнистый *B. africanus*, серый или абиссинский *B. cineracens*, а также капский *B. capensis* филины. В целом, представители рода *Bubo* обладают сходными окрасочными признаками. Для них характерна закономерная смена расцветки оперения в зависимости от природной зональности. Северные тундровые и лесотундровые формы обладают беловатым, кремовым или светло-серым фоном окраски. Формы населяющие лесные ценозы имеют насыщенный рыжевато-бурый фон, а пустынные и саванные формы – светло-пепельный, палевый, желтовато-бурый. Изменение рисунка брюшной стороны тела у филинов Старого Света напоминает тенденции, выявленные при анализе окраски оперения неясытей. У филинов, населяющих Евразию выражены продольные элементы, наряду с тонким поперечным рисунком. У африканских форм рисунок брюшной стороны представлен исключительно поперечными полосами. Филины Нового Света лишены продольных элементов рисунка на брюхе, в этом они в большей степени сходны с африканскими видами. Уникальной, практически белой, окраской обладает полярная сова, которая к тому же лишена и характерных перьевых «ушек», которые являются своеобразной визитной карточкой всех филинов (правомерность отнесения этого вида к *Bubo* дискутируется, хотя паттерны окраски этому не противоречат). Примечательны возрастная динамика и половой диморфизм белой совы, выраженные в степени развитии тёмного поперечного рисунка, вплоть до его полного исчезновения у самцов старших возрастов.

Анализ окраски оперения филинов, ныне помещаемых в род *Ketupa*, не подтверждает единства этого рода. «Типичные» рыбные филины (дальневосточный *K. blakistoni*, бурый *K. zeylonensis*, гималайский *K. flavipes* и малайский *K. ketupu*) демонстрируют явное преобладание продольного рисунка на передней стороне тела и спине, поперечные элементы присутствуют лишь в виде тонкой мелкой «ряби» на брюхе и «крестообразных» расширений на крупных продольных пестринах спинной стороны. По окраске к ним примыкают тёмный *K. coromandus* и филиппинский *K. philippensis* филины (последнего ранее выделяли в монотипический род *Pseudoptynx*). Непальский *K. nipalensis* и пепель-

ный *K. leucostictus* филины демонстрируют своеобразное сочетание поперечных полос и более крупного стреловидного или каплевидного рисунка. Остальные тропические виды (западноафриканский *K. poensis*, узамбарский *K. vosseleri*, суматранский *K. sumatranus*, полосатый *K. shelleyi* и бледный *K. lacteus* филины) демонстрируют явное преобладание поперечнополосатого рисунка по всему корпусу, наиболее крупного и контрастного у полосатого филина и принимающего вид частой, почти струйчатой ряби у бледного филина. В некоторых источниках крупных африканских филинов (бледного и полосатого) предложено выделить в род *Nyctaelus*, а тёмного (Южная Азия) и пепельного (Экваториальная Африка) филинов вернуть в род *Bubo* (<http://jboyd.net/Taxo/taxo1.html>), однако это не очень согласуется с разнонаправленными тенденциями развития рисунка оперения этих видов.

Представления о филогенетических отношениях в трибе Surniinae также подверглись значительному пересмотру и это коснулось, прежде всего, сычиков рода *Glaucidium*. Часть африканских и южноазиатских видов было предложено отнести к родам *Smithiglaux* и *Taenioglaux*. Ряд исследователей предлагал рассматривать их как базальные группы, а собственно *Glaucidium* при такой трактовке становился сестринским по отношению к роду *Surnia* (ястребиная сова) (<http://jboyd.net/Taxo/taxo1.html>). Однако недавние исследования восстанавливают род *Glaucidium* в первоначальном объёме, выводя из него только азиатского ошейникового сычика *Taenioptynx brodiei* и близкие к нему формы в отдельный род (Salter et. al., 2020).

Молекулярно-генетические исследования подтверждают существование двух групп в составе *Glaucidium* – сычики Старого Света и сычики Нового Света (Wink, Sauer-Gürth, 2021). Особняком стоит капский *G. capense* и близкие к нему рифтовый *G. albertinum* и каштановый *G. castaneum* сычики, которые занимают по отношению к остальным видам рода базальное положение (именно их порой выделяют в род *Smithiglaux* или объединяют с *Taenioglaux*). В свою очередь сычики Старого Света разделяются на две чётко обособленные линии. К первой принадлежит собственно воробьиный сычик *G. passerinum*, а также жемчужный *G. perlatum* и красногрудый *G. tephronotum* сычики. Ко второй линии относятся кукушковый *G. cuculoides*, джунглевый *G. radiatum* и близкие к ним яванский *G. castanopterum* и каштановоспинный *G. castanotum* сычики.

Анализ рисунка оперения этих двух групп полностью подтверждает такое разделение. Для линии воробьиного сычика характерно превалирование продольных элементов в окраске брюшной стороны тела.

И если у собственно евразийского воробьиного сычика они представляют тонкие тёмные пестрины, идущие вдоль стержня кроющих брюха, то у более южных видов они становятся более широкими, особенно это ярко выражено у красногрудого сычика. Поперечный рисунок локализован только на грудной партии оперения. На верхней части головы располагаются мелкие светлые пятна, которые относительно равномерно покрывают лоб, темя, затылок и зашеек. На зашееке видны «ложные глаза» – контрастные пятна, представляющие собой округлые или миндалевидные парные чёрные поля, окаймлённые светлыми полосами, имитирующими «брови», «усы» и клюв. Рисунок оперения кроющих спины, лопаточных и верхних кроющих крыла представлен относительно крупными светлыми округлыми предвершинными пятнами. Окраска красногрудого сычика демонстрирует ряд уникальных черт. Среди всех представителей рода *Glaucidium* она наименее пёстрая. Верх тела практически однотонный, тёмно-серый, а крапчатый рисунок на верху головы слабо выражен. У него вообще нет поперечного рисунка, а по бокам брюха и на груди формируются яркие каштаново-охристые однотонные пластроны.

Несмотря на декларируемую обособленность по молекулярно-генетическим данным, к этой же линии «воробьиных» сычиков должен относиться и ошейниковый сычик, гораздо меньше отличающийся от прочих членов группы окраской, чем тот же красногрудый сычик.

Напротив, представители второй линии сычиков демонстрируют превалирование поперечнополосатого рисунка как на оперении брюшной, так и спинной части тела. У кукушкового сычика еще заметны продольные элементы на нижней части брюха, а у джунглевого и низ, и верх тела покрыты поперечным рисунком, включая верх головы, кроющие спины, лопаточные и прочие партии оперения. Интересно, что у этих видов наличие поперечной полосатости сопровождается практически полным отсутствием «ложных глаз» на зашееке. Ранее представителей именно этой группы относительно крупных азиатских «полосатых» сычиков выделяли в самостоятельный род *Taenioglaux*, иногда с включением трёх африканских видов.

На самом деле рисунок оперения капского, каштанового и рифтового сычиков занимает промежуточное положение между двумя линиями сычиков Старого Света. На спинной стороне тела присутствуют частые поперечные полосы, на кроющих крыльях располагаются округлые вершинные пятна, не выражены «ложные глаза». У ряда подвидов капского сычика на лбу темени и затылке развита тонкая светлая поперечная исчерченность, как у «полосатых» сычиков», у других же его подвидов (и двух близких видов) на голове сохраняется рисунок из мелких

округлых пятен, схожий с рисунком у «воробьиных» сычиков.

Но ещё более ярким и «полосатым», чем азиатские виды, является обособленный конголезский сычик *G. sjostedti*. У него рыжая с бурым «тельняшка» идёт от горла до подхвостья, нигде не прерываясь белыми продольными элементами; каштановая однотонная спина контрастирует как с тёмными головой и зашейком, покрытыми мелкой светлой поперечной рябью, так и с тёмными крыльями и хвостом с контрастными белыми полосками.

Окраска сычиков Нового Света (подрод *Phalaenopsis*) демонстрирует, в целом, большее однообразие рисунка оперения. Он напоминает таковой у представителей группы собственно «воробьиных» сычиков Старого Света, но демонстрирует дальнейшую редукцию поперечных элементов на груди и боках тела, вплоть до полного их отсутствия. У всех хорошо выражены «ложные глаза». Американских сычиков также делят на две линии. Первая включает комплекс видов, которых часть систематиков считают одним видом с семью подвидами. Это сычик-гном *G. gnoma*, западный *G. californicum*, калифорнийский *G. hoskinsi*, гватемальский *G. cobanense* и костариканский *G. costaricanum* сычки. Вторая объединяет более южные виды: рыжего *G. brasilianum*, андского *G. jardinii*, амазонского *G. hardyi*, центральноамериканского *G. griseiceps*, южного *G. nana*, крошечного *G. minutissimum*, кубинского *G. siju* сычиков и ряд других. Для ряда видов этой группы характерны тенденции, которые были описаны для западноафриканского красногрудого сычика – минимизация или полное исчезновение крапчатого рисунка на спинной стороне и образование обширных каштановых или рыжевато-охристых пятен по бокам тела. Общая же тенденция изменения расцветки оперения у представителей рода *Glaucidium* сходна с таковой у неясытей. В целом более южные и равнинно-тропические виды обладают более буровато-рыжей окраской, чем северные и горные (но порой имеют и серые морфы).

Анализ расцветки и рисунка оперения модельных родов сов позволяет выявить общие для их представителей тренды. Они касаются прежде всего рисунка на брюшной стороне тела. У более северных видов превалируют продольные элементы, которые южных видов и форм сменяются поперечными. Расцветка оперения, кроме закономерных зональных изменений, демонстрирует тенденцию к замене серых и бурых тонов на охристые, рыжеватые или каштановые. Кроме того, у видов, населяющих дождевые леса выявлено направление на общее потемнение и усиление контрастности окраски и исчезновение рисунка на спинной стороне тела. Последнее может быть связано с высокой влажностью

климата, что приводит к увеличению доли эумеланинов, обеспечивающих большую износостойкость оперения.

Русские названия приведены по https://zmmu.msu.ru/files/publications/Recommended_Russian_Names_Birds.pdf

Литература

- Волков С.В., Коблик Е.А. Птицы Мира: рекомендуемые русские названия видов. https://zmmu.msu.ru/files/publications/Recommended_Russian_Names_Birds.pdf
- Коблик Е.А., Мосалов А.А., 2016. Особенности окраски луней и канюков и внутривидовая систематика этих групп: поиск соответствий // Хищные птицы Сев. Евразии. Проблемы и адаптации в современных условиях.- Ростов н/Д.- С.43-58.
- Hawkins, F., Safford, R. & Skerrett, A. 2015 Birds of Madagascar and the Indian Ocean Islands.- London, UK; Christopher Helm.
- Heidrich P.C., König C. & Wink M. 1995. Bioakustik, Taxonomie und molekulare Systematik amerikanischer Sperlingskauze (Strigidae: *Glaucidium* spp.) // Stuttgarter Beiträge Naturkunde. Ser. A, 534.- P.1-47.
- Hekstra G.P. 1982. Description of twenty-four new subspecies of American *Otus* (Aves, Strigidae) // Bull. Zool. Mus. Amsterdam, 9.- P.49-63.
- König C. 1994a. Lautaufierungen als interspezifische Isolations- mechanismen bei Eulen der Gattung *Otus* (Aves: Strigidae) aus dem sudlichen Sudamerika // Beitr. Naturkunde. Ser. A.
- König C. 1994b. Biological patterns in owl taxonomy, with emphasis on bioacoustical studies on neotropical pygmy (*Glaucidium*) and screech owls (*Otus*) // Raptor conservation today.- Pica Press.- P. 1-19.
- Salter JF, Oliveros CH, Hosner PA, Manthey JD, Robbins MB, Moyle RG, Brumfield RT, Faircloth BC. 2020 Extensive paraphyly in the typical owl family (Strigidae) // Auk, 137.- P.1–15.
- Sibley Ch.G., Monroe B.L. jr., 1990. Distribution and Taxonomy of Birds of the World. - New Haven-London.- P. i-xxiv; 1111 p.
- Spiridonova L.N., Surmach S.G., 2018. Whole mitochondrial genome of Blakiston's Fish Owl *Bubo* (*Ketupa*) *blakistoni* suggests its redescription in the genus *Ketupa* // Russ. J. Genet., Vol. 54. - P. 369–373,
- Wink M., El-Sayed A-A., Sauer-Gurth H., Gonzalez J., 2009. Molecular phylogeny of owls (Strigiformes) inferred from DNA sequences of the mitochondrial cytochrome band the nuclear RAG-1 gene // Ardea, Vol. 97(4). - P. 581–591.
- Wink M., Heidrich P., 2000. Molecular systematics of owls (Strigiformes) based on DNA-sequences of the mitochondrial cytochrome b gene // Raptors at Risk: Proceedings of the V World Conference on Birds of Prey and Owls. - London. - P. 819–828.
- Wink M., Sauer-Gürth H., 2021. Molecular taxonomy and systematics of owls (Strigiformes) - an update // Airo, Vol. 29. - P. 487-500.
-