Raptor Research

ИЗУЧЕНИЕ ПЕРНАТЫХ ХИЩНИКОВ

The Ecology of the Ural Owl at South-Western Border of Its Distribution (Slovenia)

ЭКОЛОГИЯ ДЛИННОХВОСТОЙ НЕЯСЫТИ НА ЮГО-ЗАПАДНОЙ ГРАНИЦЕ СВОЕГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ (СЛОВЕНИЯ)

Vrezec A. (National Institute of Biology; Slovenian Museum of Natural History, Ljubljana, Slovenia)

Врежек А. (Национальный институт биологии, Словенский музей естественной истории, Любляна, Словения)

Contact:

Al Vrezec
National Institute of
Biology
Večna pot 111
SI-1000, Ljubljana
Slovenia
al.vrezec@nib.si

Резюме

В Словении длиннохвостая неясыть (*Strix uralensis*) находится на юго-западной границе своего распространения и принадлежит к южному подвиду *Strix uralensis macroura*. Тёмная окраска характерна для этого подвида – совы с такой окраской составляют от 5 до 15 % населения. Размер гнездовой популяции длиннохвостой неясыти в Словении оценивается в 400–700 пар. Плотность распределения гнездовых территорий колеблется в пределах от 0,9 до 13,4 территорий на 10 км², а самая высокая плотность наблюдается в горных лесах на юге Динарского нагорья. В лесах с доминирующими лиственными деревьями, плотность распределения гнездящихся пар значительно выше, чем в лесах с высокой долей хвойных деревьев. Длиннохвостая неясыть размножается в диапазоне между 150 и 1600 м над уровнем моря. Большая часть гнёзд найдена в естественных условиях – в дуплах или полудуплах (56 %) и на пнях (20 %). Гнездовые ящики в Словении занимают реже – в них найдено 29 % гнёзд. По крайней мере, в горных районах размножение начинается довольно поздно, в период с 15 марта по 21 июня. Средний размер кладки составляет 3,3±1,0 яйца в гнезде. Около 80 % всех гнёзд успешно – из них вылетает по крайней мере один молодой. Рацион длиннохвостых неясытей значительно различается между периодом размножения и негнездовым периодом в связи с сезонностью наличия добычи. Согласно биомассе наиболее важной добычей в период размножения неясытей являются мыши (Muridae), полёвки (Arvicolidae) и европейский крот (*Talpa europaea*), но в негнездовой период преобладают полёвки и сони (Gliridae). Соня-полчок (*Glis glis*), кажется, имеет очень важную роль в период после размножения. В качестве крупного лесного хищника, гнездящиеся длиннохвостые неясыти формируют сообщество лесных пернатых хищников за счёт вытеснения видов среднего размерного класса, таких как серая неясыть (*Strix aluco*), что позволяет более мелким совам, например мохноногом сычу (Aegolius funereus) успешно осваивать горные леса на более низких высотах в пределах своего ареала. Тем не менее, эта модель не является общей для всего ареала длиннохвостой неясыти, поскольку экология и морфология неясыти и других видов сов могут быть весьма различны в других регионах, поэтому необходимы экологические исследования из разных частей ареала длиннохвостой неясыти.

Ключевые слова: совы, длиннохвостая неясыть, *Strix uralensis macroura*, Юго-Восточная Европа, Словения, меланизм, экология, гнездовая биология.

Поступила в редакцию 22.02.2016 г. **Принята к публикации** 06.03.2016 г.

Abstract

In Slovenia the Ural Owl (*Strix uralensis*) is on its south-western limit of distribution and belongs to the southern subspecies *Strix uralensis macroura*. Dark coloured owls are characteristic for this subspecies and represent between 5 to 15 % of the population. Slovenian breeding population size is estimated at 400 to 700 pairs. The densities of territories ranges between 0.9 to 13.4 territories per 10 km², and the highest are reached in mountain forests of southern Dinaric region. In the forests with dominant deciduous trees, e.g. Beech (*Fagus sylvatica*) and Pedunculate Oak (*Quercus robur*), the breeding densities are significantly higher than in the forests with higher proportion of coniferous trees, e.g. Norway Spruce (*Picea abies*). The species does not select specific altitude and throughout Slovenia it occurs between 150 and 1600 m a.s.l. The most of the nest found at natural nest-sites were in tree holes or semi-holes (56 %) and at the tree stumps (20 %). Nest boxes were occupied less frequently in Slovenia with occupancy rate of 29 %. At least in mountain regions breeding begins quite late, between 15 March to 21 June. Average clutch size is 3.3±1.0 eggs per nest. About 80 % of all nests are successful raising at least one young. The diet shifts significantly between breeding and non-breeding period due to the seasonality in prey availability. According to the biomass the most important prey in breeding period are mice (Muridae), voles (Arvicolidae) and mole (*Talpa europaea*), but in the non-breeding period voles and dormice (Gliridae) predominate. Large Fat Dormouse (*Glis glis*) seems to have very important role in the post-breeding period. As a large forest-dwelling predator the Ural Owl shapes the raptor community in the forest by excluding mesopredator species, as Tawny Owl (*Strix aluco*), what allows smaller raptors, e.g. Boreal Owl (*Aegolius funereus*) to expand their ranges to lower elevations. However, this pattern is not general through the whole Ural Owl range since species ecology and morphology could be regionally quite different, therefore ecological studies from different parts of Ural Owl range are needed.

Keywords: owls, Ural Owl, *Strix uralensis macroura*, SE Europe, Slovenia, melanism, ecology, breeding biology.

Received: 22/02/2016. **Accepted:** 06/03/2016.

DOI: 10.19074/1814-8654-2016-32-8-20

Введение

Хотя длиннохвостая неясыть (*Strix uralensis*) является типичным бореальным видом, имеется три её изолированные южные популяции: одна на островах Японии, дифференцировавшаяся в несколько подвидов (König, Weick, 2008), другая в горах Китая, описанная как *S. u. davidi* (Sherzinger, Fang, 2006), и третья – в горах Центральной и Юго-Восточной Европы, описанная как *S. u. macroura* (Kohl, 1977), которая рассматривается в качестве ледникового реликта (Mikkola, 1983). Однако, недавние генетические исследования в европейской части ареала длиннохвостой неясыти показали очень мало различий между северными (подвид *S. u. liturata*) и южными (подвид *S. u. macroura*) её популяциями, ставя тем самым под вопрос подвидовую концепцию (Hausknecht et al., 2013). Тем не менее, северные (*S. u. liturata*) и южные (*S. u. macroura*) длиннохвостые неясыти демонстрируют довольно большие морфологические различия (Vrezec, 2009). *S. u. macroura* является крупным подвидом и в настоящее время ограничена в распространении в основном Карпатами и Динарским нагорьем, но распространяется также и в Альпы (рис. 1). В прошлом длиннохвостая неясыть данного подвида вымерла в более западных районах (Scherzinger, 2006). Общая численность населения подвида *macroura* недавно была оценена около 6500 гнездящихся пар (Mebs, 2007). В Динарском нагорье распространение длиннохвостой неясыти довольно хорошо изучено в Словении и Хорватии (например, Mihelič et al., 2000; Vrezec, 2007; Tutiš et al., 2009), но данные очень скудны из Боснии и Герцеговины, Сербии и Черногории (Puzović et al., 2003; Kotrošan, Hatibović, 2012). В Словении

Introduction

Although the Ural Owl (*Strix uralensis*) is a typical boreal species there are three isolated southern populations known, one on islands of Japan differentiated into several subspecies (König, Weick, 2008), one in mountains of China described as *S. u. davidi* (Sherzinger, Fang, 2006), and the third in Central and SE European mountains described as *S. u. macroura* (Kohl, 1977), which are being considered as glacial relics (Mikkola, 1983). However, recent genetic study in European part of Ural Owl distribution revealed very little differences between northern (subspecies *S. u. liturata*) and southern populations (subspecies *S. u. macroura*) taking subspecific concept in Ural Owl under question (Hausknecht et al., 2013). However, northern (*S. u. liturata*) and southern (*S. u. macroura*) Ural Owls exhibits quite large morphological differences (Vrezec, 2009). The *S. u. macroura* is the largest Ural Owl subspecies and is nowadays confined mainly to Carpathians and Dinaric Alps, but spreading also to the Alps (fig. 1). In the past it became extinct in more western regions (Scherzinger, 2006). The total population of *macroura* subspecies was recently estimated at roughly 6500 breeding pairs (Mebs, 2007). In the Dinaric part of its distribution the Ural Owl is quite well known in Slovenia and Croatia (e.g. Mihelič et al., 2000; Vrezec, 2007; Tutiš et al., 2009), but the data are very scarce from Bosnia and Herzegovina, Serbia, and Montenegro (Puzović et al., 2003; Kotrošan, Hatibović, 2012). In Slovenia the Ural Owl population reaches its south-western border of distribution, and some territorial or breeding pairs were found also in Italy and Austria (Feldner et al., 2006; Genero, Benussi, 2007).

The tradition of Ural Owl research in Slovenia is quite long lasting with first scientific mention of the species at the end of 18th century by Scopoli (1769) and Hacquet (1791) under the names of *Strix sylvestris* and *Strix nigra* respectively (Vrezec et al., 2007). During 19th century several data about Ural Owl occurrence were col-

Рис. 1. Ареал ныне изолированного южно-европейского подвида длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis macroura*).

Fig. 1. Distribution range of nowadays isolated south-European subspecies of the Ural Owl (*Strix uralensis macroura*).

вении длиннохвостая неясыть находится на юго-западной границе распространения, но в последнее время были обнаружены отдельные территориальные или гнездящиеся пары также в Италии и Австрии (Feldner et al., 2006; Genero, Benussi, 2007).

Традиция исследования длиннохвостой неясыти в Словении имеет довольно продолжительную историю с момента первого научного упоминания вида в конце XVIII века под названиями *Strix sylvestris* (Scopoli, 1769) и *Strix nigra* (Hacquet, 1791) (Vrezec et al., 2007). В течение XIX века собранные некоторые данные о встречаемости длиннохвостой неясыти, особенно в зимний период, подтвердили, что вид не является редким в Словении (Ponebšek, 1917). Подробная информация о размножении и зимнем распределении длиннохвостой неясыти была опубликована до конца XX века (Sovinc, 1994; Geister, 1995), когда также были предприняты исследования по систематике популяций и экологии вида.

Целью данной работы является обобщение опубликованных и неопубликованных исследований по морфологии длиннохвостой неясыти, её популяций, выбору мест обитания, биологии размножения, питанию и её значению в качестве главного хищника в лесной экосистеме Юго-Восточной Европы.

Материалы и методы

Оценка морфологических характеристик

Частота меланизма в южно-европейской популяции длиннохвостой неясыти довольно высока, на что было обращено большое внимание в прошлом (Ponebšek, 1917; Kohl, 1977; Vrezec, Tutiš, 2003; Vrezec, 2009). Для оценки частоты встречаемости четырёх цветовых морфотипов в популяции длиннохвостой неясыти в Словении, описанных ранее (рис. 2; Vrezec, 2009), чтобы получить более или менее непредвзятый результат, в настоящем исследовании были обработаны следующие данные: (1) музейные коллекции (только птицы, которые были найдены мёртвыми в поле), (2) данные полевых исследований гнездовой биологии (преимущественно птицы на гнёздах), и (3) фотографии, сделанные в дикой природе, с информацией о местоположении встреченных птиц (основной источник фотографий длиннохвостых неясытей в Словении – фото-сайт «Foto Narava»¹⁸).

lected especially during the winter period confirming that the species was not rare in Slovenia (Ponebšek, 1917). However, detailed breeding and winter distribution was provided till the end of 20th century (Sovinc, 1994; Geister, 1995), when also systematic population and ecological studies were taken place. The aim of this paper is to summarize published and unpublished studies on the species morphological characteristics, population survey, habitat selection, breeding biology, diet and its significance as a top predator in a forest ecosystem in SE Europe.

Materials and Methods

Morphological characteristics assessment

The frequency of melanism in South-European population of Ural Owl is quite high, and has paid a lot of attention in the past (Ponebšek, 1917; Kohl, 1977; Vrezec, Tutiš, 2003; Vrezec 2009). In order to assess frequency of generally four colour morphotypes in Ural Owl population in Slovenia described so far (fig. 2; Vrezec, 2009), we have collected the following types of data into the study in order to get more or less unbiased sample: (1) museum skins (only birds that were found dead in the field), (2) data from breeding biology studies in the field (predominantly from nestboxes), and (3) photographs taken in the wild with location details given (main source of photographs of Ural Owls in Slovenia was the photographic webpage Foto Narava¹⁸).

Survey methodology

Two survey approaches have been applied in studies of Ural Owls in Slovenia: (1) territory survey using playback methods and (2) nest survey using nestboxes. In the last 15 years several population surveys were conducted in Slovenia and most of them used a point count method with playback (male territorial call) stimulation to record territorial owls (e.g. Benussi, Genero, 1995; Prešern, Kohek, 2001; Ambrožič, 2002; Vrezec, 2003). The survey method is based on counting hooting owls at survey points that are about 1000 meters apart. At each point the owls are recorded at the distance of 500 m, and therefore an effective survey area of 0.78 km² around each point is defined for calculating the density of territories (Vrezec, 2003) or compared as relative abundance index (no. of territories per

¹⁸ <http://galerija.foto-narava.com>

Рис. 2. Четыре общепризнанных морфотипа, выявленных в южно-европейской популяции длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis macroura*): (a) бледная морфа, (b) серая морфа, (c) частично меланистическая морфа и (d) меланистическая морфа. Рисунки Жарко Врежека.

Fig. 2. Four generally recognized morphotypes found in south-European Ural Owl (*Strix uralensis macroura*) population: (a) pale morph, (b) grey morph, (c) partly melanistic morph and (d) melanistic morph. Drawings by Žarko Vrezec.

Методология исследования

Два подхода были применены при изучении длиннохвостой неясыти в Словении: (1) обследование территорий с использованием метода воспроизведения аудиофайлов видоспецифических звуков и (2) изучение гнездовой биологии с использованием гнездовых ящиков. За последние 15 лет было проведено несколько исследований по численности популяций длиннохвостой неясыти в Словении, и в большинстве из них использовался метод подсчета вокализирующих птиц на точках с воспроизведением токовых сигналов самцов для стимуляции голосовой активности территориальных сов (например, Benussi, Genero, 1995; Prešern, Kohek, 2001; Ambrožič, 2002; Vrezec, 2003). Метод исследования основан на подсчёте «уханья» сов в точках учёта, которые распределены на расстоянии около 1000 метров друг от друга. В каждой точке совы регистрируются на расстоянии 500 м, и, следовательно, эффективная площадь учёта составляет 0,78 км² вокруг каждой точки, определяя тем самым учётную площадь для рас-

10 survey points). However, the method cannot be used with equal success throughout the year since vocal activity of Ural Owl is seasonally changing. Although Ural Owl vocalizes through the whole year, except in winter months, its response to the playback is most intensive in spring and again in autumn (fig. 3; Vrezec, *in prep.*). Therefore all population surveys were done in the breeding period between March and June.

Breeding biology of the Ural Owl in Slovenia was until recently known only from occasionally and rarely found nests (Perušek, 1998; Vrezec, Kohek, 2002). With systematic survey of nest boxes started in 2002 several new data about clutch and brood size and breeding success were obtained. The most frequently used nestbox type for Ural Owls in Slovenia was large semi-open nestbox (fig. 4). Nestbox material was also the main source of material for diet studies in the breeding period.

The studies over the role of the Ural Owl as the top predator in a forest ecosystem were dealing with the species diet (Vrezec, 2000; 2001) and its intraguild interactions with other owl species (Mihelič, 2002; Vrezec, Tome, 2004a; 2004b; Vrh, Vrezec, 2006).

Region

Slovenia (46.119°N, 14.839°E) is a small European country with 20,273 km², but with very diverse landscape extending from the sea level up to 2864 m a.s.l. (Mt. Triglav) with average elevation 557 m a.s.l. In the country several biogeographical regions meet with Mediterranean region on SW, montane Alps on N and Dinaric Alps on S, and lowland subpannonian region at E. Forest is the prevailing landscape type in Slovenia covering at least 58 % of the country (Ančik *et al.*, 2006) with Beech (*Fagus sylvatica*), Oaks (*Quercus*), White Fir (*Abies alba*), Norway Spruce (*Picea abies*) and Pines (*Pinus*) as the dominant tree species.

чёта плотности населения сов (Vrezec, 2003). Либо данные учётов используются для сравнения индексов относительной численности (количество индивидуальных территорий сов на 10 точек учёта). Тем не менее, этот метод не может быть использован с таким же успехом в течение всего года, так как интенсивность вокализации длиннохвостых неясытей изменяется в зависимости от сезона. Хотя длиннохвостая неясыть вокализирует в течение всего года, за исключением зимних месяцев, её реакция на воспроизведение видоспецифических сигналов наиболее интенсивна весной и снова осенью (рис. 3, Vrezec, в печати). Поэтому все учёты численности населения были проведены в период размножения в период с марта по июнь.

Гнездовая биология длиннохвостой неясыти в Словении до недавнего времени была слабо изучена, наблюдения велись от случая к случаю, а гнёзда находились редко (Perušek, 1998; Vrezec, Kohek, 2002). С помощью систематического обследования гнездовых ящиков, начавшегося в 2002 году, были получены новые данные о размерах кладок и выводков и успехе размножения неясытей. Из разных типов гнездовых ящиков, в Словении наиболее часто использовались длиннохвостыми неясытями большие полуоткрытые гнездовые ящики (рис. 4). Обследование гнездовых ящиков также позволило собрать основной материал по питанию сов в период размножения.

Изучение роли длиннохвостой неясыти в качестве хищника верхнего трофического уровня в лесной экосистеме основаны на повидовом анализе питания (Vrezec, 2000,

More than 35 % of the country is included in Natura 2000 network of conservation important sites in European Union. The core of Ural Owl population is confined to montane regions of Dinaric Alps and Alps (Mihelič et al., 2000), in which also the species in studied the most.

Results and Discussion

The plumage colour variation from pale to dark is clinal in SE European population of the Ural Owl (figs. 5, 6). The number of distinguishable morphs is difficult to define and the four morphs considered here must be considered somewhat arbitrary. Within this study we have inspected 60 adult owls and classify them to one of the four morphotypes. According to this study of museum skins and field observations, general estimations indicate that melanistic birds altogether represents 12 % of population in Slovenia (2 % of partially melanistic and 10 % of melanistic birds), while the pale (27 %) and grey morph (61 %) are the most common. Melanistic Ural Owls (see fig. 7) were actually found to occur over the whole Carpathian-Dinaric distribution range but according to museum collections, dark individuals are more common in the southern part (Kohl, 1977). From the field, only data from the recent intensive studies of breeding pairs in the Dinaric Alps in Croatia and Slovenia are available, revealing that the proportion of partially melanistic morph and melanistic morph individuals (taken together) is about 6 % in the wild ($n=54$; Vrezec, Tutiš, 2003). If considering just ringed chicks from Slovenia ($n=56$), 5.4 % of chicks had been melanistic (fig. 8). Overall we can therefore expect that partially melanistic and melanistic individuals represent 5–15 % of the population in the wild, but can vary locally. However, genetical and

Рис. 3. Сезонность активности вокализации длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis*) в Словении, полученная по количеству точек в соответствии с регистрациями спонтанных ответов сов (1579 точек учёта) и спровоцированных с помощью воспроизведения ответов сов (573 регистрации). Индекс активности вокализации стандартизован по таковой в марте.

Fig. 3. Seasonality of vocal activity of the Ural Owl (*Strix uralensis*) in Slovenia obtained by point count according to records of spontaneous calls (1579 point counts events) and provoked calls using playback (573 point count events). Vocal activity index is standardized according to March.

Рис. 4. Большой полу-открытый гнездовой ящик, используемый в исследованиях гнездовой биологии длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis*) в Словении.

Fig. 4. Large semi-open nestbox type used in breeding biology studies of Ural Owl (*Strix uralensis*) in Slovenia.

2001) и её взаимоотношениях с другими видами сова (Mihelič, 2002; Vrezec, Tome, 2004a, 2004b; Vrh, Vrezec, 2006).

Регион исследований

Словения (46,119° с.ш., 14,839° в.д.) является небольшой европейской страной площадью 20273 км², но с очень разнообразным ландшафтом простирающимся от уровня моря до 2864 м над уровнем моря (гора Триглав), со средними высотами около 557 м над уровнем моря. В стране несколько биогеографических регионов: Средиземноморье на юго-западе, Альпийские горы на севере и Динарское нагорье на юге, а также суб-паннонская низменность на востоке. Леса являются преобладающим типом ландшафта в Словении и охватывают не менее 58 % территории страны (Ančik et al., 2006), состоят из бука (*Fagus sylvatica*), дуба (*Fagus sylvatica*), белой пихты (*Abies alba*), ели (*Picea abies*) и сосны (*Pinus*) в качестве доминирующих видов деревьев. Более 35 % территории страны входит в сеть для сохранения важных мест в Европейском Союзе «Natura 2000». Ядро населения длиннохвостой неясыти ограничивается горными районами Динарского нагорья и Альп (Mihelič et al., 2000), в которых этот вид наиболее изучен.

Результаты и обсуждение

Изменение цвета оперения от бледного до тёмного является клинальным в южно-европейской популяции длиннохвостой неясыти (рис. 5, 6). Количество различных переходных морф трудно определить точно, поэтому четыре морфы, рассматриваемые в статье, несколько произвольны. В рамках данного исследования мы провели описание 60 взрослых сов и отнесли их к одному из четырёх морфотипов. Согласно

ecological background of frequent melanism occurrence in southern population of the Ural Owl still awaits further studies since it is still not clear why melanistic Ural Owls are presented in South European population only since no such birds have been reported for Northern Europe (P. Saurola, pers. comm.). Melanistic owls occur also in other *Strix* species, i.e. Tawny (*S. aluco*) (Aebischer, 2008) and Great Grey Owl (*S. nebulosa*) (Rudovskiy, Karyakin, 2010), but it seems that melanism is most frequently and regular occurring only in the South European population of the Ural Owl.

The current estimation of the Ural Owl breeding population size in Slovenia is 400 to 700 pairs (Vrezec, Mihelič, 2002). In the breeding period the species is very common in Southern Dinaric region with local densities ranging from 1.0 to 13.4 territories / 10 km² (Vrezec, 2003; Rubinič et al., 2007). In Northern Alpine region the densities are on average lower ranging from 0.9 to 4.6 territories / 10 km² (Svetličič, Kladnik, 2001; Vrezec, 2007), probably due to the differences in forest structure. However, the densities reached in Slovenia are among the highest known for the species, similar to Poland and Slovakia, but much higher compared to northern regions (e.g. Vrezec, 2003; Krištin et al., 2007).

In Slovenia the Ural Owl was found breeding in coniferous (i.e. *Adenostylo glabrae-Piceetum*) as well as in mixed (i.e. *Omphalodo-Fagetum* s. lat.; fig. 9) and deciduous (i.e. *Pseudostellario-Quercetum roboris*; fig. 10) forest types. However, in the forests with dominant deciduous trees, e.g. *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*, the breeding densities (median 3.5 territories / 10 km²) were found to be significantly higher ($U=2.00$, $p<0.05$) than in the forests with higher proportion of coniferous trees, e.g. *Picea abies* (median 1.0 territories / 10 km²). More detailed study over Ural Owl habitat preferences was conducted in a montane Dinaric Beech forest with Fir (*Omphalodo-Fagetum* s. lat.), but in neither of discussed habitat parameters Ural Owl performed significant selection (Ambrožič, 2004; Vrezec, Tome, 2004a). On the other hand, compared to its close relative, the Tawny Owl, it was established that Ural Owl is much more avoiding human settlements and their vicinity during the breeding period than the Tawny Owl (Vrezec, Tome, 2004b). Compared to montane forests in lowland the Ural Owl is in general a rare breeder. This is most probably the consequence of

Рис. 5. Изменение цвета оперения у южных популяций длиннохвостых неясытей (*Strix uralensis macroura*) клинально, как показано в этом выводке с одним меланистом, одним птенцом бледной морфы и несколькими птенцами серой морфы. Фото Катарини Просенци Трилар.

Fig. 5. The plumage colour variation in the southern Ural Owl (*Strix uralensis macroura*) population is clinal as shown in this brood with one melanistic, one pale and several grey morph chicks. Photo by Katarina Prosenc Trilar.

этому исследованию музейных экземпляров и полевых наблюдений птиц, показано, что меланисты в целом составляет 12 % населения Словении (2 % частичные меланисты и 10 % полные меланисты), в то время как бледная (27 %) и серая морфы (61 %) являются наиболее распространёнными. Меланисты длиннохвостой неясыти (см. рис. 7) были найдены на всём протяжении ареала вида в Карпато-Динарском регионе, но согласно анализу музейных коллекций, тёмные особи более распространены в южной части региона (Kohl, 1977). Согласно полевым

human impact since large forest complexes in the old growth phase with thick-trunk trees were mostly cut down in the past. Only some old Oak forests were preserved in the eastern part of Slovenia, where Ural Owls breed in high density 7.8 territories / 10 km² (Ambrožič, Vrezec, in prep.). This data indicates that in lowland Ural Owls can breed in as high densities as in montane forests (fig. 11) since no altitudinal preference was found according to systematic playback population surveys (Mann-Whitney $U=1471$, ns). Therefore the Ural Owl is considered as a very tolerant species regarding its altitudinal distribution (Tome, 1996), and was found from lowlands up to a tree line, 150–1600 m a.s.l. (Mihelič et al., 2000).

There are only few nests of Ural Owls at natural nest-sites found so far in Slovenia ($n=23$), and the majority of them were situ-

Рис. 6. Пример изменения окраски оперения лицевого диска у взрослых птиц в южной популяции длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis macroura*) в Словении. Фото Ала Врежека.

Fig. 6. An example of variation in face mask plumage coloration in adult birds in the southern Ural Owl (*Strix uralensis macroura*) population in Slovenia. Photos by Al Vrezec.

Рис. 7. Взрослая самка длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis macrooura*) – меланист. Фото Даворина Томе.

Fig. 7. Melanistic Ural Owl (*Strix uralensis macrooura*) – adult female. Photo by Davorin Tome.

данным (только результаты недавних интенсивных исследований гнездящихся пар в Динарском нагорье в Хорватии и Словении) доля частичных и полных меланистов вместе взятых составляет около 6 % в дикой природе ($n=54$; Vrezec, Tutiš, 2003). Если рассматривать только окольцованных птенцов из Словении ($n=56$), то 5,4 % птенцов были меланистами (рис. 8). На основании вышесказанного, мы можем ожидать, что частичные и полные меланисты составляют 5–15 % от численности популяции в дикой природе, но этот показатель может изменяться для локальных территорий. Тем не менее, генетическая и экологическая предпосылки частого явления меланизма в южной популяции длиннохвостой неясыти ещё ожидают дальнейших исследований, так как до сих пор не понятно, почему меланистические длиннохвостые неясыти представлены в южной части европейского ареала вида и ни одной особи не было зарегистрировано в Северной Европе (P. Saurola, pers. comm.). Меланисты встречаются также и у других видов неясытей (*Strix*), например серой неясыти (*S. aluco*) (Aebischer, 2008) и бородатой неясыти (*S. nebulosa*) (Rudovskiy, Karyakin, 2010), но кажется, что меланизм наиболее часто и регулярно наблюдается только в южно-европейской популяции длиннохвостой неясыти.

Текущая оценка численности размножа-

ated in tree holes or semi-holes (56 %) or at the top of tree stumps (20 %). Therefore the abundance of old trees suitable to provide large enough holes is essential for the species (Löhmus, 2003). The most common breeding trees in Slovenia are *Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus* and *Picea abies*, occasionally *Abies alba*, *Quercus robur* and *Q. petraea* (Vrezec, 2007). Only few nests (16 %) were found in abandoned nests of raptors (e.g. Common Buzzard *Buteo buteo*, Honey Buzzard *Pernis apivorus*) or Black Stork (*Ciconia nigra*), one at the ground and one at the hunters hide (Perušek, 1998; Vrezec, Kohek, 2002). Data on the breeding biology of the species were collected mainly from the nest boxes, although they were occupied less frequently as for example in Finland (Saurola, 2007). So far only 29 % of available nest boxes in montane forests were occupied ($n=49$ nestboxes). There were 1 to 5 eggs laid (3.3 ± 1.0 eggs per nest) in the nest boxes, 1.5 ± 1.2 young per nest were fledged, and 80 % of nests were successful raising at least one young (table 1). In general, in montane forests of Slovenia the first eggs in Ural Owl nests were found from 15 March to 21 June (Vrezec, 2007), but in lowlands breeding can start already in February (Vrezec, Tutiš, 2003).

Ural Owl is predominantly small mammal predator, and proportion of other alterna-

Рис. 8. Меланист – птенец длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis macrooura*) готовый покинуть гнездовой ящик. Фото Ала Врежека.

Fig. 8. Melanistic Ural Owl (*Strix uralensis macrooura*) chick before leaving the nestbox. Photo by Al Vrezec.

Рис. 9. Типичное местообитание длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis*) в Словении в Динарском буково-еловом лесу (*Omphalodo-Fagetum s. lat.*) с доминированием бука (*Fagus sylvatica*). Фото Ала Врежека.

Fig. 9. Typical montane habitat of the Ural Owl (*Strix uralensis*) in Slovenia with Beech (*Fagus sylvatica*) as the dominant tree species; Dinaric Beech and Fir forest association (*Omphalodo-Fagetum s. lat.*). Photo by Al Vrezec.

ющейся популяции длиннохвостой неясыти в Словении составляет от 400 до 700 пар (Vrezec, Mihelič, 2002). В период размножения этот вид обычен в южной части Динарского нагорья с локальной плотностью от 1,0 до 13,4 гнездовых участков / 10 км² (Vrezec, 2003; Rubinič et al., 2007). В северной части альпийской области плотности населения в среднем ниже и варьируют в диапазоне от 0,9 до 4,6 гнездовых участков / 10 км² (Svetličič, Kladnik, 2001; Vrezec, 2007), вероятно, из-за различий в структуре лесов. Плотности распределения вида в Словении являются одними из самых высоких известных для вида, подобно Польше и Словакии, и они значительно выше таковых в северных регионах (например, Vrezec, 2003; Krištin et al., 2007).

В Словении длиннохвостая неясыть была найдена на гнездовании в хвойных (*Adenostylo glabrae-Piceetum*), а также в смешанных (*Omphalodo-Fagetum*; рис. 9) и лиственных (*Pseudostellario-Quercetum roboris*; рис. 10) лесах. Тем не менее, в лесах с доминирующими лиственными деревьями, такими как бук (*Fagus sylvatica*) и дуб (*Quercus robur*), плотность гнездования (в среднем, 3,5 гнездовых участков / 10 км²) значительно выше ($U=2,00$, $p<0,05$), чем в лесах с высокой долей хвойных деревьев, таких как ель (*Picea abies*) (в среднем, 1,0 гнездовой участок / 10 км²). Более детальное исследование выбора местообитаний длиннохвостой неясытью было проведено в горных елово-буковых лесах (*Omphalodo-Fagetum*) Динарского нагорья, но во всех случаях длиннохвостые неясыти занимали местообитания со значительной флуктуацией параметров среды обитания (Ambrožič, 2004; Vrezec, Tome, 2004a). С другой сто-

тative prey, birds, amphibians and insects, is very low in its diet, up to 12.2 % in Slovenia (table 2). The proportion of alternative prey species is increased in the pre-breeding and breeding period, and decreased in post-breeding period. This may be due to the lack of main prey species, small mammals, in the environment in early spring. The seasonality of prey availability is therefore reflecting in significantly different diet of the Ural Owl in the breeding versus non-breeding period ($\chi^2=159.5$, $p<0.001$). In the breeding period between March and June the main Ural Owl prey according to biomass are mice (Muridae), voles (Arvicolidae) and mole (*Talpa europaea*), but in the non-breeding period voles and dormice (Gliridae) predominate, since the Fat Dormouse (*Glis glis*) is the dominant prey species reaching locally even 58.8 % by number and 93.9 % by biomass of the prey species taken (Vrezec, 2000b). Late occurrence of the Fat Dormouse in the diet is due to the habit of this dormant and abundant small mammal since it reaches population peak as late as in summer (Kryštufek, Flajšman, 2007).

As a big predatory bird the Ural Owl influences also the distribution of other owl species in the guild. Smaller owls, e.g. Long-Eared Owl (*Asio otus*), could be preyed upon (Vrezec, 2001), but also Ural Owl could be preyed upon by larger species, e.g. Eagle Owl (*Bubo bubo*) (Mihelič, 2002). A strong competition between Ural and Tawny Owls has been detected in montane forests, where larger Ural Owl competitively excludes smaller Tawny Owl from its territory (Vrezec, Tome, 2004b). One possible explanation could be strong interspecific territorial aggressiveness of Ural Owl against smaller Tawny Owl as shown with playback experiments (Vrh, Vrezec, 2006). In mixed montane forests in the Dinaric region also a third owl species, the Boreal Owl (*Aegolius funereus*), is present. Its territories were found to overlap with Ural Owl, but not with Tawny Owl territories (Vrezec, Tome, 2004a). In sympatry, the Boreal Owl thus extended its distribution due to exclusion of the Tawny Owl by the Ural Owl from certain areas. This relationship was interpreted as a one-sided, positive indirect interaction between the largest and the smallest predators in the guild, which was the first positive indirect interaction described within top predator communities. However, this pattern is not obvious over all Ural Owl distribution, since it was

роны, было установлено, что по сравнению со своим близким родственником, серой неясытью, длиннохвостая неясыть гораздо больше избегает населённых пунктов и их окрестностей в период размножения, чем серая неясыть (Vrezec, Tome, 2004b). По сравнению с горными лесами в низменных лесах длиннохвостая неясыть редкий гнездящийся вид. Это, скорее всего, является следствием антропогенного воздействия, так как в низменностях большие лесные массивы старого леса с крупноствольными деревьями в основном были вырублены в прошлом. Только некоторые старые дубовые леса сохранились в восточной части Словении, где длиннохвостые неясыти гнездятся с высокой плотностью – 7,8 гнездовых участков / 10 км² (Ambrožič, Vrezec, in prep.). Эти данные показывают, что в равнинных лесах длиннохвостые неясыти могут размножаться с высокой плотностью, как и в горных лесах (рис. 11). Таким образом, в ходе исследования гнездящихся популяций длиннохвостой неясыти, какого-либо предпочтения высотного диапазона не установлено (Mann-Whitney $U=1471$, ns). Поэтому длиннохвостая неясыть считается очень пластичным видом в отношении распределения в высотном диапазоне (Tome, 1996) и была найдена от самых низин до верхней границы леса, 150–1600 м над уровнем моря (Mihelič et al., 2000).

В Словении известно небольшое число гнёзд длиннохвостой неясыти, устроенных в естественных полостях ($n=23$), и большинство из них были расположены в дуплах или полудуплах деревьев (56 %) или в полостях верхней части пней (20 %). Поэтому обилие старых деревьев с достаточно большими полостями, пригодными для гнездования, имеет важное значение

shown that Ural Owl can be the worst enemy to Boreal Owl in northern boreal forests (Korpimäki, Hakkarainen, 2012). Across its range Ural Owl exhibits quite substantial differences in its overall morphology and ecology thus studies over species general ecology in different parts of its range are highly needed to understand all aspects of ecological niche of this large forest-dwelling predator. The species biology and ecology are very well studied in Fennoscandia (e.g. Saurola, 2007), while studies in other parts of species range are absent or only regionally confined, but increasing in the last decade.

References

- Aebischer A. Eulen und Käuze. Auf den Spuren der nächtlichen Jäger. Haupt Verlag, Bern, 2008: 1–248.
- Ambrožič Š. [Owls of Trnovski gozd: density, altitudinal distribution and interspecific relations]. – *Acrocephalus*. 2002. 23: 129–134. (In Slovene).
- Ambrožič Š. [Distribution of four owl species (Strigidae) at Trnovski gozd in relation to some ecological factors]. Graduation Thesis, University of Ljubljana, Ljubljana, 2004: 1–73.
- Ančik E., Rejec Brancelj I., Kušar U., eds. [Environment indicators 2005]. Ministrstvo za okolje in prostor, Agencija RS za okolje, Ljubljana, 2006: 1–242 (In Slovene).
- Benussi E., Genero F. [Ural Owl (*Strix uralensis macroura*) at Trnovski gozd (Slovenia). Survey in the area]. – *Suppl. Ric. Biol. Selvaggina*, 1995. No. 22: 563–568 (In Italian).
- Feldner J., Rass P., Petutsching W., Wagner S., Malle G., Buschenreiter R.K., Wiedner P., Probst R. Avifauna Kärntens, Die Brutvögel. Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Klagenfurt, 2006: 1–423.
- Geister I. [Ornithological atlas of Slovenia]. DZS, Ljubljana, 1995: 1–287 (In Slovene).
- Genero F., Benussi E. New data and status of Ural Owl (*Strix uralensis*) in Italy / Müller J., Scherzinger W., Moning C. (eds.). – European Ural Owl workshop. Bavarian Forest National Park, Grafenau, 2007: 36–41.
- Hacquet B. Neueste physikalisch-politische Reisen in den Jahren 1788 – 95 durch die Dacischen und Sarmatischen oder Nördlichen Karpthen. 2. Theil. Kaspische Buch, Nürnberg, 1791: 1–531.
- Hausknecht R., Jacobs S., Müller J., Zink R., Frey H., Solheim R., Vrezec A., Kristin A., Mihok J., Kergalve I., Saurola P., Kuehn R. Phylogeographic analysis and genetic cluster recognition for the conservation of Ural Owls (*Strix uralensis*) in Europe. – *J. Ornithol.* 2013. DOI: 10.1007/s10336-013-0994-8.
- Kohl S. Über die taxonomische Stellung der Südost-europäischen Habichtskäuze, *Strix uralensis macroura* Wolf, 1810. Muzeul Brukenthal, Studii

Рис. 10. Низменные местообитания длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis*) в Словении – наиболее часто пойменные дубовые леса *Pseudostellario-Quercetum roboris* (с полным доминированием дуба черешчатого *Quercus robur*). Фото Ала Врежека.

Fig. 10. Lowland habitat of the Ural Owl (*Strix uralensis*) in Slovenia are most frequently *Pedunculata Oak* (*Quercus robur*) forest stands; flooded Oak forest *Pseudostellario-Quercetum roboris*. Photo by Al Vrezec.

Рис. 11. Высотное распределение длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis*) в Словении по данным учёта гнездовых территорий ($N_{\text{areas}}=15$, $N_{\text{survey points}}=368$, $N_{\text{owl territories}}=126$).

Fig. 11. Altitudinal distribution of Ural Owl (*Strix uralensis*) abundance in Slovenia according to playback survey of territories ($N_{\text{areas}}=15$, $N_{\text{survey points}}=368$, $N_{\text{owl territories}}=126$).

для вида (Löhmus, 2003). Наиболее распространёнными гнездовыми деревьями в Словении являются бук (*Fagus sylvatica*), клён белый (*Acer pseudoplatanus*) и ель (*Picea abies*), иногда пихта белая (*Abies alba*), дубы черешчатый (*Quercus robur*) и скальный (*Q. petraea*) (Vrezec, 2007). Лишь немногие гнёзда (16 %) были найдены в заброшенных гнёздах хищных птиц, например, канюка (*Buteo buteo*), осоеда (*Pernis apivorus*), или чёрного аиста (*Ciconia nigra*), а также одно гнездо на земле и одно на охотничьем укрытии (Perušek, 1998; Vrezec, Kohek, 2002). Данные о гнездовой биологии вида были собраны в основном из гнездовых ящиков, хотя они были заняты реже, чем, например, в Финляндии (Saurola, 2007). До сих пор только 29 % из установленных искусственных гнездовий в горных лесах были заняты неясытями (из 49 гнездовых ящиков). В ящиках было от 1 до 5 яиц, в среднем $3,3 \pm 1,0$ яйца на успешное гнездо, $1,5 \pm 1,2$ молодых на успешное гнездо, при этом 80 % гнёзд были успешными в которых по меньшей мере один молодой успешно вылетел (табл. 1). В горных лесах Словении первые кладки длиннохвостой неясыти были найдены в гнёздах с 15 марта по 21 июня (Vrezec, 2007), но в низинных местообитаниях размножение может начаться уже в феврале (Vrezec, Tutiš, 2003).

Длиннохвостая неясыть добывает преимущественно мелких млекопитающих, а доля других альтернативных жертв, таких как птиц, земноводных и насекомых, является очень низкой в её рационе, до 12,2 % в Словении (табл. 2). Доля альтернативных видов добычи увеличивается во время токования и в период размножения, и сни-

si Comunicări. – St. nat. 1977. 21: 309–334.

König C., Weick F. Owls of the World. Second Edition. Christopher Helm, London, 2008: 1–528.

Korpimäki E., Hakkarainen H. The Boreal Owl – Ecology, Behaviour and Conservation of a Forest-Dwelling Predator. Cambridge University Press, Cambridge, 2012: 1–359.

Kotrošan D., Hatibović E. Raptors in Bosnia and Herzegovina – their status and perspectives for monitoring development. – *Acrocephalus*. 2012. 33: 173–179.

Krištin A., Mihok J., Danko Š., Karaska D., Pačenovský S., Saniga M., Bodova M., Balazs C., Šotnar K., Kornan J., Olekšak M. Distribution, abundance and conservation of the Ural Owl *Strix uralensis* in Slovakia / Müller J., Scherzinger W., Moning C. (eds.). – European Ural Owl workshop. Bavarian Forest National Park, Grafenau, 2007: 9–15.

Kryštufek B., Flajšman B. [Dormouse and Man]. *Ekološki forum LDS, Liberalna akademija*, Ljubljana, 2007: 1–248 (In Slovene).

Löhmus A. Do Ural owls (*Strix uralensis*) suffer from the lack of nest sites in managed forests? – *Biological Conservation*. 2003. 110: 1–9.

Mebis T. Summary on population and conservation status of the Ural Owl (*Strix uralensis*) in Europe / Müller J., Scherzinger W., Moning C. (eds.). – European Ural Owl workshop. Bavarian Forest National Park, Grafenau, 2007: 6–7.

Mihelič T. [Diet of the Eagle Owl *Bubo bubo* in SW Slovenia]. – *Acrocephalus*. 2002. 23: 81–86 (In Slovene).

Mihelič T., Vrezec A., Perušek M., Svetličič J. [The Ural Owl *Strix uralensis* in Slovenia]. – *Acrocephalus*. 2000. 21: 9–22 (In Slovene).

Mikkola H. Owls of Europe. T & AD Poyser, London, 1983: 1–397.

Perušek M. [The Ural Owl *Strix uralensis* breeding in Kočevje-Ribnica region]. – *Acrocephalus*. 1998. 19: 99–103 (In Slovene).

Ponebšek J. [Our raptors, I. part: Owls]. Carniola, Muzejsko društvo za kranjsko, Ljubljana, 1917: 1–155 (In Slovene).

Prešern J., Kohek K. [Survey of the Ural Owl *Strix uralensis macroura* at Mt. Javorniki]. – *Acrocephalus*. 2001. 22: 167–169 (In Slovene).

Puzović S., Simić D., Saveljić D., Gregelj J., Tucakov M., Stojnić N., Hulo I., Ham I., Vizi O., Šćiban M., Ružić M., Vučanović M., Jovanović T. [Birds of Serbia and Montenegro – breeding population sizes and trends: 1990–2002]. – *Ciconia*. 2003. 12: 35–120 (In Serbian).

Rubinič B., Božič L., Denac D., Kmecl P. [Monitoring report on selected bird species at Special Protected Areas]. DOPPS-BirdLife Slovenia, Ljubljana, 2007: 1–62 (In Slovene).

Rudovskiy, V.S., Karyakin, I.V. Records of Melanistic Great Grey Owls in the Usinskaya Depression, Western Sayan Mountains, Russia. – *Raptors Conservation*. 2010. 18: 175–176 [Рудовский В.С., Карякин И.В. Встречи бородатых неясытей – меланистов в Усинской котловине, Западный Саян, Россия. – Пернатые

Табл. 1. Размеры кладок и выводков, количество молодых, покинувших гнёзда и успех размножения длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis*) в гнездовых ящиках в горных лесах Словении.

Table 1. Clutch and brood size, number of fledged young, and breeding success of the Ural Owl (*Strix uralensis*) in the nest boxes from montane forests in Slovenia.

	Clutch [eggs per nest] Кладка (число яиц на гнездо)	Brood [young per nest] Выводок (число птенцов на гнездо)	Fledged [young per nest] Слётки (число молодых на гнездо)
Median / Среднее	3.0	2.0	1.5
Minimum / Минимум	1	0	0
Maximum / Максимум	5	5	4
Breeding success [% of eggs] Успех размножения [% от отложенных яиц]		68.1%	54.2%
Breeding success [% of nests] Успех размножения [% от гнёзд]		89.6%	80.0%
N [nests] / Число гнёзд	30	31	20

жается в период после размножения. Это может быть связано с отсутствием ранней весной основных видов жертв – мелких млекопитающих. Поэтому сезонность наличия добычи отражается на значительно ином рационе длиннохвостой неясыти в гнездовой период по сравнению с негнездовым периодом ($\chi^2=159,5$, $p<0,001$). В период размножения (с марта по июнь) основной добычей длиннохвостой неясыти, согласно биомассе, являются мыши (*Muridae*), полёвки (*Arvicolidae*) и кроты (*Talpa europaea*), но в негнездовой период полёвки и сони (*Gliridae*) преобладают, так как соня-полчок (*Glis glis*) становится доминирующим видом добычи, достигая даже 58,8 % в локальных выборках по количеству и 93,9 % по биомассе среди всех видов добычи (Vrezec, 2000b). Позднее появление сони-полчка в рационе длиннохвостой неясыти связано со спячкой

хищники и их охрана. 2010. № 18. С. 175–176]. URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/19395> Date accessed: 20.02.2016.

Saurola P. Finnish Ural Owls (*Strix uralensis*): an overview on population parameters / Müller J., Scherzinger W., Moning C. (eds.). – European Ural Owl workshop. Bavarian Forest National Park, Grafenau, 2007: 42–49.

Scherzinger W. Die Wiederbegründung ds Habichtskauz-Vorkommens *Strix uralensis* im Böhmerwald. – Ornithol Anz. 2006. 45: 97–156.

Scherzinger W., Fang Y. Field observations of the Sichuan Wood Owl *Strix uralensis davidi* in western China. – *Acrocephalus*. 2006. 27: 3–12.

Scopoli I.A. *Annus I. Historico-Naturalis. Descriptiones Avium*. Sumtib. Christ. Gottlob Hilscheri, Lipsiae, 1769: 1–168.

Sotenšek B. [Food niches of two sympatric owl species Ural Owl (*Strix uralensis*) and Tawny Owl (*Strix aluco*) during breeding season]. Graduation Thesis, University of Ljubljana, Ljubljana, 2012: 1–80 (In Slovene).

Sovinc A. [Winter ornithological atlas of Slove-

Табл. 2. Питание длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis*) в гнездовой период (март–июнь) и в негнездовой период в Словении (источники данных: Vrezec, 2000; 2001, неопубликованные; Sotenšek, 2012).

Table 2. Overview of Ural Owl (*Strix uralensis*) diet in breeding (March–June) and non-breeding period in Slovenia (data sources: Vrezec, 2000; 2001, unpubl.; Sotenšek, 2012).

Prey group Жертвы	Breeding period Гнездовой период		Non-breeding period Негнездовой период	
	% N % от числа жертв	% B % от биомассы жертв	% N % от числа жертв	% B % от биомассы жертв
Soricidae (Бурозубки)	2.8	0.9	23.3	8.2
Talpidae (Кроты)	5.8	14.8	3.5	6.8
Arvicolidae (Полёвки)	25.2	21.3	43.1	48.0
Muridae (Мыши)	47.6	50.3	18.8	9.8
Gliridae (Сони)	4.9	7.7	4.9	20.6
Mustellidae (Мелкие куньи)	0.0	0.0	0.5	2.3
Aves (Птицы)	1.1	2.8	1.5	2.8
Amphibia (Амфибии)	1.5	1.8	1.5	1.3
Insecta (Насекомые)	10.8	0.4	3.0	0.1
Lumbricidae (Дождевые черви)	0.1	<0.1	0.0	0.0
N (prey items) / Число жертв	789		202	

этого вида и обилием других видов мелких млекопитающих (соня-полчок достигает пика населения в конце лета) (Kryštufek, Flajšman, 2007).

Как крупная хищная птица длиннохвостая неясыть влияет на распределение других видов сов в гильдии. Более мелкие совы, например, ушастая сова (*Asio otus*), могут становиться добычей длиннохвостой неясыти (Vrezec, 2001), но и сама неясыть может становиться добычей крупных видов, например, филина (*Bubo bubo*) (Mihelič, 2002). Сильная конкуренция между длиннохвостой и серой неясытями была обнаружена в горных лесах, где большая длиннохвостая неясыть вытесняет меньшую серую неясыть с её территории (Vrezec, Tome, 2004b). Одним из возможных объяснений этого может быть сильная межвидовая территориальная агрессивность длиннохвостой неясыти по отношению к более мелкой серой неясыти, как показано с экспериментами воспроизведения видоспецифических сигналов обоих видов (Vrh, Vrezec, 2006). В смешанных горных лесах Динарского нагорья также обитает третий вид сов, мохноногий сыч (*Aegolius funereus*). Здесь найдены его гнездовые участки, перекрывающиеся с участками длиннохвостой неясыти, но не с гнездовыми участками серой неясыти (Vrezec, Tome, 2004a). Таким образом, длиннохвостая неясыть в зоне симпатрии расширяет область распространения мохноногого сыча за счёт вытеснения серой неясыти с определённых территорий. Это было интерпретировано как одностороннее влияние, в результате взаимодействия наибольшего и наименьшего хищников в гильдии. Тем не менее, эта модель не является общей для всего ареала длиннохвостой неясыти, так как было показано, что длиннохвостая неясыть может быть серьёзным врагом мохноногого сыча в северных бореальных лесах (Korpimäki, Hakkarainen, 2012). На обширном пространстве своего ареала длиннохвостая неясыть демонстрирует весьма существенные различия в морфологии и экологии, поэтому исследования экологии этого вида в разных частях ареала насущно необходимы, чтобы понять все аспекты экологической ниши этого крупного лесного хищника. Биология и экология длиннохвостой неясыти очень хорошо изучены в Фенноскандии (Saurola, 2007), в то время как исследования в других частях ареала вида отсутствуют, либо ограничены лишь региональным уровнем, но, тем не менее, их число растёт в последнее десятилетие.

nia]. Tehniška založba Slovenije, Ljubljana, 1994: 1–452 (In Slovene).

Svetličič J., Kladnik T. [Distribution and density of the Ural Owl *Strix uralensis* at Mt. Krašica in Savinja Alps]. – *Acrocephalus*. 2001. 22: 155–158 (In Slovene).

Tome D. [Altitudinal distribution of owls in Slovenia]. *Acrocephalus*, 1996, № 17 P. 2–3 (In Slovene).

Tutiš V., Radović D., Čiković D., Barišić S., Kralj J. Distribution, density and habitat relationships of the Ural Owl *Strix uralensis macrooura* in Croatia. – *Ardea*. 2009. 97: 563–570.

Vrezec A. [Contribution to the knowledge on the diet of the Ural Owl *Strix uralensis macrooura* at Kočevsko]. – *Acrocephalus*. 2000. 21: 77–78 (In Slovene).

Vrezec A. Winter diet of one female Ural Owl (*Strix uralensis*) at Ljubljansko barje (Central Slovenia). – *Buteo*. 2001. 12: 71–76.

Vrezec A. Breeding density and altitudinal distribution of the Ural, Tawny, and Boreal Owls in North Dinaric Alps (central Slovenia). – *J. Raptor Res.* 2003. 37: 55–62.

Vrezec A. The Ural Owl (*Strix uralensis macrooura*) – Status and overview of studies in Slovenia / Müller J., Scherzinger W., Moning C. (eds.). – European Ural Owl workshop. Bavarian Forest National Park, Grafenau, 2007: 16–31.

Vrezec A. Melanism and plumage variation in *macrooura* Ural Owl. – *Dutch Birding*. 2009. 31: 159–170.

Vrezec A., Kohek K. [Some breeding habits of the Ural Owl *Strix uralensis* in Slovenia]. – *Acrocephalus*. 2002. 23: 179–183 (In Slovene).

Vrezec A., Mihelič T. [Distribution, density and habitat selection of the Ural Owl *Strix uralensis* in Slovenia during breeding period] / Juillard M., eds. – 41^e Colloque interregional d'Ornithologie, Porrentruy–Suisse. Societe des Sciences naturelles du Pays de Porrentruy (SSNPP), Porrentruy, 2002: 35–37 [In French].

Vrezec A., Smole J., Vrh Vrezec P. Descriptions of European owl species by Scopoli (1769): a problem of overlooked European owl names? – World Owl Conference, 31 October – 4 November 2007, Groningen. 2007: 127.

Vrezec A., Tome D. Habitat selection and patterns of distribution in a hierarchic forest owl guild. – *Ornis Fennica*, 2004a. 81: 109–118.

Vrezec A., Tome D. Altitudinal segregation between Ural Owl *Strix uralensis* and Tawny Owl *S. aluco*: evidence for competitive exclusion in raptorial birds. – *Bird Study*. 2004b. 52: 264–269.

Vrezec A., Tutiš V. Characteristics of North Dinaric Ural Owl (*Strix uralensis macrooura*) population / Schwerdtfeger O., Schwerdtfeger J., eds. – Ecology and Conservation of European Owls. 4th Meeting of European Owl-Experts, Dornbirn, 2003: 75.

Vrh P., Vrezec A. Interspecific territorial vocal activity of the Ural Owl (*Strix uralensis*) towards Tawny Owl (*Strix aluco*), sympatric owl competitor: a playback experiment. – *Razprave IV. Razreda SAZU*. 2006. 47: 99–105.