

Литература

- Галушин В.М., 1982. Роль хищных птиц в экосистемах // Итоги Науки и Техники. Зоология позвоночных, т.11. – С. 158–238.
- Джиллер П., 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. - М: Мир. - 184 с.
- Ивановский В.В., 2012. Хищные птицы Белорусского Поозерья: монография. – Витебск: УО «ВГУ им. П.М. Машерова». – 209 с.
- Уиттекер Р., 1980. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс. – 327 с.
- Шенброт Г.И., 1986. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных.- М.: ВИНТИ. - Т.14. - С. 5–70.
- Hammer Ø., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis / Ø.Hammer, D.A.T. Harpe, R.D. Ryan // Palaeontol. Electrónica. — Vol. 4, n. 1. – P. 9.
- Newton I., 1976. Population limitation in diurnal raptors // Canadian Field-Naturalist. 90 (3).- P.274–300.
-

Систематика дневных и ночных хищных птиц: изменения за 30 лет

Taxonomy of diurnal raptors and owls: changes over 30 years

Е.А. Коблик¹, С.В. Волков², А.А. Мосалов³, Я.А. Редькин¹

E.A. Koblik¹, S.V. Volkov², A.A. Mosalov³, Ya.A. Red'kin¹

¹Научно-исследовательский зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова

²Институт проблем экологии и эволюции РАН имени А.Н. Северцова

³Московский педагогический государственный университет, Москва

e-mail: koblik@zmmu.msu.ru

Большинство российских орнитологов-несистематиков до сих пор пребывает в уверенности, что дневные и ночные хищные птицы представляют собой две далёкие друг от друга таксономические группы. В классических отечественных сводках и каталогах (напр., Степанян, 2003) эти два отряда разделяет, как минимум, 6-7 других отрядов, включая куриных, журавлеобразных, ржанкообразных, голубей, кукушек. Широко распространённая в конце XX века последняя «домолекулярная» классификация А. Уэтмора (Wetmore, 1960) отражала сформировавшееся ещё в XIX веке убеждение морфологов в конвергентном характере сходства дневных и ночных хищников. Соколообразные, или дневные хищные птицы (*Falconiformes sensu lato*) фигурировали в со-

ставе ветви «водно-околоводно-наземных птиц» на основе представлений об общих корнях с голенастыми, веслоногими или журавлеобразными. Совообразных (Strigiformes) помещали в «древесно-лесную» ветвь и сближали с козодоеобразными, длиннокрылыми и широко трактуемыми ракшеобразными. Эти представления попали и в учебники (напр., Карташев, 1974).

В обширном отряде соколообразных выделяли 5 рецентных семейств: катартиды, или американские грифы (Cathartidae, 6-7 видов падальщиков западного полушария, конвергентно сходных с настоящими грифами Старого Света), узкоспециализированные монотипические птицы-секретари (Sagittariidae, тропическая Африка) и скопиные (Pandionidae, космополит), многочисленные и разнообразные в специализации ястребиные (Accipitridae, более 200 видов, космополиты), наконец, умеренно разнообразные соколиные (Falconidae, до 60 видов, космополиты). Реликтовые катартиды (с ископаемыми Neocathartidae и Teratornithidae) противопоставлялись остальным хищникам в рамках подотряда Cathartae, порой подотрядный или надсемейственный ранг придавался также соколиным и птицам-секретарям, а скопа сближалась с ястребиными. В более компактном и менее разнообразном морфологически и экологически отряде совообразных выделяли 2 рецентных космополитических семейства: сипуховых (Tytonidae, до 12 видов, реликтовая группа с центром разнообразия в Австралии и островной Юго-Восточной Азии) и совиных, или настоящих сов (Strigidae, до 140 видов), а также ископаемых Protostrigidae.

В 1990-е годы, с появлением первых «революционных» трактовок родственных связей в классе Aves, основанных на результатах молекулярно-генетического анализа с применением методов кладистики для филогенетических построений, взгляды на таксономию хищных птиц стали кардинальным образом меняться.

По результатам работ Ч. Сибли с соавторами (Sibley, Ahlquist, 1990; Sibley, Monroe, 1990), основанных на методах гибридизации ДНК, «хищные птицы» оказались в разных надотрядах огромного парвкласса Passerae, объединяющего подавляющее большинство современных птиц. Дневные хищники вошли в состав надотряда Passerimorphae и стали частью огромного (и явно сборного) отряда аистообразных (Ciconiiformes sensu lato), объединившего почти всех водно-околоводно-наземных неогнат. При этом, если «типичные» дневные хищники сформировали в составе аистообразных инфраотряд Falconides (с парвотрядами Accipitrida и Falconida), то катарты были низведены всего лишь до подсемейства Cathartinae внутри семейства аистов Ciconiidae. Пред-

ставления о катартах, как о специализированных в поедании падали потомков аистов типа марабу, очень популярные в последние десятилетия XX в., были, казалось, надёжно подкреплены как молекулярными, так и эколого-морфологическими данными, а также находками ископаемых «промежуточных» форм (напр., Ligon, 1967). Совы же были объединены Сибли с козодоями в отряд *Strigiformes sensu lato* (включающий, соответственно, подотряды *Strigi* и *Caprimulgi*), который, в свою очередь, вместе с отрядом турако (*Musophagiformes*) составил особый надотряд *Strigimorphae*. В результате хищные птицы, разными частями вошедшие в «чужие» макротаксоны, оказались разделёнными чуть ли не сильнее, чем в классической системе Уэтмора!

Почти два десятилетия потребовалось следующим поколениям молекулярных систематиков, чтобы осознать заблуждения предшественников и начать поворот новой таксономической системы птиц «с ног на голову». Приходилось действовать путём проб и ошибок, модифицируя и уточняя методики, многократно заблуждаясь и снова формируя верные трактовки. Не оправдав себя, уходили в прошлое интерпретации родства, построенные на методиках ДНК-гибридизации (группа Сибли), на данных по митохондриальной ДНК (Mindell et al., 1997; Gibb et al., 2007; Pratt et al., 2009; Pacheco et al., 2011 и др.), на анализе лишь немногих избранных локусов (Johansson et al., 2001; Fain, Houde, 2004; Chubb, 2004; Ericson et al., 2006; Hackett et al., 2008 и др.). Постепенно пришло понимание, что следует ориентироваться на данные по ядерной ДНК, а лучше – на анализ полного ядерного генома. Представления о связях дневных хищников с водно-околоводными птицами, происхождении катартид от аистов, родстве сов с козодоями и турако признали ошибочными. В то же время новые молекулярно-генетические методики принесли доказательства обособленности соколов от прочих дневных хищников и их родства с попугаями и воробьиными. Этот результат сочли очередной ошибкой, пока он не был подтверждён несколькими независимыми исследованиями.

К середине-концу второго десятилетия XXI века, после выхода нескольких крупных работ, в том числе базирующихся на результатах полногеномного анализа представителей ключевых таксонов, использующих данные как по яДНК, так и по мтДНК, применяющих широкий спектр филогенетических построений (Jarvis et al., 2014; Zhang et al., 2014; Burleigh et al., 2015; Prum et al., 2015; Reddy et al., 2017; Kimball et al., 2019; Kuhl et al., 2021 и др.), период пертурбаций в орнитосистематике был в основном завершён, хотя уточняющие эволюционный возраст и положение ряда систематических групп статьи продолжают выходить ежегодно. На макроуровне (отряды и выше, в значительной мере

– семейства) новая система Aves сейчас выглядит, за некоторыми исключениями, удовлетворяющей и сторонников классических (прежде всего морфологических) подходов. Пик таксономических ревизий сместился на родовой и видовой уровни (а в отряде воробьеобразных – и на уровень семейств).

Из последних статей по филогении, а также недавних работ, посвящённых систематике конкретно хищных птиц (Mindell et al., 2018) и сов (Wink et al., 2009; Salter et al., 2020), следует, что прежнее отрядное название дневных хищных птиц Соколообразные остаётся только за соколами, таким образом этот отряд (Falconiformes) включает лишь семейство соколиных. «Ядро» же дневных хищников (семейства ястребиных, скопиных, птиц-секретарей) образует отряд, названный Ястребообразными (Accipitriformes). В большинстве работ (в том числе, по полному геному) показано ранее – около 57 млн. лет – расхождение катартид с ястребообразными – (Ericson, 2008; Jarvis et al., 2014; Zhang et al., 2014 и др), что позволяет рассматривать их как сестринские, но обособленные до отрядов Cathartiiformes и Accipitriformes группы. Однако в последнее время наметилась тенденция включать катартид в ястребообразных (Prum et al., 2015, Kuhl et al., 2021 и др.), что является возвращением к «классическим» схемам. Совы восстановили свой «классический» отрядный уровень и объём.

Все отряды хищных птиц ныне входят в кроновую группу класса Aves – «высшие наземные птицы» (Telluraves, или Inopiiaves), но принадлежат к двум разным её кладам. Accipitrimorphae (Accipitriformes + Cathartiiformes) относятся к базальной радиации предположительно африканской по происхождению клады Afroaves, а Strigiformes оказались сестринскими к кроновой подгруппе Coraciimorphae=Picimorphae, (отряды птиц-мышей, куროлов, трогонообразных, птиц-носорогов, ракшеобразных и дятлообразных) той же клады. Accipitrimorphae обособились 64,5 млн. лет назад, Strigiformes – на полмиллиона лет позже. А отряд Falconiformes относятся к другой кладе – Australaves, «птиц южных материков» (Ю. Америка, Антарктида, Австралия), образуя сестринскую ветвь к её кроновой подгруппе Psittacopasserae (отряды попугаеобразных и воробьеобразных). Общие для попугаев и соколов морфологические признаки были ранее сочтены несущественными, но на самом деле свидетельствовали о родстве (правда, у сов тоже есть общие признаки с соколами и попугаями, но тех отнесли к другой кладе – Afroaves). Возраст Falconiformes оценивается в 63 млн. лет.

А первым ответвлением клады Australaves оказались южноамериканские кариамы. Кариам (семейство Cariamidae, 2 рецентных вида) и их вымерших родственников форораков (Phororacidae) традиционно

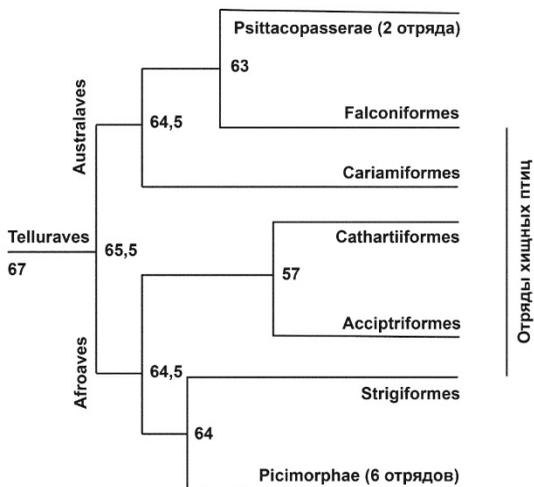
помещали в ранге подотряда *Cariamae* в отряд журавлеобразных («мусорную корзину» того времени). Поверхностное сходство кариам с птицей-секретарём объясняли сходством адаптаций (и те, и другие – бегающие хищные птицы), а огромные нелетающие форораки считались кайнозойским аналогом хищных динозавров, в бедной крупными наземными хищниками Южной Америке. Сейчас это фактически пятый отряд хищных птиц – Кариамообразные (*Cariamiformes*), возрастом не менее 64,5 млн. лет, базальный по отношению к «*Eufalconimorphae*» (*Falconiformes* + (*Psittaciformes* + *Passeriformes*)), но в некоторых работах сближаемый с *Falconiformes* (Ericson et al., 2006; Kimball et al., 2013; Jarvis et al., 2014; Prum et al., 2015). Примечательно, что ископаемых представителей кариамообразных и катартид зачастую путают (Maug, 2009), что указывает на большое сходство примитивных членов группы *Telluraves*. Учитывая, что Южная Америка является центром эколого-морфологического разнообразия соколов и очевидной родиной кариам, принадлежность обеих групп к *Australaves* почти не вызывает сомнений.

Суммируя новейшие данные, можно сказать, что все отряды «хищных птиц» (*Accipitriformes*, *Cathartiformes*, *Strigiformes*, *Cariamiformes*, *Falconiformes*), несмотря на их давнюю обособленность (ранний кайнозой, 64,5-57 млн. лет назад) оказались более сближенными, чем в классификациях Уэтмора и Сибли (схема). Относительно деталей существуют расхождения. Так, *Accipitrimorphae* иногда считают базальной кладой *Telluraves*, обособившейся до расхождения *Afroaves* и *Australaves* (Prum et al., 2015), предполагают большую удалённость совообразных от *Accipitrimorphae*, чем считалось ранее (Ducrest et al., 2020).

В любом случае, с точки зрения формальной кладистики, совы более близки к дятлам и ракшам, а соколы – к попугаям и воробьиным, чем к остальным хищным птицам. Но если считать «хищников» линиями базальной радиации древних, ещё не очень разошедшихся *Telluraves*, то они могут оказаться родственными скорее друг другу (по крайней мере, в рамках базального парафилетического макротаксона), чем другим птицам. Элементы такой трактовки присутствуют в ряде работ (Ericson et al., 2006; Hackett et al., 2008; Fjeldså, 2013; Cracraft, 2013). Не исключено, что эколого-морфологическое своеобразие «хищников» – не результат конвергенций, а скорее множественные параллелизмы – сохранение общего предкового морфотипа или реализация предковых эволюционных тенденций.

Семейства оказались наиболее устойчивыми таксонами у неворобьиных птиц, и на этом уровне у хищников в последние десятилетия наблюдается стабильность. Была предпринята лишь попытка выделить

бородача и стервятника, хорошо отличающихся от прочих грифов Старого Света, в самостоятельное семейство *Guraetidae* (напр., Степанян, 2003), а скопиных (отделившихся менее 40 млн. лет назад) периодически включают в состав ястребиных в ранге подсемейства.



На уровне подсемейств и триб ревизии более значительны. В составе ястребиных сейчас выделяют *Elaninae* (дымчатые коршуны), *Guraetinae* (бородач, стервятник, лунёвые ястребы), *Perninae* (осоеды), *Gurinae* (грифы Старого Света), *Circaetinae* (змееяды), *Lophospizinae* (хохлатые ястребы), *Harpinae* (гарпии), *Aquilinae* (настоящие орлы), *Accipitrinae* (ястребы и луны) и *Buteoninae* с трибами *Harpagini* (зубчатоклювые коршуны), *Milvini* (коршуны и орланы), *Buteonini* (канюки, ястребиные сарычи, вилохвостые коршуны). Соколиные разделены на *Herpetotherinae* (смеющиеся и лесные соколы), *Sagacarinae* (каракары) и *Falconinae* с трибами *Polihieracini* (карликовые соколы) и *Falconini* (настоящие соколы). Обе эти конструкции пока не устоялись, часть подсемейств порой понижают до триб и объединяют (Mindell et al., 2018; <http://jboyd.net/Taxo/taxo1.html>). Сипуховых делят на *Phodilinae* (рогатые сипухи) и *Tytoninae* (сипухи), совиных – на *Ninoxinae* (иглоногие совы), *Surniinae* (ястребиная сова, сычи, сычики) и *Striginae* с трибами *Otini* (совки Старого Света), *Asionini* (ушастые совы), *Megascorini* (совки Нового Света), *Pulsatricini* (очковые совы), *Strigini* (неясыти) и *Bubonini* (филины, белая и рыбные совы).

(<http://jboyd.net/Taxo/taxo1.html>). Такие трактовки связей внутри совообразных в целом выглядят убедительнее, чем существовавшие ранее.

Число родов и видов в отрядах и семействах хищных птиц продолжает увеличиваться в связи с пересмотром родственных связей и тенденциями к более дробной трактовке низших таксонов. По разным источникам сейчас принимают около 255 рецентных видов ястребиных, 65 – соколиных, 235 – совиных, 20 – сипуховых. Всё чаще выделяют второй вид скопы, обитающий в Австралии и Океании – *Pandion cristatus*.

Для России и сопредельных стран Северной Евразии в границах бывшего СССР отмечено 45 видов ястребиных (38 гнездящихся), 14 видов соколиных (11 гнездящихся), 16 видов совиных (все гнездятся) и по одному гнездящемуся виду сипух и скоп. На Дальнем Востоке широко распространены хохлатый орёл, продолжается активная экспансия сипухи в Предкавказье, Закавказье и в Крыму, взаимоотношения её южной и западной рас требуют специального изучения. Только за последние 10 лет зафиксированы залёты 4 новых для всей этой территории и 16 новых для отдельных регионов видов (https://zmmu.msu.ru/files/publications/fauna-ptic-stran-severnoj-evrazii_3.pdf).

Применительно к отечественной фауне дневных и ночных хищников, таксономические изменения коснулись целого ряда видов. Алтайский сокол (*Falco 'altaicus'*) окончательно признан конспецифичным с балобаном (*Falco cherrug*). Возможно, эта раса утратила околорядовую ранг в результате поглотительной гибридизации. Повысили свой ранг до видовой восточный лунь (*Circus spilonotos*) и восточный канюк (*Buteo japonicus*), ранее считавшиеся подвидами, соответственно, болотного луня и канюка. На основе идентификации останков, обнаруженных в 2021 г. на юго-востоке Чукотки, был впервые зарегистрирован залёт американского луня (*Circus hudsonius*), считавшегося до недавнего времени подвигом полевого луня (Зиневич, Томкович, 2023). Палеарктический полевой лунь (*Circus cyaneus*) должен считаться монотипическим видом (Oatley et al., 2015). В ходе «дробления» таксонов изменены также видовые обозначения для степного орла (теперь – *Aquila nipalensis*), ошейниковой совки (теперь – *Otus semitorques*) и иглоногой совы (теперь – *Ninox japonica*).

Хохлатого орла отнесли к роду *Nisaetus*, а не к *Spizaetus*. Ястребиный орёл (ранее – *Hieraaetus*) включён в состав рода настоящих орлов *Aquila*, тогда как подорликов в мировых сводках стали выделять из *Aquila* (на наш взгляд – неправомерно) в самостоятельный род *Clanga*. Разделение рыбного филина на островной (*Ketupa blakistoni*) и матери-

ковый (*K. doerriesi*) виды (Omote et al. 2018; Movin et al., 2022) пока выглядит дискуссионным и не принято основными мировыми систематическими списками (WGAC, <https://www.internationalornithology.org/working-group-avian-checklists>).

В род *Bubo*, помимо типичных филинов, с начала 2000-х стали включать белую сову и рыбного филина (а затем и всех рыбных филинов, 4 вида). Однако в настоящее время род *Ketupa* восстановили, с включением в него, в соответствии с иной трактовкой построенных дендрограмм, ещё 8 тропических «не-рыбных» видов филинов, ранее входивших в *Bubo* (Spiridonova, Surmach, 2018; Salter et al. 2020; Wink, Sauer-Gürth, 2021). Упразднение рода *Nyctea* и обозначение белой совы как *Bubo scandiacus* на основании преимущественного родства с виргинским филином (Wink, Heidrich, 2000) также дискуссионно и вызвано недооценкой роли периодических гибридизаций вполне сформированных ранее видов, сопровождающихся заимствованием части митохондриального генома (широко известен аналогичный случай с бурым и белым медведями).

Литература

- Зиневич Л.С., Томкович П.С., 2023. Американский лунь (*Circus hudsonius* (Linnaeus 1766), Accipitridae, Aves) – новый вид в авифауне России // Зоол. журн., Т. 102, № 11. - С. 1259–1265.
- Карташев Н.Н., 1974. Систематика птиц. - М.: Высшая школа, 342 с.
- Коблик Е.А., Архипов В.Ю., Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР. Списки видов. Онлайн-версия: https://zmmu.msu.ru/files/publications/fauna-ptic-stran-severnoj-evrazii_3.pdf
- Степанян Л.С., 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области).- М.: Наука.- 808 с.
- Boyd J. – Aves – A Taxonomy in Flux <http://jboyd.net/Taxo/taxo1.html>
- Burleigh J.G., Kimball R.T., Braun E.L., 2015. Building the avian tree of life using a large scale, sparse supermatrix // Mol. Phyl. Evol., Vol. 84, - P. 53–63.
- Chubb A.L., 2004. New nuclear evidence for the oldest divergence among neognath birds: the phylogenetic utility of ZENK (i) // Mol. Phyl. Evol., Vol. 30. - P. 140–151.
- Cracraft J., 2013. Avian higher-level relationships and classification: nonpasseriforms // The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 4th ed., V. 1, Eastbourne, UK.: xxi-xliii.
- Ducrest A.-L., Neuenschwander S., Schmid-Siegert E., Pagni M., Train C., Dylus D., Nevers Y., Vesztröcy W.A., San-Jose L.M., Dupasquier M., Dessimoz Ch., Xenarios I., Roulin A., Goudet J., 2020. New genome assembly of the barn owl (*Tyto alba alba*) // Ecol Evol., Vol. 10. - P. 2284–2298. <https://doi.org/10.1002/ece3.5991>
- Ericson P.G.P., Anderson C.L., Britton T., Britton T., Elzanowski A., Johansson U.S.,

- Kallersjo M., Ohlson J.I., Parsons T.J., Zuccon D., Mayr G., 2006. Diversification of Neaves: integration of molecular sequence data and fossils // *Biol. Let.*, Vol. 2 (4). - P. 543–547.
- Fain M.G., Houde P., 2004. Parallel radiations in the primary clades of birds // *Evolution*, Vol.58 (11). - P. 2558–2573.
- Fjeldså J., 2013. Avian classification in flux // *Handbook of the Birds of the World. Special vol.: New Species and Global Index*. - Barcelona. - P. 77–146.
- Gibb G.C., Kardailsky O., Kimball R.T., Brown E.L., Penny D., 2007. Mitochondrial genomes and avian phylogeny: complex characters and resolvability without explosive radiations // *Mol. Biol. Evol.*, Vol.24. - P. 269–280.
- Hackett Sh.J., Kimball R.T., Reddy S., Bowie R.C.K., Braun E.L., Braun M.J., Chojnowski J.L., Cox W.A., Han K.-L., Harshman J., Huddleston C.J., Marks B.D., Miglia K.J., Moore W.S., Sheldon F. H., Steadman D.W., Witt C.C., Yuri T., 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history // *Science*, Vol.320 (5884). - P. 1763–1768.
- Jarvis E. J., Mirarab S., Aberer A.J., Li B., Houde P. et al., 2014. Wholegenome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds // *Science*, Vol.346 (6215). - P. 1320–1331.
- Johansson U.S., Parsons T.J., Irestedt M., Ericson P.G.P., 2001. Clades within the 'higher land birds', evaluated by nuclear DNA sequences // *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, Vol. 39. - P. 37–51.
- Kimball R.T., Oliveros C.H., Wang N., White N. D., Barker F.K., Field D.J., Ksepka D.T., Chesser R.T., Moyle R.G., Braun M.J., Brumfield R.T., Faircloth B.C., Smith B.T., Braun E.L., 2019. A Phylogenomic Supertree of Birds // *Diversity*, Vol. 11 (7). 109.
- Kimball R.T., Wang N., Heimer-McGinn V., Ferguson C., Braun E.L., 2013. Identifying localized biases in large datasets: a case study using the avian tree of life // *Mol. Phyl. Evol.*, Vol. 69. - P. 1021–1032.
- Kuhl H., Franki-Vilches C., Bakker A., Mayr G., Nikolaus G., Boerno S.T., Klages S., Timmermann B., Gahr M., 2021. An Unbiased Molecular Approach Using 3'-UTRs Resolves the Avian Family-Level Tree of Life // *Mol. Biol. Evol.*, Vol. 38. - P. 108–127.
- Ligon J.D., 1967. Relationships of the cathartid vultures // *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, Vol. 651. - 26 p.
- Mayr G., 2009. Paleogene fossil birds. - Berlin, Heidelberg. - 262 p.
- Mindell D.P., Fuchs J., Johnson J.A., 2018. Phylogeny, Taxonomy, and Geographic Diversity of Diurnal Raptors: Falconiformes, Accipitriformes, and Cathartiformes. - Springer International Publishing AG, Berkeley, CA, USA. - 32 p.
- Mindell D.P., Sorenson M.D., Huddleston, C.J., Miranda H.C., Knight A., Sawchuk S.J., Yuri T., 1997. Phylogenetic relationships among and within select avian orders based on mitochondrial DNA // *Avian molecular evolution and systematics*. San Diego. - P. 214–247.
- Movin N., Gamova T., Surmach S.G., Slaght J.C., Kisleiko A.A., Eaton J.A., Rheindt F.E., 2022. Using bioacoustic tools to clarify species delimitation within the Blakiston's Fish Owl (*Bubo blakistoni*) complex // *Avian Research*, Vol. 13: 100021.

- Oatley G., Simmons R.E., Fuchs J., 2015. A molecular phylogeny of the harriers (*Circus*, Accipitridae) indicate the role of long distance dispersal and migration in diversification // Molecular Phylogenetics and Evolution, Vol. 85.- P.150–160.
- Omote K., Surmach S.G., Kohyama T.I., Takenaka T., Nishida C., Masuda R., 2018. Phylogeography of continental and island populations of Blakiston's fish-owl (*Bubo blakistoni*) in northeastern Asia // J. Raptor Res., Vol. 52. - P. 31–41.
- Pacheco M.A., Battistuzzi F.U., Lentino M., Aguilar R.F., Kumar S., Escalante A.A., 2011. Evolution of modern birds revealed by mitogenomics: Timing the radiation and origin of major orders // Mol. Biol. Evol., Vol. 28. - P. 1927–1942.
- Pratt R.C., Gibb G.C., Morgan-Richards M., Phillips M.J., Hendy M.D., Penny D., 2009. Toward resolving deep Neoaves phylogeny: data, signal enhancement, and priors // Mol. Biol. Evol., Vol. 26. - P. 313–326.
- Prum R.O., Berv J.S., Dornburg A., Field D.J., Townsend J.P., Lemmon E.M., Lemmon A.R., 2015. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing // Nature, Vol. 526 (7574).- P.569–573.
- Reddy S., Kimball R.T., Pandey A., Hosner P.A., Braun M.J., Hackett Sh.J., Han K.-L., Harshman J., Huddleston Ch.J., Kingston S., Marks B.D., Miglia K.J., Moore W.S., Sheldon F.H., Witt Ch.C., Yuri T., Braun E.L., 2017. Why Do Phylogenomic Data Sets Yield Conflicting Trees? Data Type Influences the Avian Tree of Life more than Taxon Sampling // Syst. Biol., Vol. 66 (4).- P.857–879.
- Salter J.F., Oliveros C.H., Hosner P.A., Manthey J.D., Robbins M.B., Moyle R.G., Brumfield R.T., Faircloth B.C., 2020. Extensive paraphyly in the typical owl family (Strigidae) // Auk, Vol. 137. - P. 1–15.
- Sibley Ch.G., Ahlquist J.E., 1990. Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. - New Haven–London. - 976 p.
- Sibley Ch.G., Monroe B.L. jr., 1990. Distribution and Taxonomy of Birds of the World. - New Haven–London. - i-xxiv; 1111 p.
- Spiridonova L.N., Surmach S.G., 2018. Whole mitochondrial genome of Blakiston's Fish Owl *Bubo (Ketupa) blakistoni* suggests its redescription in the genus *Ketupa* // Russ. J. Genet., Vol. 54. - P. 369–373, <https://doi.org/10.1134/S1022795418030134>
- WGAC – Working Group Avian Checklists: <https://www.internationalornithology.org/working-group-avian-checklists>
- Wetmore A., 1960. A classification for the birds of the world // Smiths. Miscel. Coll., Vol. 139 (1). - P. 1–37.
- Wink M., Heidrich P., 2000. Molecular systematics of owls (Strigiformes) based on DNA-sequences of the mitochondrial cytochrome b gene // Raptors at Risk: Proceedings of the V World Conference on Birds of Prey and Owls. - London. - P. 819–828.
- Wink M., El-Sayed A-A., Sauer-Gürth H., Gonzalez J., 2009. Molecular phylogeny of owls (Strigiformes) inferred from DNA sequences of the mitochondrial cytochrome band the nuclear RAG-1 gene // Ardea, Vol. 97(4). - P. 581–591.
- Wink M., Sauer-Gürth H., 2021. Molecular taxonomy and systematics of owls (Strigiformes) - an update // Airo, Vol. 29. - P. 487–500.
-