



УДК 598.279.252:599.323.4: 591.13

ДО ВИВЧЕННЯ ПРОБЛЕМИ ВИБІРКОВОСТІ ЖИВЛЕННЯ СОВ (STRIGIFORMES)

С. В. Заїка

*Національний науково-природничий музей НАН України
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ 01601, Україна
e-mail: zaika_sv@ukr.net*

На сьогодні існує велика кількість публікацій щодо вивчення трофічних зв'язків сов, проте детальні дослідження вибірковості живлення проводяться украй рідко. Разом із цим, спроби визначити характер вибірковості живлення сов, їхнього впливу на структуру угруповань видів-жертв, внутрішньопопуляційну структуру окремого виду-жертви, еволюційної ролі сов дотепер не дали задовільних результатів. Результати досліджень різних авторів часто прямо протилежні один одному або просто незалежні: ні не доповнюють, ні не спростовують їх. Хоча практично всі роботи – як експериментальні, так і проведені у польових умовах, виявляють залежність складу кормових спектрів сов від особливостей поведінки самих хижаків і, не меншою мірою, від поведінки видів-жертв. Така ситуація пов'язана з тим, що вибірковість живлення сприймається дослідниками як невід'ємна характеристика виду, а тому часто не виправдовує сподівань. Плануючи майбутні дослідження, вибірковість живлення сов необхідно сприймати як явище, факт, незалежно від причин, що його викликали. Це дозволить зосередити увагу на аналізі самих причин, тобто певних обставин, які призводять до нерівномірного вилову жертв із природи хижаком. Дослідження цих обставин, факторів, проведені у контексті проблеми вибірковості живлення сов, доцільно проводити як у конкретних умовах, так і у масштабі цілих природних зон і районів, що дасть змогу глибше вивчити взаємини у системі „хижак-жертва”.

Ключові слова: сови, вибірковість живлення, міжвидова вибірковість, внутрішньопопуляційна вибірковість.

ВСТУП

У системі досліджень трофічних зв'язків аналіз вибірковості живлення займає центральне місце після визначення кормових спектрів. Проте, якщо визначення спектрів живлення у методичному сенсі завдання нескладне, то аналіз вибірковості – вже зовсім інша справа.

Визначення самого поняття вибірковості живлення у цій роботі прийнято за В. М. Галушиним [5] із незначною поправкою: це вилов хижакком окремих видів (або особин) жертв у іншій пропорції, ніж вони представлені у біоценозі (або популяції) *незалежно від причин цього явища* (курсив наш. — С. З.). Тобто, чи сова свідомо ігнорує (або обирає) одні види жертв, чи не помічає через особливості поведінки

(як своєї так і жертви) – незалежно від цього будемо говорити про вибірковість хижацтва. Вибірковість живлення завжди аналізується на двох рівнях. Міжвидова вибірковість живлення означає вибірковість щодо різних видів жертв, у той час як внутрішньопопуляційна вибірковість — щодо окремих особин чи структурно-функціональних груп у популяції жертви одного виду.

Міжвидова вибірковість живлення сов

Загалом для того, щоб охарактеризувати вибірковість живлення сов є два основні підходи. Перший дає змогу поглянути на явище вибіркової з точки зору самого хижака, інший – з точки зору дослідника. Дослідження вибіркової живлення з позицій першого підходу реалізуються за рахунок проведення спеціальних експериментів з утримання сов у вольєрних умовах і спостереження за їхнім живленням. Наприклад, цікаві дані отримані в ході експерименту, де сові вухатій (*Asio otus*) після попереднього дресування пропонували замість білих мишей клаптики білого паперу [11]. Відзначено, що сова здійснювала напади на паперові муляжі як у супроводі звукової сигналізації, що імітувала звуки рухів тварин, так і без неї. Хоча, якщо серед паперових муляжів виявлялася справжня миша, то сова завжди обирала її.

Таким чином, було експериментально доведено, що сови проявляють ознаки як вибіркової, так і невибіркової у живленні, причому вибірковість тим більша, чим сприятливіші умови складаються на момент полювання (наявність „справжньої” жертви) і зменшується при погіршенні цих умов (наявність лише паперових муляжів у вищезазначеному експерименті). При цьому хижаки у природі більшість часу, ймовірно, перебувають у напівголодному стані [14], через що пасивна вибірковість (залежно від доступності корму) має переважати над активною (залежно від свідомого вибору хижака).

Не менш цікаві результати отримав також і Ю. М. Смірін (1974) при вольєрному утриманні сови вухатої. У ході експерименту виявилось, що сова найчастіше здобувала тих гризунів, які були незнайомі з територією вольєра і, таким чином, довше перебували у небезпечній (відкритій) зоні. Ті ж гризуни, що були добре знайомі з вольєром, користувалися доріжками і займали постійні укриття, мали найменші шанси потрапити в лапи хижака. При цьому ні приналежність до того чи іншого виду (одночасно у вольєрі перебували нориці та миші), ні внутрішньопопуляційна структура окремого виду не мали значення. Лише особливості поведінки жертви, а саме довше перебування у відкритих ділянках вольєра, незнання „шляхів відступу” тощо визначали результат полювання сови [17].

Саме етологічна природа будь-якої вибіркової живлення найчастіше визнається як основоположна: характер вибіркової живлення сов зумовлюється етологічними особливостями жертв – помітністю і доступністю для хижака [12]. Справді, у спектрах живлення сови вухатої основну частку становлять сірі полівки [46], проте, залежно від конкретних умов, що складаються на момент полювання хижака і впливають на поведінку видів-жертв, домінувати можуть будь-які інші жертви: мишка лучна (*Micromys minutus*) [47], миша хатня (*Mus musculus*) [34], пацюк (*Rattus norvegicus*) [50] або птахи [44], тобто здобич, яка є найбільш численною і доступною.

Отже, міжвидова вибірковість живлення сов повністю залежить від особливостей поведінки виду-жертви. Однак сама поведінка виду-жертви зумовлена тими чи іншими факторами навколишнього середовища, в якому перебуває жертва. З'ясування того, яким чином різні фактори впливають на особливості поведінки жертв,

зумовлюючи різний ступінь ризику (імовірність бути виловленим) до хижацтва з боку сов, базується на іншому підході, що розглядається нижче.

Такий підхід, тобто погляд на проблему вибірковості хижацтва сов з точки зору дослідника, заснований на теорії оптимального живлення (optimal foraging theory), в якій ідеться про те, що хижак обиратиме найбільш вигідних жертв з-поміж доступних у даному місцезнаходженні. При цьому ширина спектра живлення хижака зростатиме зі зменшенням чисельності (щільності) основного корму. В цей час хижак повинен переключатися на споживання альтернативних жертв і/або відкочовувати до іншого місцезнаходження.

Як показують численні дослідження, випадки переключення живлення різних видів сов з одного виду корму на інший у природі трапляються постійно [1, 16, 21, 23, 27, 37, 38, 49, 58, 61]. Так, аналізуючи багаторічну динаміку живлення сови вухатої протягом сезону розмноження у західній частині Фінляндії, E. Korpimäki доходить висновку, що живлення хижака добре відповідає передбаченому теорією оптимального живлення [42].

Серед факторів навколишнього середовища на доступність різних видів кормів для сов найочевиднішими виступають погодні умови, адже загальновідомо, що дрібні ссавці вкрай чутливі (звичайно різною мірою) до будь-яких змін температури і вологості довкілля.

Наприклад, розглянемо відоме явище впливу погодних умов на спектр живлення хижака. Спеціальне дослідження впливу погоди на зимове живлення сови вухатої, проведене в умовах Північної Італії [52], показало, що погодні умови (дощ і температура) до певної міри впливають на живлення хижака. Загалом, зі зростанням кількості опадів і зниженням температури сови стають більш виразними генералістами. Подібні результати для теренів Молдови наводить Є. П. Анісімов, аналізуючи вибірковість живлення зимівельного скупчення сов вухатих у околицях м. Кишинів [2]. Зокрема, автор відзначає, що підвищення вологості повітря зміщує добовий ритм активності сірої полівки (*Microtus* sp.) і не впливає на активність лісових мишаків (*Sylvaemus* sp.), через що доступність різних видів-жертв для сов стає неоднаковою. Фактично для хижака разом із доступністю змінюється і вигідність різних видів-жертв, у результаті чого, як і передбачає теорія оптимального живлення, сова переключається на інший вид-жертву, що найбільш доступний (=вигідний) на даний момент часу.

Те саме справедливо і для території України, хоча замість дощу взимку тут випадає сніг, і це відображається на спектрі живлення сов вухатих. Наприклад, І. К. Поліщук показав, що встановлення стійкого снігового покриву на території біосферного заповідника „Асканія-Нова” змушує сов вухатих переключати трофічне навантаження з одних видів-жертв на інші. Лише у періоди сніготанення співвідношення видів у пелетках було близьким до природного [15]. Зокрема, білозубка мала (*Crocifura suaveolens*), звичайний нечисленний вид для степової зони України за даними обліків пастками [7], у пелетках сов із „Асканії-Нова” траплялася у більшій кількості саме у періоди сніготанення [15]. Подібне явище відзначено і нами, хоча спеціальних спостережень за погодою ми не проводили. У 2005–2006 рр. частка *C. suaveolens* у пелетках сови вухатої, зібраних на території заповідника „Хомутовський степ” (Донецчина), сягала 10%, позаяк у 2006–2007 та 2007–2008 рр. вона не перевищувала 0,5% [60]. Взагалі такі „дивні” спалахи частки землерийок у живленні сов відзначаються, імовірно, повсюди [42, 43].

Також цікаві результати отримані під час дослідження живлення трьох видів сов: сови печерної (*Athene cunicularia*), сови болотяної (*Asio flammeus*) і сипухи

(*Tyto alba*) у відкритих ландшафтах Аргентини. З-поміж двох видів роду *Stenomys* (підземні гризуни, що часто з'являються на поверхні ґрунту) сови виловлювали більше особин меншого за розмірами виду *C. talarum* за рахунок відсутності у живленні сов дорослих особин *C. australis* вагою понад 200 г [57]. Така ситуація, на думку авторів, обумовлена розмірами тварин. Хоча очевидно, що самі розміри тварин не критичні для сов: і *A. cunicularia* (дрібніший вид), і *A. flammeus* (крупніший вид) виловлювали однакову кількість крупнішого виду-жертви *C. australis*. Можна припустити, що дорослі особини *C. australis* проводили менше часу на поверхні ґрунту і швидше рухалися, що давало їм змогу уникати нападів сов.

Іншою найбільш дослідженою закономірністю є залежність кормових спектрів сов від особливостей рослинності або, що часто рівнозначно, біотопів, що переважають у місцях полювання сов. Наприклад, співвідношення полівок і мишей у живленні сови вухатої в умовах центральної Польщі закономірно змінювалося на користь полівок зі збільшенням частки постійних пасовищ (permanent grasslands) у біотопах навколо місць полювання сов [51]. У таких біотопах полівки найчисленніші.

Подібні результати отримані для іншого виду сов – сипухи в сільськогосподарських районах центральної Греції. Зокрема, було виявлено, що спектри живлення сипухи змінювалися протягом року й у різних локалітетах (віддалених один від одного на незначну відстань) унаслідок змін у доступності жертв, на що найбільше впливали особливості ведення сільського господарства: збір урожаю, розорювання, кількість полів у місцезнаходженні тощо [28]. Така ж закономірність відзначена і для різних природних зон України, де представленість сірих полівок (*Microtus* sp.) у спектрах живлення сови вухатої змінюється залежно від відносної чисельності видів-жертв і добре відповідає відомим зонам шкідливості полівок [9].

Практично до таких саме висновків прийшли під час дослідження живлення сипухи в Ізраїлі: різниця у кормових спектрах залежала від відносної кількості видів-жертв у кожному місцезнаходженні, зокрема, кількість птахів у живленні сов була більшою у селищах, ніж на полях, відповідно до кількості видів-жертв птахів, що розмножуються у селищах [31]. Дослідження живлення сипухи у Південній Сирії теж виявили помітні відмінності в кормових спектрах хижаків у різних місцезнаходженнях залежно від переважаючого типу біотопів, характерних для окремих видів-жертв сови [53].

У цьому контексті цікаво згадати про те, що зв'язок між типом біотопів, населенням дрібних ссавців і місцями полювання хижаків настільки міцний, що запровадження біотехнічних заходів щодо розбудови екокомпенсаційних територій у зоні надмірного сільськогосподарського виробництва Швейцарії дало позитивні результати у збільшенні кількості боривітрів звичайних (*Falco tinnunculus*) та сов вухатих, які були приваблені доступністю на цих нових територіях їхнього основного корму — полівок [25]. Більше того, як захід, спрямований на зростання чисельності сов на певній території, пропонується збільшувати кількість біотопів, характерних для деяких гризунів, що домінують у живленні сов. Наприклад, задля нівелювання щорічних змін чисельності мексиканської плямистої сови (*Strix occidentalis lucida*) у горах Сакраменто пропонується збільшити чисельність мексиканського пацюка (*Neotoma mexicana*) шляхом експериментальних маніпуляцій зі середньовіковими змішаними хвойними лісами: рівномірне розміщення чагарникової рослинності має підвищити захисні властивості біотопу для пацюків [59].

Насамкінець необхідно зазначити, що інформацію щодо трофічних зв'язків сов дедалі частіше пропонується залучати для ведення довготривалого моніторингу

популяцій дрібних ссавців і навіть кажанів [26, 45], хоча і з певними застереженнями [16, 54]. Ці факти свідчать, що міжвидова вибірковість живлення сов дедалі частіше розглядається не як невід’ємна властивість виду, а скоріше як результат певного збігу обставин, визначивши головні з яких, можна глибше з’ясувати складні взаємовідносини хижаків з їхніми жертвами.

Внутрішньопопуляційна вибірковість живлення сов

Вибіркове вилучення хижаків із популяції жертви певних структурно-функціональних груп чи просто окремих особин, що в силу природного поліморфізму можуть відрізнятися за ступенем пристосованості, може призводити до змін генетичної структури популяції жертви. Якщо такі зміни будуть систематично повторюватися, то хижацтво з боку сов може ставати фактором природного добору і впливати, таким чином, на мікроеволюційний процес видів-жертв [22]. Усе це зумовлює велику актуальність дослідження вибірковості хижацтва на внутрішньопопуляційному рівні.

Підсумовуючи всю доступну на той час літературу, В. М. Галушин доходить висновку, що внутрішньопопуляційна вибірковість живлення хижих птахів і сов чіткіше простежується стосовно різних вікових, а не статевих груп дрібних ссавців [5]. При цьому в живленні хижаків найчастіше переважають молоді особини, самці або дорослі вагітні самки — залежно від відносної чисельності й загальної активності. Відзначено також, що хижі птахи, зокрема сови, виловлюють у непропорційно більших кількостях хворих, аномально забарвлених, дефектних особин, тварин із незвичною поведінкою тощо, тобто таких, що найбільше відхиляються від норми за відповідною ознакою у популяції. Усе це підтверджує відому думку про стабілізуючий ефект хижацтва хижих птахів щодо популяції дрібних ссавців [5].

Більшість сучасних досліджень вибірковості живлення сов вирізняються ширшим охопленням, більшою деталізацією та досконалішою статистичною обробкою матеріалу. Проте основні висновки сучасних робіт загалом підтверджують результати попередніх досліджень.

Наприклад, дослідження вибірковості живлення сича волохатого (*Aegolius funereus*) у західній Фінляндії показали, що сови вибірково виловлювали дрібніших особин у популяціях чотирьох видів-жертв [41]. На думку авторів, молоді особини більше часу проводять у відкритих, не захищених густою рослинністю місцезнаходженнях унаслідок інтерференції з боку дорослих доміантних індивідуумів. Оскільки в таких місцях ризик хижацтва сов для дрібних ссавців більший, соціальний статус особин обумовлює вибірковість хижацтва сов.

Соціальний статус і, як наслідок, прями сутички з доміантними особинами на поверхні ґрунту визначають вразливість до хижацтва сов для багатьох видів гризунів навіть тих, що ведуть підземний спосіб життя, але часто трапляються на поверхні, зокрема, при розселенні. Так, молоді самці туко-туко (*C. talarum*) частіше виловлювалися двома видами сов (*Athene cunicularia* і *Asio flammeus*) у відкритих біотопах Аргентини через те, що ці особини витіснялися дорослими самцями із зайнятих ділянок, через що змушені були більше часу проводити на поверхні ґрунту в пошуках незайнятих ділянок [40].

А у системі „сипуха – миша хатня” через ті ж причини (витіснення молодих особин доміантними у не захищених густою рослинністю місцезнаходження) більшого ризику хижацтва сов зазнавали молоді самиці мишей [32]. Подібне явище відзначено у результаті дослідження вибірковості живлення пугача магелланового (*Bubo magellanicus*) в Аргентині. Сови найчастіше вибірково виловлювали дрібніших

особин із популяції чотирьох видів-жертв, проте самців і самиць здобували невібірково [55]. Як і у вищезазначених роботах, причина вибіркового вилову молодих особин дрібних ссавців полягала у тому, що вони частіше, порівняно з крупнішими представниками своїх видів, використовували відкриті біотопи, де ризик хижацтва сов найбільший. Особливості поведінки молодих особин нічниці великої (*Myotis myotis*), а саме концентрація навколо місцезнаходження колонії, де проходять тренування навичок польоту, загальний брак досвіду і більша помітність для хижака призводять до вибіркового вилучення сипухою саме цих особин із популяції кажанів на території Чехії та Словаччини [48].

Цікаві дані отримані у ході експериментального дослідження вибіркості живлення сипухи. У контрольованих умовах експерименту сови вибірково виловлювали середні вагові класи кожного із запропонованих чотирьох видів-жертв, причому крупні особини споживалися тільки частково (сови з'їдали голову), а маленькі та середні – цілими [56]. Це, на думку авторів, відповідає оптимізації енергозатрат і вигод хижака. Справді, у природі трапляються випадки поїдання совами лише голови жертви [4]. Імовірно, в умовах достатку поживи сови споживають тільки найцінніші частини жертв (передусім голову), максималізуючи таким чином баланс енергозатрат на полювання і вигод, отриманих від поїдання здобичі.

Розглядаючи залежність ступеня ризику хижацтва сов для дрібних ссавців залежно від їхніх розмірів, цікаво відзначити, що на таку залежність може впливати розмір жертви щодо розмірів хижака. Наприклад, на теренах Північної Америки пугач американський (*Bubo virginianus*), зі середньою масою 1505 г, виловлював особин усіх вікових класів гоферів (*Thomomys talpoides*) випадково, незалежно від сезону, у той час як сова вухата зі середньою масою 245 г вибірково виловлювала тварин дрібніших вікових класів (середня вага гоферів у живленні сови вухатої становила 41 г проти 67,9 г у пугача), а проміжна за розмірами сипуха (437 г) виловлювала гоферів зі середнього класу масою 63,3 г [39]. Імовірно, сова вухата випадково атакувала особин усіх розмірно-вікових класів гоферів, але успішними виявилися тільки атаки на дрібніших жертв: найбільший екземпляр гофера у живленні цієї сови становив 50% маси тіла хижака.

На теренах Північної Іспанії пугач (*Bubo bubo*) вибірково виловлював молодих кроликів (*Oryctolagus cuniculus*) масою до 500 г улітку і восени, а взимку здобував достовірно більше доросліших жертв (масою від 500 до 1000 г), що пояснюється зменшенням кількості молодих особин виду-жертви узимку, оскільки пугачу легше здобувати дрібніших жертв [33].

Схожі дані отримано при порівнянні живлення двох видів сов на південному сході Бразилії. На одній території у раціоні сипухи переважали дрібніші та молодші особини мишей (*Calomys tener*), тоді як печерні сови здобували переважно більших і старших особин виду-жертви [29]. На думку авторів, такі відмінності у внутрішньопопуляційній вибіркості живлення сов викликані різницею у тактиках полювання обох видів: якщо сипуха при полюванні використовує пошуковий політ, то печерна сова полює з присади.

Очевидно, що таке пояснення не може задовольнити вирішення цього питання повною мірою, особливо порівняно з іншими даними, результати яких прямо протилежні отриманим у цитованій вище роботі. Так, наше дослідження порівняння внутрішньопопуляційної вибіркості живлення сови вухатої та сича хатнього (*Athene noctua*) на одній території (неопубл. дані) показало, що сич виловлював дрібніших і молодших особин полівки лучної (*Microtus levis*) та хом'ячка сірого (*Cricetulus*

migratorius). Схожість нашого дослідження з таким із Бразилії проявляється не лише у використанні двох подібних у пропорційному відношенні видів сов, а й у загальній диспропорції матеріалів, використаних для аналізу: 171 екз. жертв у живленні *A. otus* і 16 екз. від *A. noctua* — у нашому дослідженні, та 1577 екз. жертв *T. alba* і 49 екз. жертв *A. cunicularia* відповідно — у роботі колег із Бразилії.

Таким чином, діаметрально протилежні результати двох досліджень можна пояснити недостатньою кількістю матеріалу, взятого для аналізу. На підтвердження такого висновку можна навести дані аналізу вибірковості живлення щодо розмірних груп мишей (*Phyllotis darwini*) двох видів сов — сипухи (287 екз. жертв) і американського пугача (353 екз. жертв) у Північно-Центральному Чилі: статистично значимих відмінностей у цьому дослідженні не виявлено [30].

Окремо слід розглянути дослідження вибірковості живлення сов, які проведені з залученням новітніх методів фенетики, що дають змогу виявляти біологічне різноманіття на внутрішньопопуляційному рівні [3, 24]. У таких дослідженнях найчастіше використовується феномен флуктуючої асиметрії, як міри нестабільності індивідуального розвитку тварини [10]. При цьому за нульову гіпотезу приймається таке твердження: якщо у популяції виду-жертви окремі особини відрізняються за ступенем флуктуючої асиметрії, від чого можуть залежати особливості фізіології та поведінки тварин, то особини з більшим рівнем асиметричності будуть зазнавати більшого ризику хижацтва, зокрема з боку сов.

Детальну експериментальну роботу, спрямовану на перевірку такої гіпотези нещодавно провели російські вчені [13, 18, 20]. Було виявлено, що сова вухата вибірково виловлює групу більш асиметричних особин звичайних полівок (*Microtus arvalis*) порівняно з контрольними виловками за допомогою пасток у місцях полювання сов. Дослідження особливостей поведінки таких асиметричних полівок, проведене методом тесту типу „відкритого поля”, допомогли встановити деякі особливості поведінки цих полівок. Зокрема, асиметричніші особини звичайних полівок характеризувалися більшою полохливістю при появі моделі сови, відсутністю прагнення покинути відкритий простір і спонтанними стрибками, що, на думку авторів, може значно підвищувати ймовірність тварин бути поміченими і вилвленими совою [19].

Звичайно, відзначені особливості поведінки асиметричних особин полівок відокремлюють їх від інших „нормальних” для популяції, але чи впливає це на ризик хижацтва з боку сов, необхідно перевірити експериментально. Адже відомо, що, наприклад, сипуха, готуючись до атаки, скоріше відгадує майбутній напрямок руху жертви, ніж відстежує його [35]. Тому спонтанні стрибки асиметричних полівок, поряд із тим, що видають присутність жертви, можуть у останню мить врятувати їхнє життя.

Усе ж явище вибіркового вилучення совами асиметричніших особин з популяції виду-жертви відзначається не тільки для сови вухатої та полівок. Так, дослідження живлення сови сірої (*Strix aluco*), проведене у лісах Північної Італії, показало, що сови вибірково виловлювали особин мишака лісового (*Sylvemus sylvaticus*), маркованих асиметричністю фенів неметричних ознак скелету нижніх кінцівок [36]. На думку авторів, це може бути викликане тим, що асиметричніші особини мишаків виробляють більше шуму під час руху або тим, що вони повільніше бігають, а їхні можливості до стрибків і втечі ослаблені. Більше того, загальний рівень флуктуючої асиметрії як показник стабільності індивідуального розвитку може говорити про те, що асиметричніші особини мишаків більш вразливі до дії факторів навколишнього середовища і одночасно низькоякісні для генофонду популяції. Вибірково виловлюючи таких асиметричних особин, сови проявляють стабілізуючий еволюційний ефект на популяцію лісових мишаків [36].

У цій же роботі відзначається цікава деталь: сови сірі невибірково полювали на розмірно-вікові класи лісових мишаків. Із розглянутих вище матеріалів ми знаємо, що сови найчастіше виловлюють дрібніших молодих особин із популяції виду-жертви. Ймовірно, така оцінка вибіркової суб'єктивна. Проведені масштабні дослідження вибіркової живлення сов особинами різних розмірно-вікових класів виду-жертви на великому фактичному матеріалі (тисячі зразків) показують відсутність вибіркової живлення.

Наприклад, дослідження вибіркової живлення сови вухатої та сови довгохвостої (*Strix uralensis*) особинами різних розмірно-вікових груп полівки вузькочерепної (*M. gregalis*), проведене в умовах Середнього Сибіру, показало, що співвідношення вікових груп полівок у живленні сов відповідало природному складу популяції жертви відповідно до сезону [6]. Це справедливо і для *A. otus* та полівки гуртової (*M. socialis*) на території біосферного заповідника «Асканія-Нова». Порівнюючи співвідношення вікових груп полівок у природі й у живленні сови, І. К. Поліщук доходить висновку, що характер живлення сов не відповідає принципу вибіркової [16]. Наші дослідження внутрішньопопуляційної вибіркової живлення сови вухатої в умовах південного сходу України підтвердили результати, представлені у вищенаведених роботах [8].

Таким чином, характер внутрішньопопуляційної вибіркової живлення сов виявляється подібним для різних видів жертв і полягає у тому, що сови виловлюють різні розмірно-вікові групи виду-жертви залежно від їхньої відносної чисельності.

ВИСНОВКИ

Проблема вибіркової живлення традиційно залишається актуальним напрямом досліджень трофічних зв'язків сов протягом останніх 50–60 років. Наразі не існує єдиної думки ні щодо причин, ні щодо наслідків вибіркової живлення сов як на міжвидовому, так і на внутрішньопопуляційному рівнях. На нашу думку, це пов'язано зі системою поглядів на проблему вибіркової, яка передається із більш ранніх робіт до сучасних. Справа в тому, що вибірковість живлення розглядається як невід'ємна характеристика поведінки виду-хижака. З таких позицій виявляється абсолютно неможливим віднайти закономірності, які би об'єднали численні дослідження, що часто діаметрально розходяться у своїх результатах. Це породжує усе нові й нові статті, головними висновками яких є підтвердження або спростування раніше висунутих тверджень, а не розкриття закономірностей взаємин у системі „хижак-жертва”.

У майбутньому необхідно планувати дослідження з вивчення вибіркової живлення сов, спираючись на ідею, що вибірковість найчастіше є результатом певного збігу обставин, тобто результат полювання хижака напряму залежить від особливостей поведінки як самого хижака, так і його жертв. Визначення цих обставин, з одного боку, для конкретних умов, для конкретного набору видів-хижаків і видів-жертв, а з іншого – для великих територій (природних зон і районів), дасть змогу глибше з'ясувати взаємини хижаків і жертв.

1. *Анисимов Е.П.* Материалы по летнему питанию серой неясыти в Молдавии. **Вопросы экологии и практического значения птиц и млекопитающих Молдавии.** Кишинев, 1969. Вып. 3: С. 30–35.
2. *Анисимов Е.П.* Факторы, определяющие добычу ушастой совы зимой. **Вопросы экологии и практического значения птиц и млекопитающих Молдавии.** Кишинев, 1969. Вып. 3: С. 35–39.

3. *Васильев А.Г.* Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции. **Фенетика природных популяций**. М.: Наука, 1988. С. 158–169.
4. *Ветров В.В., Кондратенко А.В.* Особенности питания филина (*Bubo bubo* L.) в Луганской области (Восточная Украина). **Вестник зоологии**, 2002; 36(6): 31–38.
5. *Галушин В.М.* Роль хищных птиц в экосистемах. **Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. зоол. позв.** М., 1982. 11: Роль птиц в экосистемах. С. 158–237.
6. *Екимов Е.В.* Эллиминация ушастой совой и длиннохвостой неясытью особей узкочерепной полевки из разных половозрастных групп. **Вестник КрасГАУ**, 2010; 11: 77–82.
7. *Загороднюк І.* Ссавці східних областей України: склад та історичні зміни фауни. Теріофауна сходу України. Луганськ, 2006. С. 216–259. (**Праці Теріологічної Школи. Вип. 7**).
8. *Зайка С.В.* Вибірковість живлення сови вухатої (*Asio otus*: Strigiformes) щодо вікових груп полівки звичайної (*Microtus*: Rodentia). **Біологічні студії/Studia Biologica**, 2012; 6(1): 125–134.
9. *Зайка С.В.* Трофічні зв'язки сови вухатої (*Asio otus*: Strigiformes) на території південного сходу України. **Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.**, 2012; 59: 191–200.
10. *Захаров В.М.* Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.
11. *Ильичев В.Д., Черный А.Г.* Характеристики слуховой системы и некоторые характеристики пространственного слуха ушастой совы. **Адаптивные механизмы акустической организации**. М.: МГУ, 1973. С. 67–140.
12. *Кищинский А.А.* О некоторых следствиях „сопряженной эволюции” специализированных хищников и видов служащих им основной добычей. **V Всесоюзн. орнитол. конф. „Орнитология в СССР”**. Материалы конф. Ашхабад, 1969. 2: 293–296.
13. *Нельзина Ю.Е., Хиревич Е.А.* Фенетические особенности обыкновенных полевков, добываемых ушастой совой в Пермской области. **Материалы IV конф. по хищным птицам Северной Евразии** (Пенза, 1–3 февраля 2003 г.). Пенза, 2003. С. 75–77.
14. *Петрусенко А.А.* Качественно-количественное разнообразие трофических связей позвоночных в наземных экосистемах. Препр. Ин-т зоол. Киев, 1990. 59 с.
15. *Полищук И.К.* Влияние снежного покрова на рацион Ушастой совы (*Asio otus* (L.)) в биосферном заповеднике Аскания-Нова. **Новітні дослідження соколоподібних та сов: Матеріали III Міжнар. наук. конф. „Хижі птахи України”** (м. Кривий Ріг, 24–25 жовтня 2008 р.). Кривий Ріг, 2008. С. 312–318.
16. *Полищук И.К.* Опыт оценки населения мелких млекопитающих Биосферного заповедника „Аскания-Нова” погадочным методом. Аскания-Нова: **Биосферный заповедник «Аскания-Нова»**, 2009. 54 с.
17. *Смирин Ю.М.* О влиянии деятельности хищных птиц (сов) на поведение и взаимоотношения лесных мышей и рыжих полёвок. **Межвуз. науч. сборник «Физиологическая и популяционная экология животных»**. Саратов, 1980; 6(8): 46–50.
18. *Хиревич Е.А.* Структурно-функциональный анализ популяции обыкновенной полевки в связи с проблемой избирательности отлова грызунов совами: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Пермь, 2002. 221 с.
19. *Хиревич Е.А., Васильев А.Г., Шепель А.И.* Экспериментальная оценка поведенческих реакций разных демографических групп обыкновенных полевков в тесте типа „открытое поле”. **Биота горных территорий. Материалы конф. молодых ученых** (15–19 апреля 2002 г. ИЭРиЖ УрО РАН). Екатеринбург: Академкнига, 2002. С. 261–269.
20. *Хиревич Е.А., Шепель А.И., Васильев А.Г.* Избирательность ушастой совой особей определенных фенотипов в популяции обыкновенной полевки. **Материалы IV конф. по хищным птицам Северной Евразии** (Пенза, 1–3 февраля 2003 г.). Пенза, 2003. С. 97–99.
21. *Шариков А.В.* Сравнительная экология совообразных в антропогенных ландшафтах Европейской России: автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.16. М.: МПГУ, 2004. С. 17.
22. *Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.

23. Швец О.В. Особенности зимнего питания ушастых сов в урбанизированных ландшафтах Тульской области. Изучение и охрана хищных птиц Северной Евразии: **Материалы V Междунар. конф. по хищным птицам Северной Евразии** (Иваново, 4–7 февраля 2008). Иваново, 2008. С. 347–349.
24. Яблоков А. В., Ларина Н. И. **Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций**: учеб. пособие для студ. вузов. М.: Высш. шк., 1985. 159 с.
25. Aschwanden J., Birrer S., Jenni L. Are ecological compensation areas attractive hunting sites for common kestrels (*Falco tinnunculus*) and long-eared owls (*Asio otus*)? **J. Ornithol.**, 2005; 146: 279–286.
26. Balčiauskienė L. Analysis of tawny owl (*Strix aluco*) food remains as a tool for long-term monitoring of small mammals. **Acta Zoologica Lituanica**, 2005; 15(2): 85–89.
27. Blache S. La Chevêche (*Athene noctua*) en zone d'agriculture intensive (plaine de Valence; Drôme): habitat, alimentation, reproduction. **Diplôme de l'École Pratique des Hautes Etudes**, 2005. 105 p.
28. Bontzorlos V., Peris S., Vlachos Ch., Bakaloudis D. The diet of Barn owl in the agricultural landscapes of central Greece. **Folia Zool.**, 2005; 54(1–2): 99–110.
29. Bueno A., Motta-Junior J. Small mammal prey selection by two owl species in southeastern Brazil. **J. Raptor Res.**, 2008; 42(4): 248–255.
30. Castro S., Jaksic F. Great horned and Barn owls prey differentially according to the age/size of a rodent in northcentral Chile. **J. Raptor Res.**, 1995; 29(4): 245–249.
31. Charter M., Izhaki I., Meyrom K. et al. Diets of Barn owls differ in the same agricultural region. **The Wilson Journal of Ornithology**, 2009; 121(2): 378–383.
32. Dickman C.R., Predavec M., Lynam A.J. Differential predation of size and sex classes of mice by the Barn owl, *Tyto alba*. **Oikos**, 1991; 62(1): 67–76.
33. Donazar J., Ceballos O. Selective predation by Eagle owls *Bubo bubo* on rabbits *Oryctolagus cuniculus*: age and sex preferences. **Ornis Scandinavica**, 1989; 20: 117–122.
34. Escala C., Alonso D., Mazuelas D. et al. Winter diet of Long-eared owls *Asio otus* in the Ebro valley (NE Iberia). **Revista Catalana d'Ornitologia**, 2009; 25: 49–53.
35. Fux M., Eilam D. How barn owls (*Tyto alba*) visually follow moving voles (*Microtus socialis*) before attacking them. **Physiology & Behavior**, 2009; 98: 359–366.
36. Galeotti P., Sacchi R., Vicario V. Fluctuating asymmetry in body traits increases predation risks: tawny owl selection against asymmetric woodmice. **Evolutionary Ecology**, 2005; 19: 405–418.
37. Goszczyński J. comparative analysis of food of owls in agroecosystems. **Ekologia polska**, 1981; 29(3): 431–439.
38. Henrioux F. Ecologie d'une population de Hiboux moyen-ducs *Asio otus* en zone d'agriculture intensive. **Ph.D. dissertation**, Université de Neuchâtel, Switzerland, 1999. 119 p.
39. Janes S., Barss J. Predation by three owl species on northern pocket gophers of different body mass. **Oecologia (Berlin)**, 1985; 67: 76–81.
40. Kittlein M., Vassallo A., Busch C. Differential predation upon sex and age classes of tuco-tucos (*Ctenomys talarum*, Rodentia: Octodontidae) by owls. **Mamm. Biol.**, 2001; 66: 281–289.
41. Koivunen V., Korpimäki E., Hakkarainen H. Differential avian predation on sex and size classes of small mammals: doomed surplus or dominant individuals? **Ann. Zool. Fennici**, 1996; 33: 293–301.
42. Korpimäki E. Diet composition, prey choice and breeding success of Long-eared Owls: effects of multiannual fluctuations in food abundance. **Can. J. Zool.**, 1992; 70: 2373–2381.
43. Korpimäki E., Norrdahl K. Avian and mammalian predators of shrews in Europe: regional differences, between-year and seasonal variation, and mortality due to predation. **Ann. Zool. Fennici**, 1989; 26: 389–400.
44. Kropil R. K potravnej špecializácii myšiarky ušatej (*Asio otus*) na vrabca domového (*Passer domesticus*) počas zimy. **Tichodroma**, 1990; 3: 173–176.
45. Lesiński G., Gryz J., Kowalski M. Does the diet of an opportunistic raptor, the tawny owl *Strix aluco*, reflect long-term changes in bat abundance? A test in central Poland. **Folia Zool.**, 2008; 57(3): 258–263.

46. *Marti C.D.* A review of prey selection by the Long-eared Owl. **Condor**, 1976; 78: 331–336.
47. *Monney M., Mulhauser B., Vaidie F.* Long-eared owl diet. International ringing camp in Romania. **Annual Report**, 2007; 24–26. (<http://ebookbrowse.com>).
48. *Petrželková K., Obuch J., Zukal J.* Does the barn owl (*Tyto alba*) selectively predate individual great mouse-eared bats (*Myotis myotis*)? **Lynx (Praha)**, n. s., 2004; 35: 123–132.
49. *Petty S.J.* Diet of tawny owls (*Strix aluco*) in relation to field vole (*Microtus agrestis*) abundance in a conifer forest in northern England. **J. Zool**, 1999; 248(4): 451–465.
50. *Pirovano A., Rubolini D., Brambilla S., Ferrari N.* Winter diet of urban roosting Long-eared owls *Asio otus* in Northern Italy: the importance of the Brown rat *Rattus norvegicus*. **Bird Study**, 2000; 47: 242–244.
51. *Romanowski J., Zmihorski M.* Effect of season, weather and habitat on diet variation of a feeding-specialist: a case study of the long-eared owl, *Asio otus* in Central Poland. **Folia Zool**, 2008. 57(4): 411–419.
52. *Rubolini D., Pirovano A., Borghi S.* Influence of seasonality, temperature and rainfall on the winter diet of the long-eared owl, *Asio otus*. **Folia Zool**, 2003; 52(1): 67–76.
53. *Shehab A.* Food of the Barn owl *Tyto alba* in Southern Syria. **Acta Zoologica Cracoviensia**, 2005; 48(1–2): 35–42.
54. *St-Laurent M-H., Ferron J.* Testing the reliability of pellet counts as an estimator of small rodent relative abundance in mature boreal forest. **Journal of Negative Results (Ecology&Evolutionary Biology)**, 2008; 5: 14–22.
55. *Trejo A., Guthmann N.* Owl selection on size and sex classes of rodents: activity and microhabitat use of prey. **Journal of Mammalogy**, 2003; 84(2): 652–658.
56. *Vanitha V., Kanakasabai R.* Prey selection by the Barn Owl *Tyto alba* (Scopoli, 1769) in captivity. **Journal of Threatened Taxa**, 2009; 1(7): 361–365.
57. *Vassallo A., Kittlein J., Busch C.* Owl Predation on two sympatric species of *Tuco-tucos* (Rodentia: Octodontidae). **Journal of Mammalogy**, 1994; 75(3): 725–732.
58. *Velarde E., Avila-Flores R., Medellin R.* Endemic and introduced vertebrates in the diet of the Barn owl (*Tyto alba*) on two islands in the gulf of California, Mexico. **The Southwestern Naturalist**, 2007; 52(2): 284–290.
59. *Ward J.P.* **Ecological responses by mexican spotted owls to environmental variation in the sacramento mountains**. New Mexico, Department of Biology Colorado State University, 2001. 410 p.
60. *Zaika S.* Small mammals community in the South-East of Ukraine: analysis of Long-eared Owl (*Asio otus*) pellets. **Biodiversity and role of animals in ecosystems. „Zoocenosis – 2009”: Proceedings of the V Intern. Conference**. Dnipropetrovsk: Dnipropetrovsk Univ. Press, 2009. P. 332–334.
61. *Zárybnická M.* Activity patters of male Tengmalm's owls, *Aegolius funereus* under varying food conditions. **Folia Zool**, 2009; 58(1): 104–112.

TO THE PROBLEM OF OWLS' (STRIGIFORMES) DIET SELECTIVITY

S. V. Zaika

*National Museum of Natural History, NAS of Ukraine, 15, Bohdan Khmelnytsky, Kyiv 01601, Ukraine
e-mail: zaika_sv@ukr.net*

A large body of literature covers the trophic connections of owls nowadays, but detailed studies of the diet selectivity are rather rare. Any attempt to determine the character of owls' diet selectivity, its influence on prey-species assemblages structure, intrapopulational structure of separate prey-species, and evolutionary role of owls does not get to a satisfactory conclusion. The results of different researchers are often strait opposite: neither complement, nor deny them. Almost all papers, either experimental or proceed in the field, reveal the dependence of owls' diet spectrum on the behavior fea-

tures of predators of their own and, in a not less degree, on the prey-species's behavior. Such a situation is related to investigators' perception the owls' diet selectivity as a permanent feature of given species. Future studies must be planned on the basis of perception the owls' diet selectivity as a phenomenon, a fact not dependent on reasons which caused it. It will allow them to focus on reasons, i.e. some circumstances which caused unevenly prey elimination from nature by the predator. Investigation of these circumstances and factors yielded in context of owls' diet selectivity, is rational to conduct under certain circumstances and in entirely natural zones scale. That will allow investigating the relationships in „predator-prey” system in more detail.

Keywords: owls, diet selectivity, interspecies selectivity, intrapopulational selectivity.

КИЗУЧЕНИЮ ПРОБЛЕМЫ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТИ ПИТАНИЯ СОВ (STRIGIFORMES)

С. В. Заїка

*Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев 01601, Украина
e-mail: zaika_sv@ukr.net*

Сегодня существует большое количество публикаций, посвященных изучению трофических связей сов, но детальные исследования избирательности питания проводятся крайне редко. Вместе с тем, попытки определить характер избирательности питания сов, их влияния на структуру сообществ видов-жертв, внутривидовую структуру отдельного вида-жертвы, эволюционную роль сов к настоящему моменту не привели к удовлетворительным результатам. Результаты исследований различных авторов часто прямо противоположны друг другу, либо просто независимы: не дополняют и не отрицают их. Хотя практически все работы как экспериментальные, так и проведенные в полевых условиях, выявляют зависимость состава кормовых спектров сов от особенностей поведения самих хищников и, не в меньшей степени, от поведения видов-жертв. Такая ситуация связана с тем, что избирательность питания воспринимается исследователями как неотъемлемая характеристика вида, а потому часто не оправдывает возложенных надежд. Планируя будущие исследования, избирательность питания сов необходимо воспринимать как явление, факт, независимо от причин, которые его вызвали. Это позволит сосредоточить внимание на анализе самих причин, то есть неких обстоятельств, которые приводят к неравномерному изъятию жертв из природы хищником. Исследования этих обстоятельств, факторов, проведенные в контексте проблемы избирательности питания сов, целесообразно проводить как для конкретных местонахождений, так и для целых природных зон и районов, что позволит более глубоко изучить взаимоотношения в системе „хищник-жертва”.

Ключевые слова: совы, избирательность питания, межвидовая избирательность, внутривидовая избирательность.

Одержано: 13.08.2012