

УДК 598.279(4/5)

РОЛЬ ХИЩНИКОВ В ФОРМИРОВАНИИ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ПТИЦ. 4. “ПАРАДОКС ХИЩНИЧЕСТВА” В ГОРОДАХ И ЕГО ВЕРОЯТНЫЕ ПРИЧИНЫ

© 2022 г. Н. С. Морозов*

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

**e-mail: morozovn33@gmail.com*

Поступила в редакцию 08.10.2020 г.

После доработки 16.06.2021 г.

Принята к публикации 20.06.2021 г.

Феномен повышенной плотности и довольно высокой успешности размножения видов-жертв в условиях высокой плотности населения, а нередко и внушительного видового богатства хищников, о котором шла речь в предыдущем сообщении, наблюдается не только в российских городах. В последние два десятилетия он обсуждается на примере птиц и млекопитающих, населяющих американские и западноевропейские урболандшафты, под названием “парадокс хищничества в городах”. Цель настоящего, заключительного сообщения – рассмотрение причин данного явления. Наиболее правдоподобное объяснение этого парадокса – в городах ослаблен удельный прессинг хищников (в пересчете на одну особь, пару или попытку размножения видов-жертв) благодаря наличию и доступности дополнительных, в том числе альтернативных, кормов для хищников. Для таких хищников, как врановые птицы и чайки, этим дополнением служат, в том числе, антропогенные корма. Для более специализированных хищников основным дополнением к обычному набору видов-жертв и заменителем некоторых из них (урбофобов) становятся в первую очередь полные и некоторые частичные синантропы, многочисленные в городах. Такие виды, как сизый голубь, домовый воробей, серая крыса и др., поневоле “принимающие на себя” значительную часть прессинга со стороны городских хищников, очевидно, упрощают процесс освоения урболандшафтов для других видов-жертв. Некоторые синурбисты также становятся частой добычей. Сверх того, абиотическая среда современных городов (электрическое освещение, более мягкий климат, конструктивные особенности зданий) предоставляет хищникам дополнительные возможности для добывания корма. По всей видимости, в некоторых случаях значимый вклад в ослабление пресса хищничества вносят и “виды-покровители” – в первую очередь из числа самих хищников, а также такие, как рябинник. Благодаря их жесткому оборонительному поведению против хищников другие виды, поселившиеся по соседству с ними, оказываются под некоторой защитой. Однако ценотическая значимость “покровительства”, особенно в городских условиях, пока исследована слабо.

Ключевые слова: урбанизация, городская экология, экология питания, межвидовые взаимодействия, отношения “хищник–жертва”, прессинг хищничества, антропогенные корма, синантропы, синурбисты, комменсализм, защитные гнездовые ассоциации, паразитизм, отношения “хозяин–паразит”, синэргистические эффекты

DOI: 10.31857/S0044513422020064

Данное сообщение завершает серию публикаций, посвященных специфике отношений между птицами и хищниками в городских ландшафтах (Морозов, 2021, 2021a, 2022). В первом сообщении были вкратце подытожены сведения о составе видов-урбанистов и о процессе быстрого формирования своеобразных городских популяций, который известен как синурбизация и который в последние 50–70 лет приобрел внушительные масштабы (Морозов, 2021). Обзор литературы показывает, что в освоении урболандшафтов добиваются успеха птицы и млекопитающие из разных отрядов и семейств, представители многих экологиче-

ских групп, занимающие разное положение в пищевых цепях, виды с разной степенью социальной и пластичности поведения.

Изученность механизмов синурбизации, особенно синэкологических аспектов этого процесса, пока оставляет желать лучшего. Например, непонятно, почему на природных территориях городов появлению и длительному (со)существованию в период размножения сверхплотных поселений синурбистов, в том числе потенциальных конкурентов, не препятствуют те ценотические факторы, которые в биотопах природных ландшафтов

удерживают плотность населения этих же видов на более низких уровнях. Отсутствие или низкую численность в городах некоторых ключевых видов хищников часто называют одной из главных исходных причин формирования повышенных локальных плотностей гнездования птиц-урбанистов. Однако в городах высока численность кошек, собак, крыс. Среди синурбистов немало хищников. Некоторые из них, в частности птицы-орнитофаги, достигают в городах не только высокой плотности населения, но и значительных показателей успешности размножения.

Во втором сообщении обсуждались альтернативные гипотезы об ослаблении и усилении прессинга хищников в урболандшафтах (Морозов, 2021а). Было показано, что сведения о репродуктивных потерях видов-жертв, обусловленных деятельностью хищников в городах, противоречивы. В пользу и против каждой из гипотез свидетельствует, прямо или косвенно, немало доводов и фактов. Разные группы видов-жертв (например, дуплогнездники и открыто гнездящиеся) в разной степени уязвимы перед теми или иными разорителями гнезд, поэтому в одном и том же городе потери могут быть понижены у одних видов и повышены у других. Судить о правильности мнений применительно к прессингу, оказываемому хищниками на взрослых особей видов-жертв, пока не представляется возможным из-за острой нехватки фактических данных.

Для изучения специфики отношений “хищник-жертва” в урболандшафтах очевидный интерес представляют те города, в которых синурбизация у ключевых видов хищников началась раньше, чем у видов-жертв, или одновременно с ними. В предыдущем сообщении автор попытался оценить итоги подобной последовательности событий в некоторых российских городах (Морозов, 2022). В результате был сделан вывод о том, что формирующиеся или уже сформировавшиеся городские популяции некоторых важных хищников не являются трудно преодолимым препятствием для синурбизации ряда жертв, в том числе и открыто гнездящихся видов, чьи кладки и птенцы особенно доступны для разорителей гнезд, таких как врановые птицы. У некоторых видов-жертв не только плотность, но и доля успешных гнезд в городских биотопах оказывается сравнительно высокой или, во всяком случае, не низкой.

Сочетание повышенной плотности и довольно высокой успешности размножения видов-жертв с высокой плотностью населения, а нередко и с внушительным видовым богатством хищников наблюдается не только в российских городах. В последние два десятилетия этот феномен обсуждается на примере наземных позвоночных (главным образом птиц и млекопитающих), населяющих американские и западноевропейские урбо-

ландшафты, как своего рода парадокс (Sorace, 2002; Shochat, 2004; Shochat et al., 2006; Rodewald et al., 2011; Buxton, Benson, 2015; Seress, Liker, 2015; Rivera-López, MacGregor-Fors, 2016; Marzluff, 2017; Eötvös et al., 2018; Grade et al., 2021), в том числе под названием “парадокс хищничества в городах” (Stracey, 2011; Fischer et al., 2012; Stracey, Robinson, 2012; Rodewald, Gehrt 2014; Jokimäki et al., 2020; Gámez et al., 2021; Mirkin et al., 2021).

Например, многие британские города, в частности Лондон (The Breeding Birds ..., 2002; Self, 2014; Woodward et al., 2017), имеют богатое население птиц, хотя избылуют хищниками, о чем упоминалось ранее на примере некоторых хищных млекопитающих (Морозов, 2021а; см. также Sims et al., 2008). Английские орнитологи и териологи практически не употребляют термин “синурбисты”, но сути это не меняет. На Британских островах городские популяции многих видов птиц, например перепелятника (*Accipiter nisus*), вяхиря (*Columba palumbus*), кольчатой горлицы (*Streptopelia decaocto*), обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*), сороки (*Pica pica*), европейской черной вороны (*Corvus corone corone*), крапивника (*Troglodytes troglodytes*), лесной завирушки (*Prunella modularis*), зарянки (*Erithacus rubecula*), черного (*Turdus merula*) и певчего (*T. philomelos*) дроздов, дерябы (*Turdus viscivorus*), лазоревки (*Parus caeruleus*), большой синицы (*P. major*), зеленушки (*Chloris chloris*) и др., характеризуются сравнительно высокими или повышенными локальными плотностями гнездования (Mason, 2000; Tratalos et al., 2007; Fuller et al., 2009; Evans et al., 2009a, 2011 и др.).

Проверка гипотез о механизмах парадокса хищничества и всего комплекса представлений о специфике процессов в системе “хищники-жертвы” в городах на конкретных данных, “с цифрами на руках”, — актуальная задача для будущих исследований, которую вряд ли удастся решить за короткое время. Например, во втором сообщении отмечались методические трудности изучения прессинга хищников на взрослых птиц, в особенности — вычленения потерь, обусловленных нападениями хищников, из показателей общей смертности взрослых особей видов-жертв в городских и негородских ландшафтах (Морозов, 2021а). В результате — почти полное отсутствие таких сведений, хотя бы по некоторым видам-жертвам. Между тем для проверки синэкологических гипотез необходимы многолетние данные о плотности населения, продуктивности размножения, причинах смертности, спектрах питания и др. на модельных территориях одновременно у многих видов.

Цель настоящего сообщения — обсудить наиболее вероятные причины парадокса хищничества в городах. Некоторые специалисты объясняют это явление своеобразной структурой трофических пирамид и пищевых сетей в урболандшафтах, точнее —

нарушением жесткой зависимости между трофическими уровнями. По их мнению, нарушение происходит вследствие поступления извне дополнительных кормовых ресурсов (собственно антропогенных, а также кормов, появляющихся благодаря возрастанию биологической продуктивности некоторых городских биотопов в результате деятельности человека) на нижние уровни (bottom-up effect) и ослаблением удельного прессинга хищников (top-down effect) (Shochat, 2004; Shochat et al., 2006; Fischer et al., 2012; Seress, Liker, 2015). При этом многие исследователи указывают на частое отсутствие в городах хищников высшего трофического уровня. Оно приводит к экологическому высвобождению не крупных хищников “среднего” трофического уровня, делает возможным рост их численности в городах выше обычного (Crooks, Soulé, 1999; Fischer et al., 2012; Rodewald, Gehrt 2014; Seress, Liker, 2015 и др.). Однако, согласно данной системе предположений, даже в таких случаях благодаря антропогенным кормовым ресурсам и повышенной суммарной плотности/биомассе видов-жертв (см. ниже), а возможно и благодаря пониженной эффективности некоторых хищников-урбанистов, зачастую происходит не усиление, а ослабление удельного прессинга хищников. Плотность населения хищников повышена, а давление с их стороны в пересчете на особь, пару и/или гнездо видов-жертв, напротив, понижено (Shochat, 2004; Fischer et al., 2012).

Доводы и факты “за” и “против” представления об ослаблении прессинга хищников на популяции жертв в городах были рассмотрены нами во втором сообщении (Морозов, 2021а). Вообще говоря, (сверх)высокие плотности населения видов-жертв уже сами по себе дают основание предполагать не повышенные, а в среднем пониженные или умеренные относительные потери среди потомства и взрослых особей, в том числе – из-за хищников, если только большие потери не компенсируются, например, иммиграцией. Однако трудно вообразить, что у большинства синурбистов, представляющих виды с очень разной биологией, в том числе такие, которые не используют напрямую антропогенные ресурсы, из года в год сверхвысокие плотности гнездования формируются не за счет воспроизводства в пределах самого урболандшафта, а благодаря “сверхпритоку” особей извне. Более того, само своеобразие городских популяций, усиление их поведенческих и экологических признаков в ходе синурбизации свидетельствуют о том, что пополнение этих популяций осуществляется преимущественно за счет особей, появляющихся на свет и развивающихся в урбанизированной среде.

Ранее нами приводились примеры очень высокой разоряемости гнезд черного дрозда хищниками в трех парках Манчестера в Англии (Groom, 1993) и в одном из парков Щецина в Польше

(Wysocki et al., 2004; Wysocki, 2005, 2005a). Однако, во-первых, плотность гнездования черного дрозда в этих парках (4.7–8.9 пар/10 га в Манчестере и 10–14 пар/10 га в парке им. С. Ковнаса в Щецине) была как раз не очень высокой по английским и центральноевропейским меркам (см. Морозов, 2021), а во-вторых, неизвестно, были ли такие гнездовые потери типичны внутри этих двух городов или носили исключительный, локальный характер. Во всяком случае, низкая доля успешных гнезд в парках Манчестера (~5%) была нетипична, “антирекордна” среди британских показателей успешности гнездования вида (28–44%), полученных в других городах и в сельских районах (Groom, 1993). Большие потери у черного дрозда также могли быть характерны лишь для определенного периода формирования популяций хищников в этих городах. Последнее предположение – очередное напоминание об исключительной важности многолетних исследований (Tomiałojć, 2011).

Все же многочисленность в городах некоторых видов врановых птиц, кошек, собак и еще ряда хищников – очевидный факт (Eötvös et al., 2018; Jokimäki et al., 2020), с которым представление об ослаблении прессинга хищников и подтверждающие его сведения, казалось бы, не согласуются. Благодаря чему прессинг может быть ослаблен?

Наиболее правдоподобное предположение – благодаря наличию и доступности дополнительных, в том числе альтернативных кормовых ресурсов для хищников, причем и для всеядных раторителей гнезд, и для тех, которые добывают главным образом взрослых птиц (Chace, Walsh, 2006; Rodewald et al. 2011; Fischer et al., 2012; Rodewald, Gehrt 2014; Барановский, Иванов, 2016 и др.). “Кормовые субсидии” предоставляются как непосредственно в форме антропогенных кормов, которые поедаются хищниками или/и их жертвами, так и опосредованно в форме тех ресурсов и человеческой деятельности, которые повышают биологическую продуктивность городских местообитаний (например, внесение органических удобрений на озеленяемых территориях). Кроме того, абиогическая среда современных городов предоставляет хищникам некоторые дополнительные возможности для добывания не только антропогенных, но и “традиционных” кормов. Наконец, некоторый вклад в ослабление прессинга хищничества в урболандшафтах могут вносить “виды-покровители”, в частности, из числа самих хищников.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ КОРМОВЫЕ РЕСУРСЫ

Очевидно, что для некоторых хищных и всеядных млекопитающих, ястребиных птиц, чаек и врановых, этими ресурсами являются, в том числе, и антропогенные корма. Имеются ввиду отхо-

ды мясозаготовки, сбитые на дорогах животные, пищевые отбросы, корма для домашних животных, те продукты, которыми горожане осознанно подкармливают диких животных, и т.п. (см., например, Galushin, 1971; Fedriani et al., 2001; Jerzak, 2001; Marzluff et al., 2001; Contesse et al., 2004; Kristan et al., 2004; Marzluff, Neatherlin, 2006; Urban carnivores ..., 2010; Kumar et al., 2014; Newsome et al., 2014; Lewis et al., 2015; Барановский, Иванов, 2016; Furst et al., 2018; Kövér et al., 2019). Разумеется, антропогенные корма далеко не всегда оказываются безвредным и полноценным дополнением, тем более заменителем, естественных кормов (Annett, Pierotti, 1999; Murray et al., 2015, 2016; Seress, Liker, 2015), и в подобных случаях его активные потребители загоняют себя в экологическую ловушку.

Многие антропогенные корма потребляются (главным образом) не хищниками, а видами-жертвами. Однако места скопления таких кормов, например кормушки для мелких птиц, весьма привлекательны для хищников тем, что возле них концентрируется их потенциальная добыча. Так, в Англии в пригородном парке возле Рединга были получены, правда с применением искусственных гнезд с перепелиными яйцами (закрепленных на ветвях на высоте 1–2 м), подтверждения того, что вблизи используемых кормушек (на расстоянии ~5 м) может возрастать разоряемость кладок неспециализированными хищниками. Основными разорителями искусственных гнезд оказались сорока, сойка (*Garrulus glandarius*) и, реже, каролинская белка (*Sciurus carolinensis*) (Hanmer et al., 2017).

Для более специализированных хищников в урболандшафтах основным дополнением к обычному набору видов-жертв и заменителем некоторых из них (урбофобов и т.п.) оказываются в 1-ю очередь полные и некоторые частичные синантропы – в силу их “изначальной” многочисленности (Frimer, 1989, 1989a; Goszczyński et al., 1993; Št’astný et al., 2005; Solonen, Ursin, 2008; Cava et al., 2012; Newsome et al., 2014; Dykstra, 2018; Solonen et al., 2019). Есть основания предполагать, что поневоле “принимая на себя” значительную часть пресинга со стороны хищников, они упрощают процесс освоения городов другим видам-жертвам.

Например, синантропная форма сизого голубя (*Columba livia f. domestica*) играет ключевую роль в питании городских популяций, а также мигрирующих и зимующих в урболандшафтах особей сапсана (*Falco peregrinus*) (Формозов, 1947; Гавриленко, 1970; Cade, Bird, 1990; Ratcliffe, 1993; Luniak, 1995; Cade et al., 1996; Rejt, 2001; Serra et al., 2001; Drewitt, Dixon, 2008; Fraissinet, De Rosa, 2010; Drewitt, 2014; Калякин, 2009, 2014, 2015; Калякин, Брунова, 2018, 2019) и номинативного подвида тетеревиатника (*Accipiter gentilis*) (Гавриленко, 1970;

Белик, 2003; Матус, 2003; Rutz, 2004; Rutz et al., 2006, 2006a; Красная книга города Москвы, 2011; Калякин, 2014; Барановский, Иванов, 2016; Solonen et al., 2019), а в некоторых городах – существенную роль в питании других хищников. Например, в г. Терре-Хот на западе штата Индиана в США его доля в добыче ястреба Купера (*Accipiter cooperii*) в течение двух зим (1999–2001 гг.) составила 21% по числу особей (Roth, Lima, 2003). В Дели среди добычи индийского черного коршуна (*Milvus migrans govinda*), принесенной в гнезда в 2013 г., сизарь составил 13% по числу объектов и 16% по массе (Kumar et al., 2014). В Павии в Северной Италии во 2-й половине 1980-х гг. на этого голубя приходилось по массе 18% годового рациона серых неясытей (*Strix aluco*) (Galeotti et al., 1991). В прошлом на тетеревиатника возлагались надежды в плане ограничения численности серой вороны (*Corvus cornix*) в Москве и ближнем Подмоскowie (например, см. Самойлов, 1984), которые не вполне оправдались, в том числе, вероятно, и по причине изобилия сизаря как более привлекательной жертвы. Собственно, и сама серая ворона (Рахилин, 2002; Нумеров, Бардин, 2013), как и некоторые другие представители рода *Corvus* (например, Курдюков, 2014; Резанов А.А., Резанов А.Г., 2017), с большей или меньшей результативностью охотятся на сизых голубей.

Иногда сизарь бывает внушительно представлен даже в городском рационе не крупных видов хищных птиц, таких как обыкновенная пустельга (*Falco tinnunculus*) (Yalden, 1980; Št’astný et al., 2005; Sumasgutner et al., 2013, 2014) и сипуха (*Tyto alba*) (Campbell et al., 1987). В Праге в 1986–1989 гг. сверхплотная (в среднем ~3 пары/км²) популяция обыкновенной пустельги существовала в первую очередь за счет обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*): в годовом рационе в целом 51% по числу особей. Однако многим соколам приходилось летать на значительные расстояния, например на пригородные поля, чтобы добывать этого грызуна. Незадолго до вылета птенцов, когда потребление ими пищи существенно возрастало, родители не могли себе позволить дальних полетов за кормом, и многие были вынуждены охотиться на обитавших по соседству птиц, таких как домовый воробей (*Passer domesticus*), черный дрозд и птенцы сизого голубя. Позже, в августе и сентябре, обычным зрелищем становились совместные нападения взрослых и молодых пустельг на молодняк и насиживающих самок сизаря (Št’astný et al., 2005 и источники в этом очерке).

Домовый воробей в городах – значимый, а иногда преобладающий по числу особей вид в рационах ряда видов хищников, в частности перепелятника (Frimer, 1989; McGrady, 1991; Bell et al., 2010; Seress et al., 2011; Барановский, Иванов, 2016), ястреба Купера (Cava et al., 2012), дербника (*Falco columbarius*) (James, 1988; Sodhi et al., 1990,

1992; Sodhi, Oliphant, 1993), чеглока (*Falco subbuteo*) (Fiuczynski, 1988; Fiuczynski et al., 2010), обыкновенной пустельги (Yalden, 1980; Romanowski, 1996; Kübler et al., 2005 и др.), серой неясыти (Harrison, 1960; Bogucki, 1967; Wendland, 1980; Galeotti et al., 1991; Goszczyński et al., 1993; Zalewski, 1994; Schulz, Massow, 1998 и др.), ушастой совы (*Asio otus*) (von Dathe, 1988), сипухи (Campbell et al., 1987; Milchev et al., 2006) и даже отдельных пар сапсана (до 12% по числу добытых особей) (Sommer, 1989, цит. по: Luniak, 1995). Отметим, что первое место домового воробья в добыче перепелятника констатировалось не только для отдельных городов, но и в масштабе целых областей Западной и Центральной Европы, характеризующихся высокой плотностью людского населения (Frimer, 1989; Newton, 2010).

Как подчеркивалось ранее (Морозов, 2021а), сдвиги в сторону орнитофагии при обитании в городах у таких хищников, как обыкновенная пустельга, серая неясыть и сипуха — это чаще всего следствие высокой доли именно домового воробья в их добыче. Однако существенное уменьшение его численности, произошедшее во многих европейских городах в последние десятилетия, местами, по-видимому, отразилось на рационах этих хищников. В некоторых случаях они изменились в обратном направлении, а именно в направлении увеличения доли мышевидных грызунов (Milchev et al., 2006; Gryz, Krauze-Gryz, 2019). Автор еще коснется этого вопроса ниже на примере серой неясыти.

Серая крыса (*Rattus norvegicus*) в урбанизированных ландшафтах нередко/периодически играет существенную роль в питании сов, например ушастой совы (Pirovano et al., 2000) и серой неясыти (Galeotti et al., 1991; Ranazzi et al., 2001; Gryz, Krauze-Gryz, 2019; см. также Grzędzicka et al., 2013), в частности, в Москве (рис. 1) и ближнем Подмосковье (Шариков и др., 2009; Sharikov, Makarova, 2014; Калякин, 2011, 2012, 2014, 2015; Калякин В.Н. и др., 2015; Артамонов, Калякин, 2019 и др.). В рационе длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis*), жившей зимой 2009/2010 гг. в лесном массиве Главного ботанического сада РАН в Москве, доля пасюка составила почти 8% по числу особей и четверть по массе (Калякин, 2010). Филин (*Bubo bubo*) в тех областях Евразии, где участки его обитания заходят в урбанизированные ландшафты, добывает этого грызуна, местами наряду с черной крысой (*Rattus rattus*), в больших количествах (Marchesi et al., 2002; Sándor, Ionesco, 2009; Shin et al., 2013). На окраине г. Хургада на востоке Египта добыча пары пустынных филинов (*Bubo ascalaphus*), выкармливавших трех птенцов, состояла из серой крысы на 66% по числу особей и на 89% по массе; еще 12% всех съеденных ими жертв оказались домовыми мышами (*Mus musculus*) (Sándor, Moldován, 2010).

На юго-западе Британской Колумбии в Канаде — в агломерации городов Ванкувер, Ричмонд, Бернаби и др. — в ряде точек в пределах 847 км² доля серой и черной крыс в добыче виргинского филина (*Bubo virginianus*) варьировала от 1 до 43%, положительно коррелируя с относительной площадью городской застройки на участках обитания этого хищника (от 0 до 93%) (Hindmarch, Elliott, 2014). Аналогичная корреляция там недавно выявлена также у сипухи (относительная площадь застройки от 0 до 95%, доля крыс в добыче от 0 до 37%) (Hindmarch, Elliott, 2015) и полосатой неясыти (*Strix varia*) (площадь застройки от 54 до 90%, доля крыс от 28 до 83%) (Hindmarch, Elliott, 2015a). Прежде рацион сипухи в Ванкувере на 26.5% по числу особей и более чем на 60% по массе состоял из серой крысы (Campbell et al., 1987).

Даже в добыче индийского черного коршуна в Дели, которая в гнездовой период 2012–2013 гг. состояла в основном из отходов мясозаготовки и мясопереработки, а также из сизых голубей и некоторых других птиц, серая крыса составила 9% по числу объектов и ~18% по массе (Kumar et al., 2014).

Реже ключевые роли в качестве альтернативной добычи играет домовая мышь, вероятно, вследствие меньшей доступности для хищников, обусловленной ее образом жизни, но иногда такое все-таки наблюдается. В том же Ванкувере в рационе сипухи четыре десятилетия тому назад она численно преобладала (42.5%), существенно опережая в этом отношении даже серую крысу (Campbell et al., 1987). Спектр питания резко отличался от спектров в негородских ландшафтах Британской Колумбии, где эта сова кормится преимущественно полевками, в основном полевкой Таунсенда (*Microtus townsendii*) (Campbell et al., 1987; Hindmarch, Elliott, 2015). Однако в последнее время на территории городской агломерации, включающей Ванкувер, домовая мышь уже не имела существенного значения в питании сипухи (Hindmarch, Elliott, 2015).

В рационе ушастых сов, зимовавших в населенных пунктах Ставропольского края в 2000–2003 гг., домовая мышь занимала по числу объектов, как правило, одно из первых трех мест, чаще всего — второе после видов-двойников обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* s. l.), хотя в некоторых поселках в некоторые зимы играла незначительную роль или отсутствовала. В самом Ставрополе (зимой 2002/2003 г.), где она уступила также малой лесной мыши (*Apodemus uralensis*), ее доля в питании составила 8.5%, в поселке городского типа Солнечнодольск — 13–29%, а в крупных селах в отдельные зимы достигала 36–48% (Шариков, 2006).

Во многих городах важную роль в питании хищников играют и те частичные синантропы, которые (пока?) не считаются синурбистами, хо-



Рис. 1. Взрослая ушастая сова (справа) принесла птенцу молодую серую крысу с аномалией хвоста (территория МГУ, Воробьевы горы, Москва, 24 апреля 2008 г.; фото автора, вид грызуна определен по серии снимков Б.И. Шефтелем). По расчетам, откладка яйца, из которого вылупился этот птенец, произошла в 1-й или во 2-й декадах февраля.

тя и достигают там высоких плотностей (см. Морозов, 2021): черный стриж (*Apus apus*), полевой воробей (*Passer montanus*) и др. Например, в Рязани в добыче перепелятника (1998–2015 гг.) в гнездовой период полевой воробей резко превалировал (41% по числу особей) над несколько более многочисленным домовым воробьем (11%), как и над зябликом (*Fringilla coelebs*) (12%), не говоря уже об остальных видах, а в зимнем рационе практически одинаковые лидирующие позиции занимали оба вида воробьев (22 и 20%, соответственно) и большая синица (22%) (Барановский, Иванов, 2016). В пригороде Орхуса в Дании в 1984–1987 гг. полевой воробей занимал в добыче этого ястреба в период гнездования второе место, но домовому воробью уступал ненамного (16 против 22% по числу особей) (Frimer, 1989).

Черный стриж местами играет заметную роль в летнем питании некоторых пар сапсана (7–14% по числу добытых особей) (Sömmer, 1989, цит. по: Luniak, 1995; Rejt, 2001; Serra et al., 2001; Drewitt, Dixon, 2008), обыкновенной пустельги (см. ниже)

(Piattella et al. 1999; Št'astný et al., 2005; Mikula et al., 2013) и серой неясыти (Galeotti et al., 1991). В культурных ландшафтах, населенных чеглоком, стриж, по всей видимости, занимает одно из первых мест в летней добыче этого сокола (см. Parg, 1985; Fiuczynski, 1988; Fiuczynski et al., 2010; Sergio, Bogliani, 1999; Николаев, 2008 и др.).

Резонно ожидать, что синурбисты и некоторые другие частичные синантропы из тех, которые преуспевают в городах, со временем, по мере роста плотности их населения, также будут становиться все более значимыми компонентами в рационах городских хищников (см., например, Sasvári, Hegyi, 1998; Lesiński et al., 2021). Их роль как добычи может возрасти еще больше, если численность полных синантропов по каким-то причинам сильно сократится, как это происходит, например, в последние десятилетия с домовым воробьем во многих европейских городах (De Laet, Summers-Smith, 2007; Shaw et al., 2008; Bell et al., 2010; De Coster et al., 2015; Węgrzynowicz, 2017 и др.). Действительно, в литературе появляется

все больше примеров существенной и даже ключевой роли синурбистов в качестве жертв.

Так, в Гамбурге в добыче тетеревиатника в гнездовой период на 1-м месте по числу особей и массе занимает сизый голубь, но 2-е и 3-е места принадлежат синурбистам: сороке и черному дрозду, соответственно. Кроме того, по массе более 17% пришлось на долю еще одного синурбиста — дикого кролика (*Oryctolagus cuniculus*) (Rutz, 2004). В добыче перепелятника в пригороде Орхуса в Дании в период гнездования в 1980-е гг. третье место (12% по числу особей) занимала большая синица (Frimer, 1989). Как уже упоминалось, она же, наряду с двумя видами воробьев, превалирует в зимнем рационе перепелятника в Рязани (Барановский, Иванов, 2016). В составе добычи, принесенной ястребами Купера гнездовым птенцам на юге штата Аризона (1999 и 2000 гг.), суммарная доля по числу особей трех местных, но явно тяготеющих к городскому ландшафту видов горлиц — плачущей, белокрылой (*Zenaida asiatica*) и инкской (*Columbina inca*) — составила в г. Тусон 57%, тогда как за городом — лишь 4% (Estes, Mannan, 2003). Плачущая горлица местами играет заметную роль в питании этого ястреба и зимой, например — в г. Терре-Хот в Индиане, о чем см. выше (Roth, Lima, 2003).

В континентальной Европе и на Британских островах обыкновенный скворец местами составляет важную часть рациона городских сапсанов (Sömmer, 1989, цит. по Luniak, 1995; Leonardi, Mannino, 2007; Drewitt, Dixon, 2008), особенно в гнездовой период — до 19% в Эксетере на юго-западе Англии (Drewitt, Dixon, 2008) и 18% в Берлине (Schneider, Wilden, 1994, цит. по: Drewitt, Dixon, 2008). В Берлине среди жертв этого сокола в 1986–1989 гг. он даже оказался на первом месте (15%) по числу особей, а по массе — на втором месте (12%) после сизаря (31%) (Sömmer, 1989, цит. по: Luniak, 1995). Заметим, что по данным на 1990 г. скворец был очень широко распространен на территории этого города и занимал шестое место по численности (~31 тысяча пар) среди гнездящихся видов, уступая лишь черному дрозду и четырем более мелким видам воробьиных (Witt, 2005). В некоторых городах Германии скворец играет значительную роль и в питании тетеревиатника в гнездовой период — до 10% в 1980-е гг. и до 16% в 1999–2001 гг. по числу особей в Берлине (Rutz et al., 2006). В Риме весной и летом 1998–1999 гг. скворец составлял существенную часть рациона серой неясыти (Ranazzi et al., 2001). Он в огромных количествах зимует в этом городе (в начале 2000-х гг. зимняя численность превысила два миллиона особей), а в последние десятилетия прошлого века стал там и обычным гнездящимся видом (в 1980-е—начале 1990-х гг. плотность в парках 3.6–8.8 пар/10 га) (Cignini, Zapparoli, 2005),

В Северной Америке, куда обыкновенного скворца интродуцировали более столетия назад и где его относят скорее не к частичным, а к полным синантропам (Johnston, 2001), он местами также является важным компонентом рационов городских хищников. Например, в г. Терре-Хот в Индиане в зимние сезоны 1999–2001 гг. скворец занял первое место по числу нападений на него (52%) и по числу особей в рационе (56%) ястреба Купера. Он “оставил позади” сизого голубя (19% нападений и 21% добытых особей) и плачущую горлицу (*Zenaida macroura*) (24% нападений и 14% добытых особей), хотя уступил сизарю по массе в рационе (~в 1.5 раза). Судя по всему, именно благодаря изобилию в городе этих трех немелких видов-жертв, ястребы, среди которых, к тому же, численно преобладали более крупные самки, позволяли себе игнорировать мелких птиц (<70 г), в том числе многочисленного домового воробья, как менее выгодную добычу (Roth, Lima, 2003). В Ванкувере в прошлом столетии наряду с другими полными синантропами скворец составлял существенную часть (19%) рациона сипухи (Campbell et al., 1987). В последнее время, однако, такого уже не наблюдается (Hindmarch, Elliott, 2015). Вместе с тем, в 1995–2010 гг. в г. Виктория, всего в 97 км от Ванкувера, он оказался одной из трех основных жертв ястреба Купера в период гнездования (15–28% по числу особей в зависимости от метода и продолжительности изучения), наряду с домовым воробьем (19–35%) и странствующим дроздом (*Turdus migratorius*) (29.5–40%) (Cava et al., 2012).

Как уже отмечалось (Морозов, 2021а), изменения состава рационов в пользу большей орнитофагии при обитании в урбанизированных ландшафтах наблюдаются у нескольких видов дневных хищных птиц и сов. В Вене рационы обыкновенных пустельг, гнездящихся в пригородах и внутри города, существенно различались (Sumasgutner et al., 2013). В городе доля мелких млекопитающих была понижена, а доля птиц повышена, причем за счет и полных (особенно сизого голубя), и частичных синантропов, в том числе большой синицы, лазоревки, зеленушки, черного и певчего дроздов. В добыче серой неясыти в Познани в 1965 и 1966 гг. зеленушка заняла второе место (соответственно 13 и 5%, в среднем 9.5% по числу особей), сильно уступив лишь домовому воробью (соответственно 65 и 82%, в среднем 72%) (Voguski, 1967). Похожая картина при еще более внушительном вкладе первого вида (в среднем 14% по числу особей и 12% по биомассе против 28% по числу особей и 22% по биомассе у домового воробья) зафиксирована в Западном Берлине в период 1952–1978 гг. (Wendland, 1980).

Выше подчеркивалось, что у серой неясыти резкие сдвиги в рационе от преобладания млекопитающих вне городов до преобладания птиц в городах обусловлены в первую очередь повыше-

нием доли домового воробья в добыче (Glue, 1972; Wendland, 1980; Galeotti et al., 1991; Goszczyński et al., 1993; Zalewski, 1994; Gryz, Krauze-Gryz, 2019), но в последние десятилетия его численность во многих местах по неустановленным причинам снижалась. В Королевском парке “Лазенки” (~80 га) в центральной части Варшавы, которая не стала в этом плане исключением (Węgrzynowicz, 2012, 2017), между 1976–1984 и 2003–2011 гг. доля домового воробья в питании серой неясити, обитавшей в количестве четырех пар в оба эти периода, уменьшилась с 45–50% до менее чем четверти по числу особей. В этот же промежуток времени доля полевой мыши (*Apodemus agrarius*) – синурбиста польской столицы – возросла в рационе сов с менее чем 10 до 19% (Goszczyński et al., 1993; Gryz, Krauze-Gryz, 2019). Кроме того, как выяснилось при сравнении состава погадок серых неяситей за периоды 1995–2009 и 2010–2018 гг., в последние 1.5–2 десятилетия в Варшаве началась синурбизация желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*). В последние годы желтогорлая мышь в заметных количествах появилась в добыче серых неяситей даже в парке “Лазенки”, тогда как доля полевой мыши там, напротив, теперь уже несколько сократилась (Lesiński et al., 2021). Такая динамика рациона серых неяситей в этом парке выглядит как “переключение” с полного синантропа (домового воробья), популяция которого между 1970–1980-ми и 2000-ми гг. сократилась в среднем на 48% (Węgrzynowicz, 2012, 2017), на синурбистов (на полевую, а затем к тому же на желтогорлую мышь). Следует подчеркнуть, что эти изменения вряд ли обусловлены большей привлекательностью грызунов в качестве добычи, как могло бы показаться. Их суммарная численность в городе, а полевой мыши в особенности, и в конце 1970-х гг. была внушительной. Однако изъятие последнего вида неяситами в те годы на одной из модельных территорий оценено всего в несколько процентов (Goszczyński et al., 1993). Не вполне понятно и другое. В Варшаве за эти же десятилетия на 68% возросла численность полевого воробья (частичный синантроп) (Węgrzynowicz, 2012, 2017). Однако он, судя по всему, не послужил для серой неясити равноценной заменой домовому воробью (см. Gryz, Krauze-Gryz, 2019).

Ушастая сова, как известно, преимущественно “мышеед”, и в европейской части ареала даже в урболандшафтах в ее добыче, чаще всего, преобладают полевки рода *Microtus* (Handbook ..., 1985; Приклонский, Иванчев, 1993; Шариков, 2006; Калякин, 2014; Sharikov, Makarova, 2014 и др.). В Москве ее рацион весьма разнообразен (Калякин, 2014). Как выяснилось в последние годы, важной “дополнительной” добычей (некоторых пар?) в весенне-летний период, помимо серой крысы (Калякин, 2014; Калякин В.Н. и др., 2015 и др.), являются птенцы, а иногда и сидящие на

гнездах взрослые самки рябинника (*Turdus pilaris*). Этот дрозд – синурбист Москвы, плотность его гнездования в городе достигает очень высоких значений (см. Морозов, 2022).

Иногда в рационах хищников, обитающих в населенных пунктах, в заметных количествах обнаруживаются даже такие категории видов-жертв, которые редко добываются ими в природных ландшафтах, поскольку к охоте на них эти хищники приспособлены не лучшим образом. Пример – представители отряда рукокрылых в питании сов (Lesiński et al., 2009, 2012; Sieradzki, Mikkola, 2020). Некоторые виды рукокрылых тяготеют к населенным пунктам, обитают, в том числе, в урбанизированных ландшафтах (Jung, Threlfall, 2018). В Европе к их числу принадлежит, например, поздний кожан (*Eptesicus serotinus*). Те или иные особенности образа жизни таких видов, например образование скоплений особей на периоды дневного сна в зданиях (на чердаках и в иных укрытиях, возле или внутри которых летучих мышей можно подкарауливать) или обыкновение охотиться на насекомых возле источников электрического света, делают их довольно привлекательной добычей для некоторых видов сов, обитающих в населенных пунктах. В Европе к последним относятся серая неясить, сипуха и, в меньшей степени, ушастая сова (Sieradzki, Mikkola, 2020). На летучих мышей охотятся также некоторые виды соколов, о чем упоминается в следующем разделе.

В условиях резко выраженной сезонности климата для большинства оседлых хищников, как и для их жертв, помимо прочего, чрезвычайно важна межсезонная стабильность кормовой базы, обеспеченность кормами в критические периоды года, а также возможность при необходимости переключаться с одних видов-жертв на другие. В средних и высоких широтах особенно критическим периодом, вероятно, является время с конца осени до начала весны. Своим круглогодичным изобилием в городах такие птицы, как сизый голубь, домовый воробей и некоторые частичные синантропы, в том числе синурбисты, обеспечивают эту стабильность для (частичных) орнитофагов (например, Campbell et al., 1987; James, 1988). У полных синантропов календарный период размножения зачастую удлинен. Например, сизарь (Котов, 1993; Hetmański, 2004 и др.) и серая крыса (например, Карасева и др., 1999) в городских условиях размножаются практически на протяжении всего года, что создает дополнительные возможности для хищников – молодых особей, очевидно, добывать проще, чем взрослых. Кроме того, некоторые плодовые деревья и кустарники – рябина, боярышники, яблони и др., – широко используемые для озеленения городов, а также культивируемые на пригородных садовых участках, осенью и зимой привлекают фруктояд-

ных птиц. Скопления дроздов, свиристелей, снегирей и др. еще больше обогащают “рынок жертв” (например, James et al., 1987). Даже если синантропные виды-жертвы по каким-то причинам нечасто добываются хищником на протяжении большей части года/сезона, их наличие может становиться для него исключительно важным в отдельные периоды с экстремальными условиями, например, при резких похолоданиях, сильных снегопадах и т.п. (см., например, Randa et al., 2009; Riebert, Fuchs, 2011). Вероятно, некоторый вклад в межсезонную стабильность кормовой базы хищников в городских ландшафтах вносит и увеличение продолжительности периода размножения, особенно — более раннее начало и большее количество циклов размножения на протяжении года, у ряда синантропных видов-жертв (см. следующий раздел).

Еще более правдоподобным выглядит представление об относительном постоянстве кормовой базы в городах/пригородах по годам. Например, Тихонова с соавторами (2012) сравнили динамику численности мелких млекопитающих — основной/важной группы в питании многих видов хищников — в городах Москва, Ярославль и Черноголовка с таковой в природных ландшафтах. Они пришли к выводу о ее большей стабильности в городах, чем в естественных коренных ценозах. По их мнению, наращивать высокую численность и обеспечивать ее повышенную стабильность в урбандиапозах некоторым видам грызунов позволяет повышенное разнообразие биотопов, находящихся на разных стадиях сукцессии, в частности большое количество экотопов.

В аридных областях благоустроенные районы городских ландшафтов нередко становятся своего рода оазисами, привлекающими синантропов не только антропогенными кормами и источниками воды, но и повышенной биологической продуктивностью искусственно озелененных участков. Продуктивность газонов, древесных насаждений, водоемов и т.п. зачастую оказывается выше, чем сообществ окружающих природных ландшафтов (Emlen, 1974; Shochat et al., 2006). Таким образом, антропогенные, в широком понимании, корма, являясь важнейшей частью рациона большинства полных и некоторых частичных синантропов, опосредованно обеспечивают и хищников — альтернативными жертвами.

Сказанное не означает, что в тех или иных городах хищники-урбанисты уже оказывают или вот-вот начнут оказывать повышенное удельное — в пересчете на одну взрослую особь или на одно гнездо видов-жертв — давление на полных синантропов, которое вскоре непременно “распространится” на синурбистов, по мере роста плотности их населения, и возрастет до уровней, свойственных не городским местообитаниям. Возможно, в услови-

ях высоких плотностей населения полных синантропов и синурбистов, т.е. благодаря “перенасыщению рынка жертв” за счет антропогенных ресурсов, оно сможет длительное время оставаться “в среднем ниже обычного”. Более того, повышение численности жертв еще и за счет синурбистов — в дополнение к полным синантропам — может привести: (1) к (дальнейшему) снижению удельного прессинга хищников; (2) к (дальнейшему) повышению плотностей населения хищников-урбанистов; (3) к (син)урбанизации ряда других видов хищников и, в результате, повышению видового богатства хищников в (некоторых) урбандиапозах. Впрочем, это не единственно возможный ход событий. Материал для размышлений над другими сценариями можно найти, например, в работе Фишера с соавторами (Fischer et al., 2012).

ОХОТА В НЕОБЫЧНОЕ ВРЕМЯ СУТОК

Помимо высокой численности потенциальных жертв, урбандиапозы предоставляют и дополнительные возможности для их добычания. Так, некоторые птицы, традиционно считающиеся дневными хищниками, например целый ряд видов соколообразных, способны охотиться и при плохом освещении: в сумерках и ночью (Brown, 1976, цит. по Yalden, 1980; Negro et al., 1992; Ratcliffe, 1993; Gustin et al., 2014, 2017 и др.). Электрический свет в городах, очевидно, улучшает условия ночной охоты. Кроме того, он привлекает потенциальных жертв, например: мигрирующих птиц, насекомых и охотящихся на них летучих мышей (см., например, Gauthreaux, Belser, 2006). Этим он способствует расширению “ассортимента” видов-жертв и увеличивает общее время, в течение которого хищники могут эффективно добывать корм и кормить птенцов. Например, в Гамбурге в 1997–1999 гг. благодаря радиопрослеживанию трех успешно гнездившихся самцов теревятника удалось установить, что 88% светлого времени суток они проводили на небольших озелененных территориях (в парках и т.п.), но при этом 42% жертв было добыто ими посреди застройки. Средняя площадь индивидуальных участков этих ястребов составила 8.6 км². Один из них регулярно охотился после захода солнца при электрическом освещении (Rutz, 2006).

Регулярные охоты по ночам зафиксированы в городских условиях у степной пустельги (*Falco naumanni*) (Negro et al., 2000) и сапсана (Clunie, 1976; Cade, Bird, 1990; Wendt et al., 1991; Rejt, 2001; DeCandido, Allen, 2006; Drewitt, 2014). Очевидно, поэтому сапсан добывает значительное количество птиц тех видов, которые перемещаются через город или над городом преимущественно ночью, например: некоторых куликов и дроздов, коростелей (*Crex crex*), перепелов (*Coturnix coturnix*) (Cade, Bird, 1990; Rejt, 2001; DeCandido, Allen,

2006; Drewitt, Dixon, 2008; Drewitt, 2014; Калякин, 2009, 2014, 2015; Калякин, Брунова, 2018, 2019 и др.). По крайней мере некоторые городские пары этих видов соколов кормят птенцов не только днем, но и ночью (Negro et al., 2000; Rejt, 2001, 2004; Kettel et al., 2016).

В списках жертв обыкновенной пустельги, как и ряда других хищных птиц, нередко присутствуют летучие мыши. Хотя пустельга не самый стремительный и виртуозный летун, ей удается ловить рукокрылых даже в полете. Большинство поимок приходится на сумеречное время (Negro et al., 1992; Mikula et al., 2013; Sumasgutner et al. 2013 и др.). В некоторых городах летучие мыши добываются этим соколом в немалых количествах. Так, на юге Испании в г. Морон-де-ла-Фронтера и его окрестностях зимний рацион самца, снабженного радиопередатчиком, не менее чем на треть по числу особей состоял из нетопырей-карликов (*Pipistrellus pipistrellus*), которых он ловил на лету, подкараулив с присады или высмотрев в полете, на заходе солнца во время их охоты на насекомых (Negro et al., 1992). В центре Рима летучие мыши составляли 7% добычи пустельг в гнездовой период (Piattella et al., 1999; Salvati et al., 1999). В Словакии в г. Бардеев эти соколы наловчились подкарауливать и схватывать рыжих вечерниц (*Nyctalus noctula*) и ушанов (*Plecotus* sp.), а также черных стрижей, в моменты их вылета наружу из вентиляционных отверстий на фасадах, через которые те покидают свои убежища внутри зданий. В сумерках охота велась при свете уличных фонарей. В гнездовой период летучие мыши и стрижи в рационе обыкновенной пустельги в целом составляли по числу особей 2.5 и 4%, соответственно. Однако охотились на них лишь около трети гнездившихся пар, и у этих пустельг выводки состояли из достоверно большего числа слетков, чем у прочих пар, медиана составила 3 против 2 (Mikula et al., 2013).

Электрическое освещение не только дает возможность дневным видам по необходимости охотиться в темное время суток, но и влияет на восприятие соотношения дня и ночи, на фотопериодический контроль. Предполагается, что оно может быть одной из причин изменения циркадных ритмов и необычно ранних сроков размножения части пар в городских популяциях некоторых видов птиц — и “жертв” (Partecke et al., 2004, 2005; Dominoni et al., 2013, 2013a), и хищников (Jerzak, 2001; Grandäns et al., 2009; Solonen, 2014; Kettel et al., 2018).

ИЗМЕНЕНИЯ СРОКОВ РАЗМНОЖЕНИЯ

Увеличение продолжительности периода размножения популяции, смещение его начала на более ранние, а окончания — на более поздние календарные сроки, возрастание степени полицикличности гнездования допустимо рассматривать,

с определенными оговорками, в качестве одного из индикаторов наличия дополнительных возможностей. Такие сдвиги указывают на ослабленные роли лимитирующих факторов, вне зависимости от того, к чему это приведет популяцию в будущем. Выше уже упоминалось о том, что у полных синантропов в городах календарный период размножения нередко удлинен и, например, синантропная форма сизого голубя размножается почти круглогодично. Что касается влияния урбанизации на сроки размножения у других групп птиц в средних и высоких широтах, чаще всего обсуждается более раннее начало гнездования — отдельных пар и популяций в целом — в городах/пригородах по сравнению с природными/сельскими ландшафтами (Frimer, 1989a; Венгеров, 1990a; Luniak, 2004; Куранов, 2008; Chamberlain et al., 2009; Solonen, Hildén, 2014; Charmantier et al., 2017; Marzluff, 2017; Kettel et al., 2018 и др., но см. Vaugoyeau et al., 2016). Периоду окончания, случаям позднего размножения исследователями традиционно уделяется меньше внимания. Между тем изменения сроков и успешности последних попыток гнездования представляют не меньший интерес (см. Luniak, Mulsow, 1988; Halupka L., Halupka K., 2017).

Сдвиги откладки яиц на более ранние даты в городах/пригородах некоторых регионов зафиксированы и у видов-жертв (Венгеров, 1990a; Luniak et al., 1990; Partecke et al., 2004; Chamberlain et al., 2009; Solonen, Hildén, 2014; Барановский, Иванов, 2016; Морозов, Худяков, 2016; Charmantier et al., 2017 и др.), и у разоряющих гнезда врановых птиц (Венгеров, 1990a; Jerzak, 2001; Schoech, Bowman, 2001; Chamberlain et al., 2009 и др.), и у специализированных хищников, в том числе верхнего трофического уровня (Wendland, 1980; Frimer, 1989a; Rutz et al., 2006; Solonen, 2014; Kettel et al., 2018 и др.). Среди некрупных видов воробьиных птиц смещения в этом направлении отмечены у представителей разных семейств и экологических групп, например: у серой мухоловки (*Muscicapa striata*), нескольких видов славков (Барановский, Иванов, 2016), черного дрозда (Гришанов, 1981; Luniak, Mulsow, 1988; Luniak et al., 1990; Partecke et al., 2004; Тельпова, 2006) и рябинника (Барановский, Иванов, 2016; Морозов, Худяков, 2016), большой синицы (Dhondt et al., 1984; Bańbura, Bańbura, 2012; Wawrzyniak et al., 2015; Барановский, Иванов, 2016; Bailly et al., 2016; Charmantier et al., 2017; Seress et al., 2018 и др.; но см. Solonen, Hildén, 2014; Vaugoyeau et al., 2016), обыкновенной зеленушки (Барановский, Иванов, 2016). Таким образом, тенденция к более раннему гнездованию в городах проявляется у видов, имеющих в норме как один, так и более одного цикла размножения в году.

В целом считается, что у многих видов птиц раннее размножение дает паре и ее потомству це-

льный ряд преимуществ (Lack, 1968; Perrins, 1970; Dunn, 2004; Verhulst, Nilsson, 2008; Dunn, Winkler, 2010 и др.). В том числе, в некоторых случаях, но далеко не во всех (например, см. Shustack, Rodewald, 2011), оно позволяет избежать периода наибольших потерь молодняка из-за хищников (Schoech, Bowman, 2001; Sunde, 2005; Verhulst, Nilsson, 2008). Однако неясно, так ли это в случаях “сверххранного” гнездования в городах/пригородах, а если да, то в какой мере и по отношению к каким видам (Chamberlain et al., 2009; Kettel et al., 2018). В некоторых исследованиях обсуждаются вероятные негативные последствия преждевременного размножения в урбанизированных ландшафтах, которое оказалось возможным благодаря потреблению антропогенных кормов (например, Schoech, Bowman, 2001).

По мнению многих специалистов, именно более богатая и стабильная кормовая база, особенно наличие и доступность (дополнительных) кормов в предшествующий гнездованию период, является необходимым условием и главным “спонсором” сверххранного размножения для значительного числа видов птиц (Perrins, 1970; Eden, 1985; Петриньш, 1986; Gehlbach, 1996; Schoech, Bowman, 2001; Robb et al., 2008; Chamberlain et al., 2009; Solonen, 2014; Solonen, Hildén, 2014; Lin et al., 2015; Seress, Liker, 2015; Marzluff, 2017 и др.). При этом механизмы влияния дополнительных пищевых ресурсов в предгнездовой период и их качества на сроки начала гнездования (например, улучшение физического состояния и физиологической готовности организма к размножению или “обещание” хороших кормовых условий и на период гнездования?) далеко не очевидны (Seress, Liker, 2015). Они могут быть различными у разных видов. Неизвестно также, может ли и при каких обстоятельствах необычно раннее гнездование видов-жертв само по себе стимулировать аналогичную “реакцию” у питающихся ими хищников в городских условиях.

Применительно к средним и высоким широтам часто указывают, как на вероятные причины, также на более мягкие метеорологические, в первую очередь температурные, условия в городах зимой и в начале весны (Eden, 1985; Венгеров, 1990а; Gehlbach, 1996; Jerzak, 2001; Luniak, 2004; Partecke et al., 2004; Chamberlain et al., 2009; Grandāns et al., 2009; Solonen, 2014; Solonen, Hildén, 2014; Барановский, Иванов, 2016; Marzluff, 2017 и др.) и/или на более раннее наступление фенологических явлений у других организмов, в первую очередь у растений и беспозвоночных животных, от которых зависят птицы (Eden, 1985; Венгеров, 1990а; Jerzak, 2001; Luniak, 2004; Partecke et al., 2004 и др.). При этом может подразумеваться, что метеорологические факторы воздействуют на сроки начала гнездования птиц как напрямую (Visser et al., 2009), так и опосредован-

но, через фенологию биоценозов и кормовые условия. Присутствие значительных количеств оседлых особей в городских популяциях мигрирующих видов птиц, которое само во многом обусловлено смягчением условий зимовки в урбандшафтах, видимо, также увеличивает вероятность сверххранного гнездования (Luniak, 2004; Partecke, Gwinner, 2007). Среди возможных причин указывалось также воздействие интенсивного электрического освещения на физиологический контроль начала репродукции (Jerzak, 2001; Partecke et al., 2004, 2005; Grandāns et al., 2009; Dominoni et al., 2013; Kettel et al., 2018).

В условиях средних и высоких широт весенние фенологические рекорды в городах ассоциируются с их более теплым мезоклиматом, влияние которого к тому же в целом совпадает по направлению с воздействием глобальных климатических изменений последних десятилетий (Dunn, 2004; Dunn, Winkler, 2010; Solonen, Hildén, 2014; Halupka L., Halupka K., 2017). Однако у нескольких видов птиц, не относящихся к полным синантропам и в норме размножающихся весной, на озелененных/природных территориях урбандшафтов регистрировались и случаи гнездования в осенне-зимний период (Luniak, 2004). Яркий пример — черный дрозд, у которого зимнее размножение, причем во многих случаях успешное, неоднократно отмечалось в городах Западной и Центральной Европы, на восток до юго-западной части Польши (Luniak, Mulsow, 1988; Wuczyński, 2010).

У серой неясыти, гнездование которой в норме начинается ранней весной, в некоторых частях Европы по меньшей мере с начала 20-го столетия известны и случаи размножения в осенне-зимний период (библиографию см.: Петриньш, 1986; Морозов, Конторщиков, 2008). Во второй половине прошлого века в континентальной части ее ареала наметилась тенденция к увеличению частоты таких случаев, подавляющее большинство которых наблюдалось в урбандшафтах. Сведения об участвовавшем зимнем гнездовании поначалу поступали главным образом из городов Швейцарии, Германии и Южной Швеции (Петриньш, 1986), а позже из еще двух, причем далеко не самых теплых, регионов континента: из стран, расположенных вдоль северо-восточного побережья Балтийского моря (Латвия, юг Финляндии) (Петриньш, 1986; Grandāns et al., 2009; Solonen, 2014), и из Москвы (Шариков, 2003 и др., см ниже).

В московских лесопарках в последние два—три десятилетия зимние выводки у серой неясыти стали явлением регулярным. Хотя выживают далеко не все слетки (см. Авдеев, 2019), сам факт постоянного обнаружения таких выводков означает, что кормовые условия в городе не препятствуют размножению этого хищника в холодное время года. Более того, в Москве зимнее гнездо-

вание единично отмечено и у ушастой совы (см. рис. 1), которая “предрасположена” к нему гораздо меньше, чем серая неясыть (Морозов, Конторщиков, 2008).

Судя по всему, увеличение числа подобных случаев у серой неясыти происходило как за счет увеличения числа пар, пытавшихся размножаться зимой хотя бы раз, так и за счет склонности отдельных особей/пар к зимнему гнездованию из года в год. Так, в Москве зимнее размножение фиксировалось в целом ряде крупных лесопарков (Шарииков, 2003; Калякин, 2012, 2014; Ноздрань, 2013; Авдеев, 2019), но в парке “Останкино” в последние (минимум) 13 лет оно наблюдалось практически ежегодно, начало откладки яиц приходилось на декабрь и январь (Гроот Куркамп, 2007–2009, 2012; Калякин, 2012; Авдеев, 2019). В южной части Финляндии, куда серая неясыть проникла лишь около 100 лет тому назад, на площади более 500 км² вокруг Хельсинки в 1986–2011 гг. большинство случаев пришлось на периоды 1988–1995 и 2008–2009 гг. В эти периоды размножение регулярно фиксировалось зимой на одних и тех же двух участках урбанизированного ландшафта, тогда как на большинстве других оно происходило в (более) нормальные сроки. В двух самых ранних случаях откладка яиц началась в 3-й декаде декабря (Solonen, 2014).

Следует признать, что зимнее размножение сов пока все же не вполне объяснимо даже совместным действием благоприятных кормовых условий, повышенных городских температур и учащением “теплых” зим, поскольку данное явление, если судить по литературе (см. Петриньш, 1986; Морозов, Конторщиков, 2008; Solonen, 2014), продолжало быть редкостью в более южных частях Европы. Северо-восточная Балтика и центр европейской части России характеризуются более суровыми зимами, чем многие другие области континентальной Европы, в которых серая неясыть и ушастая сова гнездятся, причем зачастую с более давних пор, в урбанизированных ландшафтах. Очевидно, что и до потепления 1970–2000-х гг. во многих европейских странах зима была в среднем гораздо более мягкой, то есть, казалось бы, благоприятствующей попыткам раннего размножения сов, в том числе за пределами городов, чем в последние десятилетия в Москве, Латвии и Южной Финляндии. Пока также нет оснований считать, что в последнее время зимой и весной кормовые условия для сов в этих регионах стали благоприятнее, чем когда-либо и где бы то ни было еще в пределах их ареалов. Интересна гипотеза, согласно которой предрасположенность серой неясыти к несвоевременному гнездованию может быть обусловлена снижением в подобных случаях риска нападения хищников на слетков (Solonen, 2014). Например, в Дании, при нормальных сроках размножения в лесных биотопах, установлено

существенное повышение такого риска для поздних выводков — по сравнению с ранними (Sunde, 2005). Кроме того, очень раннее гнездование предоставляет молодым птицам больше времени для приобретения опыта до наступления осенне-зимнего периода.

Случаи смещения в городах гнездования птиц на более ранние сроки не ограничиваются регионами с суровыми температурными условиями. Например, на Западном Тайване, в условиях субтропического климата, у хохлатого ястреба (*Accipiter trivirgatus*) размножение в центральной части города Тайчжун, который начал заселяться этим видом в 2000-е гг., уже в 2006–2011 гг. происходило в среднем на 34 дня (!) раньше, чем в сопредельных с городом сельских ландшафтах (Lin et al., 2015). Для сравнения укажем, что у тетеревиатника в Германии откладка яиц в городах начинается на 10–14 дней раньше, чем в сельской местности (Rutz et al., 2006). Столь раннее размножение дает возможность большинству городских пар хохлатого ястреба отгнездиться в основном до сезона сильных дождей (июнь–июль). Между тем в сельской местности дожди являются второй по значимости причиной неудачного гнездования этого вида (28%) после хищничества (56%). Поскольку прессинг хищников, главным образом змей — тонкохвостого (*Elaphe taeniura*) и килеватого (*E. carinata*) лазающих полозов, в городе также практически отсутствует, число вылетевших птенцов в среднем на одну гнездящуюся пару оказывается в 1.5 раза выше, чем в сельской местности (Lin et al., 2015).

В контексте обсуждения причин парадокса хищничества в городах фенологические сдвиги представляют интерес, как минимум, в двух аспектах. С одной стороны, готовность размножаться в необычные сроки свидетельствует о достаточной обеспеченности кормами в период, предшествующий этим срокам. Она является еще одним, пусть косвенным, подтверждением увеличения и повышенной межсезонной стабильности кормовой базы в урболодшафтах. Например, резкое изменение сроков гнездования хохлатого ястреба в ходе его быстрой синурбизации на Западном Тайване (см. выше) стало возможным благодаря круглогодично высокой численности в городе полевого воробья и короткохвостой горлицы (*Streptopelia tranquebarica*), составивших основу рациона этого хищника. К сожалению, в этом и других подобных случаях мало известно о характере изменений (когда начались, скорость, плавные или скачкообразные и т.п.) в составе добычи хищников по мере формирования плотных городских популяций у видов-жертв.

С другой стороны, диверсификация сроков размножения в популяциях хищников, какими бы причинами она не обуславливалась, вероятно,

может вносить определенный вклад в ослабление прессинга на популяции видов-жертв, особенно тех, которые продолжают размножаться большей частью в нормальные для себя сроки. Например, резонно предположить, что те пары хищников, которые в условиях средних широт размножаются в необычное время, для кормления птенцов в среднем чаще добывают мигрирующих через город и зимующих в нем птиц из других регионов. Благодаря этому давление на местные гнездовые популяции видов-жертв может несколько понижаться.

ВЕЛИКА ЛИ РОЛЬ “ВИДОВ-ПОКРОВИТЕЛЕЙ”?

Больше 15 лет назад автор опубликовал обзор, посвященный межвидовым ассоциациям у птиц, формирующимся в период размножения, в том числе — явлению “покровительства” (Морозов, 2001, 2001а, 2002). Из него явствовало, что за исключением ассоциаций вокруг гнезд некоторых хищников в высоких широтах и немногих случаях в других географических областях, феномен “защитного зонтика” в группировках птиц изучен весьма поверхностно. Особенно слаба доказательная база. Этот вывод в полной мере относился и к исследованиям в урбанизированных ландшафтах, где ценогическая роль “видов-покровителей”, например на начальных этапах формирования специфических городских популяций у “подзащитных” видов, может быть более значимой, чем на менее трансформированных территориях.

Впоследствии появилось немало новых публикаций, касающихся вопроса о гнездовании одних видов (якобы) под защитой других, в том числе — несколько работ, содержащих обзоры информации на эту тему (Саго, 2005; Quinn, Ueta, 2008; Lima, 2009; Ibáñez-Álamo et al., 2015 и др.). Некоторые интересные исследования были выполнены на видах, гнездящихся в сельской местности (например, Charter et al., 2011), в том числе в постройках человека (например, Campobello et al., 2012). Однако существенных сдвигов в изучении межвидовых отношений данного типа и их влияния на структуру населения птиц в урболодшафтах не произошло. Что касается российских городов, едва ли не единственным целенаправленным и завершенным полновесной публикацией материалов остается упоминавшееся в предыдущем сообщении исследование на рябиннике, зяблице и певчем дрозде, проведенное в Центральном парке Воронежа (Венгеров, 1990, 1990а, 2013, 2013а; Венгеров, Смирнов, 2013).

По мнению Венгерова (1990а, 2013а), незадолго до 1980-х гг. — не раньше конца 1960-х — начала 1970-х гг. — в некоторых частях лесопарковой зоны Воронежа произошла существенная трансформация пространственной структуры населе-

ния птиц, обусловленная ростом численности сойки (на два порядка), серой вороны (в городе до 1970-х гг., вероятно, не гнездилась, в 1980-е гг. стала обычным гнездящимся видом) и сойки (до конца 1970-х гг., вероятно, не гнездилась, в 1980-е гг. стала обычным гнездящимся видом), а также рябинника, который прежде был малочислен. В дубраве Центрального парка в 1980-е гг. у всех четырех видов были зафиксированы внушительные плотности гнездования (подробнее см. Морозов 2022: раздел “Некоторые другие российские города”). Как уже отмечалось, при этом успешность гнездования рябинника там была очень высока — очевидно, благодаря результативности группового оборонительного поведения в колониях против врановых птиц (Венгеров, 1990а; Венгеров, Смирнов, 2013). Зяблик, самая многочисленная в парке птица, гнездилась уже главным образом под защитой рябинников. В пределах их колоний у этого территориального вида формировались сверхплотные — до 10 пар/га и выше — групповые поселения, в которых минимальные расстояния между гнездами разных пар иногда составляли всего 8–10 м (Венгеров, 1990, 1990а, 2013а).

И первые кладки, и массовая откладка яиц у зябликов в парке наблюдались приблизительно на 5–10 дней позже, чем у рябинников. Более ранние сроки начала размножения у птиц в городах средних широт обычно объясняют более мягким мезоклиматом, более ранними сроками некоторых фенологических явлений, наличием дополнительных кормов, в том числе зимней подкормкой (см. предыдущий раздел). В данном случае подобные объяснения в отношении зяблика недостаточно убедительны, поскольку даты появления у него первых кладок в парке (под покровительством рябинников) и в 30–40 км от города в дубравах Воронежского заповедника (в отсутствие рябинника) почти совпадали (Венгеров, 1990а, 2013а). Однако при этом массовая откладка яиц в парке происходила на 1.5–3 недели раньше, чем в заповеднике. Кроме того, в парке у зябликов был гораздо короче период между появлением первых кладок и пиком откладки яиц — одна пятидневка против 3–4 пятидневок в заповеднике. Все это выглядело как стремление большинства пар приблизить сроки своего размножения к таковым “вида-покровителя”.

Несмотря на заметность многих гнезд зяблика в парке из-за их инкрустирования растительным пухом и антропогенными материалами — ватой, бумагой, синтетическими нитями — успешность его гнездования в колониях рябинника была весьма высокой. В 1986–1989 гг. этот показатель, по модифицированному методу Мэйфила, варьировал от 72 до 84%, тогда как у немногих пар, поселявшихся за пределами колоний, составил лишь 6% в объединенной выборке за эти же четы-

ре года. В Воронежском заповеднике — в отсутствие рябинника, вороны и сороки, но, очевидно, при более высоком, чем в городе, прессинге других разорителей, в первую очередь млекопитающих — успешность гнездования зяблика в 1986–1989 гг. варьировала от 15 до 29%, а в 2012 г. составила 32% (Венгеров, 1990, 1990а, 2013а).

У певчего дрозда в парке столь высокой концентрации гнезд разных пар в колониях рябинников, как у зяблика, не наблюдалось, распределение гнезд было более рассредоточенным. Однако смещение сроков массового размножения в парке на более ранние даты по сравнению с заповедником, аналогичное таковому у зяблика, наблюдалось и у него. В парке успешность гнездования певчего дрозда под защитой рябинников была значительно выше (в 1987–1989 гг. — от 48 до 74%, в 2012 г. — 60%), чем вне их колоний (21% в объединенной выборке за 1987–1989 гг.). В заповеднике в 1987–1989 гг. она варьировала от 21 до 26%, а в 2012 г. составила 45% (Венгеров, 1990а, 2013).

Таким образом, в Центральном парке Воронежа рябинники весьма результативно защищали от врановых птиц не только свои гнезда, но и, заодно, расположенные поблизости гнезда двух других изучавшихся в этом плане видов. Несмотря на данное обстоятельство, сильное стремление гнездиться в пределах колоний проявлялось лишь у одного из двух “подзащитных” видов. О снижении разоряемости гнезд мелких видов воробьиных в поселениях рябинника в других регионах упоминается в целом ряде публикаций, но очень немногие из них содержат хоть какие-то количественные данные по этому вопросу (обзор: Морозов, 2001а).

В Москве наиболее значимым “покровителем”, вероятно, также является рябинник (Морозова, 1984, 1984а; Шурупов, 1984; Самойлов, Морозова, 1987, 1998), особенно в последние годы ввиду его широкого распространения (Калякин М.В. и др., 2014), чрезвычайно высоких плотностей и ранних сроков начала гнездования (Морозов, Худяков, 2016). По впечатлениям некоторых наблюдателей, в том числе и автора, в столичном регионе стремление к соседству с рябинником особенно ярко выражено у зеленой пересмешки (*Hippolais icterina*). В частности, самая высокая локальная плотность гнездования в Москве, известная автору, была зафиксирована именно посреди большой колонии рябинника — в 2011–2014 гг. возле перекрестка проспекта Вернадского и Университетского проспекта на территории ГАИШ МГУ (~8.7 га). Большая часть этой территории покрыта смешанным широколиственным лесом (~7.4 га), а также заросшим садом (~0.3 га). По результатам наших учетов методом картирования гнездовых территорий, с особым вниманием к регистрации одновременно поющих самцов, плотность пере-

смешки в эти годы в пересчете на площадь зеленых насаждений варьировала там от 6.5 до 11.7 (средняя $\bar{x} = 8.8$) пар/10 га. Имеются основания предполагать, что гнездование в поселениях этого дрозда привлекательно и/или выгодно еще для некоторых видов, например: белобровика (*Turdus iliacus*), зяблика, зеленушки, шегла (*Carduelis carduelis*), дубоноса (*Coccothraustes coccothraustes*) (Морозова, 1984; Шурупов, 1984; Самойлов, Морозова, 1987, 1998). Однако для подтверждения этих впечатлений требуются тщательно спланированные, масштабные полевые исследования. Доказать, что положительная ассоциированность обусловлена межвидовым привлечением, а не схожими микробиотопическими предпочтениями или другими причинами, как известно, далеко не просто (см. Морозов, 2001, 2001а, 2002; Mönkkönen, Forsman, 2002; Quinn, Ueta, 2008; Polak, 2014).

“Обратная сторона медали”, а именно степень риска “подзащитных” пар других видов из-за повышенной заметности колоний рябинника и привлекательности скоплений гнезд для хищников в литературе почти не рассматривалась. Между тем разоряемость гнезд отдельных видов иногда положительно коррелирует с суммарной плотностью распределения на местности всех однотипных гнезд разных видов (Martin, 1988; Shitikov et al., 2018). Хотя в светлое время суток рябинники жестко обороняют окрестности своих гнезд от хищников, исход противостояния бывает различным. Ночными и дневными хищниками нередко разоряется значительная часть гнезд, некоторые колонии уничтожаются (почти) полностью. Сведения и суждения об уязвимости гнезд этого дрозда при колониальном и обособленном гнездовании противоречивы (Морозов, 2001а; Морозов, Худяков, 2016). Некоторые отечественные специалисты пишут о повышенной разоряемости в колониях, объясняя ее особой заметностью, привлекательностью колоний для хищников. Можно предполагать, что при этом заодно уничтожается и много гнезд сопутствующих видов. В литературе есть упоминания о разорении гнезд мелких видов птиц после ухода выводков рябинников из мест расположения колоний (см. Морозов, 2001а).

Как вероятные “покровители” (Морозов, 2001, 2002; Quinn, Ueta, 2008), повышенного внимания требуют также все гнездящиеся в столице виды дневных хищников (в первую очередь — собственно соколы) и чайковых птиц. Результаты отдельных исследований в природных ландшафтах позволяют предполагать, что ближайшие или более отдаленные окрестности гнезд даже таких хищников, как, например, тетеревиный (Mönkkönen et al., 2007; Tornberg et al., 2015) и длиннохвостая неясыть (Halme et al., 2004; Häkkinen et al., 2012), благодаря их избеганию другими хищниками, могут быть зонами пониженной опасности для гнезд/выводков некоторых видов-жертв. С

другой стороны, имеются примеры избегания некрупными видами воробьиных птиц в период размножения, в том числе в городских условиях, окрестностей гнезд орнитофагов – дербника (Sodhi et al., 1990) и перепелятника (данные автора и В.В. Худякова по рябиннику на территории МГУ за 2014–2017 гг.).

Очевидно, что изучение ценотической роли “покровительства” подразумевает всестороннюю оценку отношений между разными видами хищников (Морозов, 2002; Sergio, Hiraldo, 2008; Boduey et al., 2009; Prugh et al., 2009; Campobello et al., 2012; Fischer et al., 2012). Особый интерес представляют случаи близкого гнездования разных видов хищников, в целом являющихся антагонистами (обзор: Морозов, 2002, см. также Ellenberg, Dreifke, 1992). Иногда такие поселения выглядят как “случайность”, иногда – как подлинные ассоциации, участники которых не только проявляют терпимость друг к другу, но и получают некоторую выгоду от соседства. Например, в российских городах наблюдались случаи близкого гнездования перепелятника и серой вороны: в Воронеже в 5 м (!) (Воробьев, 1998), в Рязани “за четыре дерева” (Барановский, Иванов, 2016), в Москве в 65–70 м друг от друга (данные автора и В.В. Худякова по территории МГУ за 2014 и 2017 гг.). В Воронеже неподалеку, в 35–120 м, от этого гнезда перепелятника располагались также два жилых гнезда сороки и одно гнездо сойки, на территории МГУ в 2017 г., помимо ворон, в 225–230 м от перепелятника успешно гнездились чеглок.

Как уже отмечалось выше, в последнее время некоторые авторы акцентируют внимание на процессах экологического высвобождения в трансформированных человеком ландшафтах (Soulé et al., 1988; Newton, 1998; Crooks, Soulé, 1999; Chace, Walsh, 2006; Prugh et al., 2009; Estes et al., 2011; Brook et al., 2012), особенно в городах (Faeth et al., 2005; Fischer et al., 2012), некрупных хищников “среднего” трофического уровня. Основными причинами этого явления считаются отсутствие более крупных хищников высшего трофического уровня, а для неспециализированных хищников также наличие дополнительных, антропогенных кормов. Однако, что касается птиц, некоторые, пусть не самые крупные хищники высшего уровня со временем (вновь) заселяют территории, занятые современными городами, либо самостоятельно, либо благодаря (ре)интродукции. В Москве примерами этого процесса стали соответственно тетереvyтник, более чем успешно освоивший лесные массивы города и пригородов, и реинтродуцированный сапсан, успехи которого пока на порядок скромнее. На обоих хищников возлагались надежды в плане ограничения численности серой вороны, но с тетереvyтником она неплохо “ужилась” – очевидно, благодаря изобилию сизых голубей как более привлекательной для

этого ястреба альтернативы, – а сапсан пока слишком малочислен (Сорокин и др., 2011, 2018; Калякин, Волцит, 2012; Калякин М.В. и др., 2014).

На предполагаемые локальные синэкологические последствия появления в 2005 г. и дальнейшего пребывания сапсанов на Главном здании МГУ, особенно на эффект “защитного зонтика”, неоднократно указывал Калякин (2007, 2009, 2011, 2014). По его мнению, непосредственное и “психологическое” воздействие этого сокола на местную группировку серых ворон, а также, вероятно, на местную пару воронов (*Corvus corax*) и регулярно навевывавшихся, в прошлом, тетереvyтников, оказалось весьма благоприятным для ряда других гнездящихся птиц. Среди тех видов, которые прежде находились под более жестким прессингом ворон и выиграли от появления сапсана, этот исследователь в первую очередь отмечает обыкновенную пустельгу и ушастую сову. Однако при этом они и сами становились жертвами сапсана (Калякин, 2009, 2014). Примечательно, что и тетереvyтник, и тем более сапсан сбивают серых ворон и других хищников в значительно большем количестве, чем используют в пищу (Калякин, 2007, 2009).

Несмотря на это, плотность гнездования серой вороны на территории МГУ остается довольно внушительной: от 1.5 до 2.1 пары/10 га в 2013–2020 гг. (данные автора и В.В. Худякова). По нашим наблюдениям, на небольших высотах, во всяком случае, ниже 30–35 м, на которых “университетские” сапсаны практически не охотятся, вороны чувствуют себя вполне комфортно. Они успешно гнездятся и разоряют гнезда других птиц, в частности рябинника (Морозов, 2022), даже на участках, примыкающих к Главному зданию.

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Со 2-й половины прошлого столетия становилось все более очевидным, что сверхвысокие локальные плотности населения в репродуктивный период в урбандшафтах могут быть свойственны не только так называемым полным синантропам и еще немногим “исключительным” видам вроде черного дрозда, которые начали преуспевать в освоении городов относительно недавно, например, с 19-го века. Городские популяции, зачастую достигающие в тех или иных местообитаниях повышенных плотностей по сравнению с предпочитаемыми ими биотопами в исконных ландшафтах, формируются у всевозрастающего числа видов птиц и млекопитающих (Luniak, 2004; Urban carnivores ..., 2010; Urban raptors ..., 2018 и др.). У некоторых из них этот процесс происходит на фоне снижения численности за пределами городов и даже сокращения ареалов (Feoktistova et al., 2013; Surov et al., 2016).

При этом парадоксальное, на первый взгляд, сочетание повышенной плотности и довольно высокой успешности размножения видов-жертв с высокой плотностью населения, а иногда и со значительным видовым богатством хищников не представляет в урболандшафтах редкости — во всяком случае, в Европе и Северной Америке в последние десятилетия. Более того, вероятно, из-за отсутствия или пониженной численности хищников самого верхнего трофического уровня, в городах некоторых регионов наблюдается экологическое высвобождение хищников, представляющих собой более низкие звенья пищевых цепей, так что можно говорить о двойном парадоксе.

Наиболее правдоподобное объяснение парадокса хищничества в городах основано на предположении о пониженном прессинге хищников — в пересчете на одну особь, пару или попытку размножения видов-жертв — благодаря наличию и доступности дополнительных, в том числе “альтернативных”, кормов для хищников. Для неспециализированных хищников этим дополнением служат, в том числе, антропогенные корма, для более специализированных — в первую очередь полные и некоторые частичные синантропы, многочисленные в городах. Такие виды, как сизый голубь, домовый воробей, серая крыса и др., а со временем и нарастающие численность синурбисты, поневоле “принимающие на себя” значительную часть прессинга со стороны городских хищников, вероятно, облегчают процесс освоения урболандшафтов для других видов-жертв. Сверх того, абиотическая среда современных городов — электрическое освещение, более мягкий климат, конструктивные особенности зданий — предоставляет хищникам дополнительные возможности для добывания корма. Наконец, определенный (локальный?) вклад в ослабление пресса хищничества, вероятно, могут вносить те “виды-покровители”, которым удается освоить городские ландшафты.

Нельзя не признать, что альтернативность гипотез о пониженном или повышенном прессинге хищников в урболандшафтах, по сравнению с неурбанизированными территориями, иногда слишком абсолютизируется, хотя, казалось бы, ясно, что межвидовые отношения не могут длительное время оставаться постоянными. Предположение, согласно которому в отдельно взятом городе или регионе прессинг сильно различался между разными периодами истории, например был слабым в отдаленном прошлом, а затем в той или иной степени возрастал по мере синурбизации ключевых видов хищников, — гораздо правдоподобнее (Tomiałojć, 1994, 2011, 2017). Важность исторических сведений и многолетних исследований в данной области экологии трудно переоценить. Между тем еще в конце 2-й трети прошлого века Эрц (Erz, 1966) с сожалением кон-

статировал, что в Европе возможность изучения начальных стадий освоения городов большинством видов птиц-урбанистов уже упущена. Можно добавить, что к настоящему времени она упущена и во многих других, если не в большинстве областей Земного шара. В какой мере современные исследования могут исправить эту ситуацию?

Несомненно, одной из приоритетных задач в данной области экологии является оценка взаимодействия разных факторов, в особенности — величин синэргистических эффектов их воздействия в городах по сравнению с природными ландшафтами. При обсуждении феномена быстрого формирования сверхплотных городских популяций и парадокса хищничества таким эффектам пока не уделяется должного внимания. Между тем их существование продемонстрировано в ходе полевых экспериментов на отдельных видах млекопитающих и птиц (Krebs et al., 1995; Karels et al., 2000; Zanette et al., 2003, 2006, 2006a; Clinchy et al., 2004; Zanette, Clinchy, 2010; Shang et al., 2019). Так, в юго-западной части Британской Колумбии эксперименты в оседлой популяции певчей зонотрихии (*Melospiza melodia*) — мелкой воробьиной птицы из семейства Passerellidae, которой свойственно полициклическое размножение (с конца марта до августа — до 4-х выводков по 1–4 птенца), показали, что уменьшение числа хищников и неограниченная подкормка взрослых птиц на гнездовых территориях оказывают не аддитивное, а мультипликативное положительное воздействие на продуктивность гнездования (Zanette et al., 2003, 2006, 2006a). Итоговый эффект представляет собой не просто сумму, а скорее произведение эффектов воздействия каждого из этих двух факторов в отдельности. Например, в 2000 г. подкормка взрослых птиц на гнездовых территориях “увеличила” количество вылетевших из их гнезд птенцов в среднем на 1.1 на пару за год, пониженная численность хищников — на 1.3, а совместно они обусловили увеличение в среднем не на 2.4, а на 4.0 слетка на пару за год (Zanette et al., 2003). Судя по всему, “более чем аддитивная” часть эффекта была обусловлена не столько собственно хищничеством, т.е. уничтожением (части) яиц и птенцов, сколько непрямым воздействием локальных численности/разнообразия хищников, страха перед ними, на некоторые репродуктивные параметры местных пар вида-жертвы (Zanette et al., 2006, 2011; Martin, 2011; Clinchy et al., 2013), о чем также см. ниже.

Заметим, что в окрестностях г. Виктория, где проводилось это исследование, местами пониженного видового богатства и численности хищников мелких птиц являются маленькие (<2 км²), облесенные прибрежные острова. Площадки, отвечающие условию высокого прессинга, были заложены в ближайшем пригороде Виктории (на о-

ве Ванкувер площадью $>31 \text{ км}^2$), точнее, на небольших природных территориях по периферии этого города, вследствие чего на них, помимо прочего, встречались и такие хищники, как домашние кошки и крысы (Zanette et al., 2003, 2006). В итоге, как бы вопреки представлению об экологическом высвобождении в городах, синэргистическое понижение продуктивности размножения у певчей зонотрихии наблюдалось на “более урбанизированных” площадках. Впрочем, и оснований говорить о повышенных плотностях гнездования певчей зонотрихии в биотопах городов/пригородов, тем более причислять ее к синурбистам, нет. Вопрос заключается в том, типична или атипична такая картина для тех или иных стадий освоения городских ландшафтов видами-урбанистами, не чаще ли наблюдается как раз обратное положение вещей.

С одной стороны, единовременность — преимущественно последние 50–70 лет — и широкое распространение синурбизации дают повод думать об общности, универсальности ее причин и механизмов. С другой стороны, кажется невероятным, что у самых разных, в том числе таксономически и экологически далеких видов, с явно различающимися жизненными стратегиями и механизмами поддержания популяционного “гомеостаза”, к тому же в разных частях света и макроклиматических условиях этот процесс может определяться единственным или одними и теми же двумя—тремя факторами. Например, согласно гипотезе кредитования — лучшей обеспеченностью (дополнительными) кормами и пониженным прессингом хищников в городах (Shochat, 2004; Shochat et al., 2006). Напротив, не представляют редкости ситуации, когда гнездование в городе влечет потери в количестве и/или качестве потомков, обусловленные ухудшением именно кормовых условий (подробнее см. Морозов, 2021).

В Испании у степной пустельги — частичного синантропа и давнего урбаниста — особи в (некоторых?) городских колониях с избытком расплачиваются за существенное ослабление прессинга хищников высокой смертностью птенцов от голода. По-видимому, недоедание обусловлено недостаточным количеством приносимой родителями пищи. За кормом, в 1-ю очередь за крупными насекомыми отряда прямокрылых (Orthoptera), городским соколам приходится летать дальше, чем птицам, гнездящимся в сельской местности. В результате количество птенцов, доживающих до вылета, у городских пар достоверно меньше, чем у сельских пар. К тому же в городских колониях наблюдается больше смертей взрослых птиц, обусловленных человеческой деятельностью, чем в сельской местности (Tella et al., 1996; Negro et al., 2020).

Кроме того, до сих пор в городской экологии слишком мало внимания уделялось изучению не-

очевидных, скрытых синэкологических механизмов (см. Cresswell, 2008; Zanette, Clinchy, 2010; Zanette et al., 2011; Clinchy et al., 2013; Ibáñez-Álamo et al., 2015; Shang et al., 2019), в частности косвенных воздействий на виды-жертвы самого хищничества (Martin, 1992, 2011; Beckerman et al., 2007; Bonnington et al., 2013; Díaz et al., 2013; Grade et al., 2021) и иных межвидовых отношений (например, Морозов, 2001a; Møller, Nielsen, 2007), влияющих на уязвимость перед хищниками и демографические показатели. Так, во втором сообщении упоминались сублетальные и опосредованные летальные эффекты хищничества (Морозов, 2021a). В приведенном примере речь шла о том, что появление кошек вблизи гнезд черных дроздов в городском парке приводило, из-за беспокойства взрослых птиц, к довольно продолжительному, значительному по величине снижению частоты приносов корма птенцам и повышению вероятности последующего разорения гнезд другими видами хищников (Bonnington et al., 2013).

Один из очевидных, но пока малоизученных примеров зависимости хищничества от других типов межвидовых отношений — повышение уязвимости жертв перед хищниками из-за неудовлетворительного физического состояния, обусловленного воздействием паразитов (например, Møller, Nielsen, 2007; Shang et al., 2019). Факт гибели особи непосредственно из-за воздействия паразитов доказать непросто. Еще труднее доказать, что особь стала жертвой хищника вследствие ее заражения паразитами в настоящем или прошлом. При обнаружении подобных зависимостей как таковых важно выяснить, помимо прочего, аддитивны ли вызванные хищничеством потери в популяциях жертв, увеличивают ли они и насколько общую смертность среди особей, способных дожить до (следующего) размножения (см. Newton, 1998), каков итоговый эффект совместного воздействия паразитизма и хищничества. Звучит как трюизм, но мешая распространению некоторых паразитов, хищничество может играть особенно важную санитарную роль именно в переплотненных городских популяциях жертв.

Влияние паразитизма, тем более во взаимодействии с другими межвидовыми отношениями, на процесс освоения птицами городов стало широко обсуждаться лишь в последние десятилетия (Bradley, Altizer, 2007; Delgado, French, 2012; Rodewald, Gehrt, 2014; Becker et al., 2015; Galbraith et al., 2017; Rouffaer et al., 2017; Watson et al., 2017; Furst et al., 2018 и др.). С одной стороны, в условиях повышенной плотности населения, тем более скученности (в частности, в местах подкормки: см. Becker et al., 2015; Murray et al., 2016; Reynolds et al., 2017; Moyers et al., 2018 и др.), характерных для полных синантропов и синурбистов, риск передачи многих паразитов, вероятность заражения, казалось бы, должны возрастать. Это в целом подтверждает

ется сведениями по распространению инфекционных заболеваний в городских популяциях некоторых хищных млекопитающих, но применительно к другим группам паразитов млекопитающих и к паразитам птиц картина выглядит довольно противоречивой и неоднозначной (Delgado, French, 2012; Rodewald, Gehrt, 2014; Becker et al., 2015; Galbraith et al., 2017).

Так, на прудах Московского зоопарка в отдельные годы причиной крайне низкой выживаемости птенцов у свободноживущих видов уток, наряду с хищничеством, по-видимому, является сингамоз — поражение дыхательных путей, вызываемое нематодами рода *Syngamus*, которые легко передаются в условиях высокой скученности птиц. Вместе с тем в свое время именно вольное содержание на прудах зоопарка послужило пусковым механизмом для формирования московских популяций ряда видов уток, в том числе наиболее многочисленных — кряквы (*Anas platyrhynchos*) и огаря (*Tadorna ferruginea*) (Авилова и др., 2007).

В плотном поселении рябинника на территории МГУ в Москве выявлена значительная частота и высокая степень заражения некоторых гнезд кровососущими личинками двух видов мух, *Protocalliphora azurea* (Fallén, 1816) (Diptera, Calliphoridae) и *Neottiophilum praeustum* (Meigen, 1826) (Neottiophilidae), питающимися на птенцах. У последнего вида, паразитирующего в поздних гнездах этого дрозда (в конце мая и июне), максимальные показатели численности личинок оказались очень высокими — до 199–299 экз. на гнездо. Впрочем, даже столь высокая численность личинок не влекла явных потерь среди птенцов, во всяком случае, до их вылета из гнезда (Krivoshina et al., 2017, 2018).

С другой стороны, не исключено, что один из факторов, благоприятствующих синурбизации птиц, — ослабление в урболандшафтах прессинга со стороны некоторых групп экто- и эндопаразитов, которое может объясняться плохими условиями для завершения жизненных циклов этих паразитов в городах (см. Delgado, French, 2012; Calegario-Marques, Amato, 2014). Например, исследования, выполненные в ряде областей Европы, показали пониженную зараженность паразитами крови и иксодовыми клещами в городских популяциях черного дрозда (Gregoire et al., 2002; Geue, Partecke, 2008; Evans et al., 2009).

Кроме того, от паразитов, как известно, страдают не только жертвы хищников, но и сами хищники (Delgado, French, 2012; Rodewald, Gehrt, 2014). Так, некоторые виды соколообразных птиц в городах часто бывают заражены *Trichomonas gallinae* вследствие преобладания в их рационе голубей — основных хозяев паразита (Boal et al., 1998; Krone et al., 2005). У ястреба Купера в г. Тусон и прилегающих городах в Аризоне были выяв-

лены не только резко повышенная, по сравнению с загородными территориями, доля зараженных трихомонозом птенцов в гнездах (85% против 9%), но и высокая смертность среди них от этого заболевания (41% против нулевой) (Boal et al., 1998; Boal, Mannan, 1999). Впрочем, последнее обстоятельство не остановило процесс синурбизации. Необычно высокая смертность могла быть обусловлена отсутствием устойчивости к воздействию паразита в недавно образовавшейся городской группировке этого хищника, местная “природная” популяция которого имеет другой спектр питания, т.е. прежде не сталкивалась с таким уровнем зараженности добычи. Во всяком случае, в городских и негородских популяциях ястреба Купера в трех других регионах Северной Америки доля зараженных трихомонозом птенцов оказалась низкой (2.7%), а смертность непосредственно из-за этого заболевания не выявлена (Rosenfield et al., 2002). У тетерева в окрестностях Вроцлава и в Берлине зараженными трихомонозом оказались соответственно от 35 до 100% (в зависимости от возраста) и 65% птенцов, но смертность от этого среди них, до вылета, во всяком случае — в Берлине, была незначительной (менее 1%) (Wieliczko et al., 2003; Krone et al., 2005).

По всей видимости, первопричиной опосредованных летальных эффектов хищничества могут становиться, по крайней мере на локальном уровне, даже “позитивные” ценотические отношения, например стремление одних видов размножаться “под покровительством” других, о чем упоминалось в предыдущем разделе данного сообщения на примере рябинника и гнездящихся по соседству с ним мелких видов птиц. Есть основания предполагать, что хорошо заметные, привлекательные для хищников колонии рябинника в некоторых ситуациях — при массовом разорении гнезд этого дрозда или после ухода его выводков с территории колонии — превращаются для “подзащитных” пар других видов в экологическую ловушку.

Современные города, будучи, по эволюционным меркам, молодым и быстро меняющимся ландшафтом, представляют особый интерес для изучения не только вышеупомянутых, но и других типов ценотических отношений. Например, формирование сверхвысоких плотностей населения, в том числе одновременно у симбиотических близкородственных и экологически сходных видов, создает уникальные возможности для проведения исследований межвидовой конкуренции. Анализ процессов, происходящих в урболандшафтах, может сыграть ключевую роль в разработке целого ряда фундаментальных, природоохранных и прикладных проблем экологии, этологии и микроэволюции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор очень признателен анонимному рецензенту за внимательное прочтение столь длинной рукописи, конструктивные замечания и советы, которые позволили существенно улучшить структуру переходов между сообщениями, повысить четкость изложения и устранить целый ряд других недочетов. Вид грызуна на приведенной в статье фотографии определил по снимкам Б.И. Шефтель. Работа выполнена в соответствии с госзаданием № 0109-2019-0006, поддержана программой президиума РАН № 1.1.17 “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов” и 1.2.41 “Биоразнообразии природных систем и биологические ресурсы России”. В ней также использованы материалы, в том числе ранее не публиковавшиеся, собранные автором при выполнении грантов РФФИ (№ 11-04-00941а, 08-04-00926а, 05-04-49620а, 02-04-49077а и др.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авдеев В.П., 2019. Гнездование серой неясыти в парке “Останкино” в 2014–2019 гг. // Московка. № 29. С. 25–26.
- Авилова К.В., Поповкина А.Б., Сметанин И.С., 2007. Роль Московского зоопарка в поддержании городской группировки гусеобразных птиц // Орнитологические исследования в зоопарках и питомниках. Вып. 2. М.: Московский зоопарк. С. 21–30.
- Артамонов В.Б., Калякин В.Н., 2019. Пребывание и питание серой неясыти в зимний и ранневесенний периоды 2018/2019 гг. на территории памятника истории “Бутовский полигон” // Московка. № 29. С. 40–42.
- Барановский А.В., Иванов Е.С., 2016. Гнездящиеся птицы города Рязани (Атлас распространения и особенности биологии). Рязань: Изд-во “ПервопечатникЪ”. 367 с.
- Белик В.П., 2003. Хищничество тетеревины и его роль в биоценозах // Ястреб–тетеревятник. Место в экосистемах России. Материалы к 4-й конф. по хищным птицам Северной Евразии, Пенза, 1–3 февраля 2003 г. Пенза–Ростов. С. 146–168.
- Венгеров П.Д., 1990. Особенности экологии зяблика (*Fringilla coelebs* L.) в колониях дрозда-рябинника (*Turdus pilaris* L.) // Экология. № 3. С. 89–90.
- Венгеров П.Д., 1990а. Эколого-оооморфологическая оценка состояния популяций птиц в трансформированных экосистемах. Дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИ охраны природы и заповедного дела Госкомприроды СССР. 178 с.
- Венгеров П.Д., 2013. Певчий дрозд – *Turdus philomelos* С.Л. Vrehm // Нумеров А.Д., Венгеров П.Д., Киселев О.Г., Борискин Д.А., Ветров Е.В. и др. Атлас гнездящихся птиц города Воронежа. Воронеж: Изд-во “Научная книга”. С. 293–301.
- Венгеров П.Д., 2013а. Зяблик – *Fringilla coelebs* L. // Нумеров А.Д., Венгеров П.Д., Киселев О.Г., Борискин Д.А., Ветров Е.В. и др. Атлас гнездящихся птиц города Воронежа. Воронеж: Изд-во “Научная книга”. С. 307–315.
- Венгеров П.Д., Смирнов С.В., 2013. Рябинник – *Turdus pilaris* L. // Нумеров А.Д., Венгеров П.Д., Киселев О.Г., Борискин Д.А., Ветров Е.В. и др. Атлас гнездящихся птиц города Воронежа. Воронеж: Изд-во “Научная книга”. С. 287–293.
- Воробьев Г.П., 1998. К экологии гнездования ястреба-перепелятника в городе Воронеже // III конф. по хищным птицам Восточной Европы и Северной Азии. Ставрополь, 15–18 сентября 1998 г. Часть 1. Ставрополь: СГУ. С. 25–26.
- Гавриленко Н.И., 1970. Позвоночные животные и урбанизация их в условиях города Полтавы. Харьков: Изд-во Харьковского ун-та. 140 с.
- Гришанов Г.В., 1981. Особенности биологии гнездования черного дрозда (*Turdus merula* L.) в ландшафтах с различной степенью окультуривания на территории Калининградской области // Тез. докл. X Прибалтийской орнитол. конф. Том 2. Рига: Ин-т биологии АН Латвийской ССР. С. 47–48.
- Гроот Куркамн Х., 2007. Интересные встречи: сентябрь 2006 г. – март 2007 г. // Московка. № 5. С. 57–62.
- Гроот Куркамн Х., 2008. Интересные встречи: сентябрь 2007 г. – март 2008 г. // Московка. № 7. С. 37–44.
- Гроот Куркамн Х., 2009. Интересные встречи: сентябрь 2008 г. – март 2009 г. // Московка. № 9. С. 40–47.
- Гроот Куркамн Х., 2012. Интересные встречи: сентябрь 2011 г. – март 2012 г. // Московка. № 15. С. 51–56.
- Калякин В.Н., 2007. Результаты наблюдений за врановыми и хищными птицами в некоторых районах Москвы и Подмоскovie // Экология врановых в естественных и антропогенных ландшафтах. Матлы 8 Международной конф. по врановым птицам, Ставрополь, 21–25 сентября 2007 г. Москва–Ставрополь: МПГУ–Ставропольский гос. ун-т. С. 160–163.
- Калякин В.Н., 2009. Сапсаны на главном здании МГУ в 2005–2009 гг. // Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. М. С. 194–199.
- Калякин В.Н., 2010. Состав питания длиннохвостой неясыти на территории ГБС РАН зимой 2009–2010 гг. // Московка. № 12. С. 11–13.
- Калякин В.Н., 2011. Чем интересны сапсаны и другие пернатые хищники, обитающие на территории МГУ // Жизнь Земли. Землеведение: история, достижения, перспективы. Вып. 33. М.: Изд-во Московского ун-та. С. 67–72.
- Калякин В.Н., 2012. Серая неясыть в Останкинском, Измайловском и Терлецком парках в 2011–2012 гг. // Московка. № 16. С. 48–51.
- Калякин В.Н., 2014. Кратко о результатах наблюдений 2001–2014 гг. за некоторыми пернатыми хищниками Москвы и Подмоскovie // Московка. № 20. С. 42–54.
- Калякин В.Н., 2015. К питанию хищных птиц (конец 2014 – начало 2015 гг.) // Московка. № 21. С. 47–51.
- Калякин В.Н., Брунова М.В., 2018. Сапсаны и пустельги на территории МГУ с сентября 2017 г. до начала сентября 2018 г. // Московка. № 28. С. 44–47.
- Калякин В.Н., Брунова М.В., 2019. Сапсаны и пустельги на территории МГУ с сентября 2018 г. до начала апреля 2019 г. // Московка. № 29. С. 45–46.

- Калякин В.Н., Елисеев С.Л., Леонтьева О.А., 2015. К питанию ушастых сов и серых неясытей в некоторых районах Москвы (апрель – начало сентября 2015 г.) // Московка. № 22. С. 62–64.
- Калякин М.В., Волцит О.В., 2012. Москва // Птицы городов России / Отв. ред. В.М. Храбрый. СПб.–М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 250–297.
- Калякин М.В., Волцит О.В., Гроот Куркамн Х. (ред.-сост.), 2014. Атлас птиц города Москвы. М.: “Фитон XXI”. 332 с.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Самойлов Б.Л., 1999. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М.: Наука. 245 с.
- Котов А.А., 1993. Сизый голубь – *Columba livia* Gmelin, 1789 // Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные, Голубеобразные, Кукушкообразные, Совообразные. М.: Наука. С. 85–98.
- Красная книга города Москвы. 2-е издание, 2011 / Отв. ред. Б.Л. Самойлов, Г.В. Морозова. М.: Департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы. 928 с.
- Куранов Б.Д., 2008. Особенности урбанизации птиц // Сибирский экологический журнал. Т. 15. № 1. С. 123–132.
- Курдюков А.Б., 2014. О случаях активного хищничества большеклювой вороны *Corvus macrorhynchos mandshuricus* и сороки *Pica pica jankowskii* в Южном Приморье // Русский орнитологический журнал. Т. 23. Экспресс-выпуск 992. С. 1257–1265.
- Матус А.А., 2003. Ястреб-тетеревятник в Киеве // Беркут. Т. 12. № 1–2. С. 66–69.
- Морозов Н.С., 2001. Межвидовые ассоциации и организация населения гнездящихся птиц в лесах умеренного пояса. 1. Ассоциации, формирующиеся при ведущем участии колониальных видов // Успехи современной биологии. Т. 121. № 4. С. 337–356.
- Морозов Н.С., 2001а. Межвидовые ассоциации и организация населения гнездящихся птиц в лесах умеренного пояса. 2. Ассоциации, формирующиеся в поселениях дрозда-рябинника, *Turdus pilaris* // Успехи современной биологии. Т. 121. № 5. С. 428–447.
- Морозов Н.С., 2002. Межвидовые ассоциации и организация населения гнездящихся птиц в лесах умеренного пояса. 3. Ассоциации, формирующиеся при ведущем участии неколониальных видов // Успехи современной биологии. Т. 122. № 2. С. 156–182.
- Морозов Н.С., 2021. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 1. Кто преуспевает в освоении урбандолиафтов? // Зоологический журнал. Т. 100. № 11. С. 1236–1261.
- Морозов Н.С., 2021а. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 2. Понижен или повышен прессинг хищников в урбандолиафтах? // Зоологический журнал. Т. 100. № 12. С. 1328–1353.
- Морозов Н.С., 2022. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 3. Хищники в российских городах – препятствие для синурбанизации видов-жертв? // Зоологический журнал. Т. 101. № 1. С. 37–66.
- Морозов Н.С., Контрорчиков В.В., 2008. Зимние кладки у ушастых сов в Москве в 2008 г. // Орнитология. Вып. 35. С. 137–142.
- Морозов Н.С., Худяков В.В., 2016. Дрозд-рябинник (*Turdus pilaris*) в Москве в 2015 г.: сроки гнездования и последствия двух аномальных метеорологических явлений // Эколого-климатические характеристики атмосферы в 2015 г. по данным метеорологической обсерватории МГУ. М.: МАКС Пресс. С. 220–267.
- Морозова Г.В., 1984. Особенности гнездования птиц в лесных насаждениях с высокой численностью ворон // Экология, биоценологическое и хозяйственное значение врановых птиц. Материалы I совещания по экологии, биоценологическому и хозяйственному значению врановых птиц, 24–27 января 1984 г. М.: Наука. С. 158.
- Морозова Г.В., 1984а. Лесные птицы в жилом квартале Москвы // Птицы и урбанизированный ландшафт. Каунас. С. 98–99.
- Николаев С.Н., 2008. Наблюдения у гнезда чеглока на Сходне // Московка. № 8. С. 37–38.
- Ноздрань А.В., 2013. Ранний выводок серой неясыти в Филевском парке // Московка. № 17. С. 31–32.
- Нумеров А.Д., Бардин А.В., 2013. О хищничестве поведения серой вороны *Corvus cornix* // Русский орнитологический журнал. Т. 22. Экспресс-выпуск 942. С. 3173–3181.
- Петриньш А.Я., 1986. О зимнем гнездовании обыкновенной неясыти в городах Латвии // Орнитология. Вып. 21. С. 167.
- Приклонский С.Г., Иванчев В.П., 1993. Ушастая сова – *Asio otus* (Linnaeus, 1758) // Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные, Голубеобразные, Кукушкообразные, Совообразные. М.: Наука. С. 302–313.
- Рахилин В.К., 2002. Хищническое поведение врановых птиц // Экология врановых птиц в антропогенных ландшафтах. Саранск: Мордовский гос. пед. ин-т им. М.Е. Евсевьева. С. 98–99.
- Резанов А.А., Резанов А.Г., 2017. Особенности поведения индийской домового вороны (*Corvus splendens*) при наземной охоте // Экология врановых птиц в естественных и антропогенных ландшафтах Северной Евразии. Казань: ООО “Олитех”. С. 185–188.
- Самойлов Б.Л., 1984. Влияние тетеревятника на численность ворон в пригородных лесах Москвы // Экология, биоценологическое и хозяйственное значение врановых птиц. Материалы I совещания по экологии, биоценологическому и хозяйственному значению врановых птиц, 24–27 января 1984 г. М.: Наука. С. 192–194.
- Самойлов Б.Л., Морозова Г.В., 1987. Влияние рекреационного лесопользования на животных // Природные аспекты рекреационного использования леса. М.: Наука. С. 36–70.
- Самойлов Б.Л., Морозова Г.В., 1998. Животное население основных биотопов Москвы (наземные позвоночные животные) // Природа Москвы. М.: Биоинформсервис. С. 89–120.
- Сорокин А.Г., Бородин А.И., Михайлова Н.Н., 2011. Реализация программы реинтродукции сапсана (*Falco peregrinus peregrinus*) в Москве // Хищные птицы и совы в зоопарках и питомниках. № 20. М.: Московский зоопарк. С. 70–85.

- Сорокин А.Г., Шилина А.П., Бородин А.И., 2018. Сапсан в Москве: прошлое, настоящее, будущее // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Материалы Всерос. конф., посвященной 120-летию со дня рождения профессора Г.П. Дементьева (ЗБС МГУ, 27 сентября – 1 октября 2018 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 356–363.
- Тельпова В.В., 2006. Сравнительная экология дроздов рода *Turdus* в антропогенных ландшафтах Центрального Предкавказья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МПГУ. 17 с.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л., Котенкова Е.В., 2012. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанистических территорий средней полосы России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 372 с.
- Формозов А.Н., 1947. Фауна // Природа города Москвы и Подмосковья. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 287–370.
- Шарииков А.В., 2003. Раннее размножение серой неясыти в Москве // Орнитология. Вып. 30. С. 222–223.
- Шарииков А.В., 2006. Особенности зимнего питания ушастой совы (*Asio otus*) в населенных пунктах Ставропольского края // Зоологический журнал. Т. 85. № 7. С. 871–877.
- Шарииков А.В., Холопова Н.С., Волков С.В., Макарова Т.В., 2009. Обзор питания сов в Москве и Подмосковье // Совы Северной Евразии: экология, пространственное и биотопическое распределение. М.: ИП-ЭЭ РАН, МПГУ. С. 188–203.
- Шурупов И.И., 1984. Влияние серой вороны на успешность гнездования воробьиных птиц в Подмосковье // Экология, биоценологическое и хозяйственное значение врановых птиц. Материалы I совещания по экологии, биоценологическому и хозяйственному значению врановых птиц, 24–27 января 1984 г. М.: Наука. С. 164–167.
- Annett C.A., Pierotti R., 1999. Long-term reproductive output in Western Gulls: consequences of alternate tactics in diet choice // Ecology. V. 80. № 1. P. 288–297.
- Bailey J., Scheiffler R., Berthe S., Clément-Demange V.-A., Leblond M. et al., 2016. From eggs to fledging: negative impact of urban habitat on reproduction in two tit species // Journal of Ornithology. V. 157. № 2. P. 377–392.
- Bañbura J., Bañbura M., 2012. Blue Tits *Cyanistes caeruleus* and Great Tits *Parus major* as urban habitat breeders // International Studies on Sparrows. V. 36. P. 66–72.
- Becker D.J., Streicker D.G., Altizer S., 2015. Linking anthropogenic resources to wildlife–pathogen dynamics: a review and meta-analysis // Ecology Letters. V. 18. № 5. P. 483–495.
- Beckerman A.P., Boots M., Gaston K.J., 2007. Urban bird declines and the fear of cats // Animal Conservation. V. 10. № 3. P. 320–325.
- Bell C.P., Baker S.W., Parkes N.G., Brooke M.D.L., Chamberlain D.E., 2010. The role of the Eurasian Sparrowhawk (*Accipiter nisus*) in the decline of the House Sparrow (*Passer domesticus*) in Britain // Auk. V. 127. № 2. P. 411–420.
- Boal C.W., Mannan R.W., 1999. Comparative breeding ecology of Cooper's Hawks in urban and exurban areas of southeastern Arizona // Journal of Wildlife Management. V. 63. № 1. P. 77–84.
- Boal C.W., Mannan R.W., Hudelson K.S., 1998. Trichomoniasis in Cooper's Hawks from Arizona // Journal of Wildlife Diseases. V. 34. № 3. P. 590–593.
- Bodey T.W., McDonald R.A., Bearhop S., 2009. Mesopredators constrain a top predator: competitive release of ravens after culling crows // Biology Letters. V. 5. № 5. P. 617–620.
- Bogucki Z., 1967. O pokarmie puszczyka (*Strix aluco* L.) gnieźdzącego się w śródmieściu Poznania // Przegląd Zoologiczny. T. 11. № 1. S. 71–74.
- Bonnington C., Gaston K.J., Evans K.L., 2013. Fearing the feline: domestic cats reduce avian fecundity through trait-mediated indirect effects that increase nest predation by other species // Journal of Applied Ecology. V. 50. № 1. P. 15–24.
- Bradley C.A., Altizer S., 2007. Urbanization and the ecology of wildlife diseases // Trends in Ecology and Evolution. V. 22. № 2. P. 95–102.
- Brook L.A., Johnson C.N., Ritchie E.G., 2012. Effects of predator control on behaviour of an apex predator and indirect consequences for mesopredator suppression // Journal of Applied Ecology. V. 49. № 6. P. 1278–1286.
- Brown L., 1976. British Birds of Prey. London: Collins. 400 p.
- Buxton V.L., Benson T.J., 2015. Do natural areas in urban landscapes support successful reproduction by a group of conservation priority birds? // Animal Conservation. V. 18. № 5. P. 471–479.
- Cade T.J., Bird D.M., 1990. Peregrine falcons, *Falco peregrinus*, nesting in an urban environment: a review // Canadian Field-Naturalist. V. 104. № 2. P. 209–218.
- Cade T.J., Martell M., Redig P., Septon G., Tordoff H., 1996. Peregrine Falcons in urban North America // D. Bird, D. Varland, J.J. Negro (eds). Raptors in Human Landscapes: Adaptations to Built and Cultivated Environments. London: Academic Press. P. 3–13.
- Calegario-Marques C., Amato S.B., 2014. Urbanization breaks up host-parasite interactions: a case study on parasite community ecology of Rufous-Bellied Thrushes (*Turdus rufiventris*) along a rural-urban gradient // PLoS ONE. V. 9. № 7. Article e103144. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103144>
- Campbell R.W., Manuwal D.A., Harestad A.S., 1987. Food habits of the Common Barn-Owl in British Columbia // Canadian Journal of Zoology. V. 65. № 3. P. 578–586.
- Campobello D., Sarà M., Hare J.F., 2012. Under my wing: lesser kestrels and jackdaws derive reciprocal benefits in mixed-species colonies // Behavioral Ecology. V. 23. № 2. P. 425–433.
- Caro T., 2005. Antipredator Defenses in Birds and Mammals. Chicago: University of Chicago Press. 592 p.
- Cava J.A., Stewart A.C., Rosenfield R.N., 2012. Introduced species dominate the diet of breeding urban Cooper's Hawks in British Columbia // Wilson Journal of Ornithology. V. 124. № 4. P. 775–782.
- Chace J.F., Walsh J.J., 2006. Urban effects on native avifauna: a review // Landscape and Urban Planning. V. 74. № 1. P. 46–69.
- Chamberlain D.E., Cannon A.R., Toms M.P., Leech D.I., Hatchwell B.J. et al., 2009. Avian productivity in urban

- landscapes: a review and meta-analysis // *Ibis*. V. 151. № 1. P. 1–18.
- Charmantier A., Demeyrier V., Lambrechts M., Perret S. Grégoire A., 2017. Urbanization is associated with divergence in pace-of-life in Great Tits // *Frontiers in Ecology and Evolution*. V. 5. Article 53. P. 1–13.
- Charter M., Izhaki I., Leshem Y., 2011. Predation or facilitation? An experimental assessment of whether generalist predators affect the breeding success of passerines // *Journal of Ornithology*. V. 152. № 3. P. 533–539.
- Cignini B., Zapparoli M., 2005. Rome // J.G. Kelcey, G. Rheinwald (eds). *Birds in European Cities*. St. Katharinen: GINSTER Verlag. P. 243–277.
- Clinchy M., Sheriff M.J., Zanette L.Y., 2013. Predator-induced stress and the ecology of fear // *Functional Ecology*. V. 27. № 1. P. 56–65.
- Clinchy M., Zanette L., Boonstra R., Wingfield J.C., Smith J.N.M., 2004. Balancing food and predator pressure induces chronic stress in songbirds // *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. V. 271. № 1556. P. 2473–2479.
- Clunie F., 1976. A Fiji Peregrine (*Falco peregrinus*) in an urban-marine environment // *Notornis*. V. 23. № 1. P. 8–28.
- Contesse P., Heggin D., Gloor S., Bontadina F., Deplazes P., 2004. The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of anthropogenic food in the city of Zurich, Switzerland // *Mammalian Biology*. V. 69. № 2. P. 81–95.
- Cresswell W., 2008. Non-lethal effects of predation in birds // *Ibis*. V. 150. Suppl. 1. P. 3–17.
- Crooks K.R., Soulé M.E., 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system // *Nature*. V. 400. № 6744. P. 563–566.
- DeCandido R., Allen D., 2006. Nocturnal hunting by Peregrine Falcons at the Empire State Building, New York City // *Wilson Journal of Ornithology*. V. 118. № 1. P. 53–58.
- De Coster G., De Laet J., Vangestel C., Adriaenssens F., Lens L., 2015. Citizen science in action – evidence for long-term, region-wide House Sparrow declines in Flanders, Belgium // *Landscape and Urban Planning*. V. 134. P. 139–146.
- De Laet J., Summers-Smith J.D., 2007. The status of the urban house sparrow *Passer domesticus* in north-western Europe: a review // *Journal of Ornithology*. V. 148. Suppl. 2. P. S275–S278.
- Delgado-V.C.A., French K., 2012. Parasite–bird interactions in urban areas: current evidence and emerging questions // *Landscape and Urban Planning*. V. 105. № 1–2. P. 5–14.
- Dhondt A.A., Eyckerman R., Moermans R., Hublé J., 1984. Habitat and laying date of Great and Blue Tit *Parus major* and *P. caeruleus* // *Ibis*. V. 126. № 3. P. 388–397.
- Díaz M., Møller A.P., Flensted-Jensen E., Grim T., Ibáñez-Álamo J.D. et al., 2013. The geography of fear: a latitudinal gradient in anti-predator escape distances of birds across Europe // *PLoS ONE*. V. 8. № 5. Article e64634.
- Dominoni D., Quetting M., Partecke J., 2013. Artificial light at night advances avian reproductive physiology // *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. V. 280. № 1756: 20123017.
- Dominoni D.M., Helm B., Lehmann M., Dowse H.B., Partecke J., 2013a. Clocks for the city: circadian differences between forest and city songbirds // *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. V. 280. № 1763: 20130593.
- Drewitt E., 2014. *Urban Peregrines*. Exeter, UK: Pelagic Publishing. 250 p.
- Drewitt E.J.A., Dixon N., 2008. Diet and prey selection of urban-dwelling Peregrine Falcons in southwest England // *British Birds*. V. 101. № 2. P. 58–67.
- Dunn P., 2004. Breeding dates and reproductive performance // A.P. Møller, W. Fiedler, P. Berthold (eds). *Birds and Climate Change / Advances in Ecological Research*. V. 35. Amsterdam: Elsevier. P. 69–87.
- Dunn P.O., Winkler D.W., 2010. Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds // A.P. Møller, W. Fiedler, P. Berthold (eds). *Effects of Climate Change on Birds*. Oxford: Oxford University Press. P. 113–128.
- Dykstra C.R., 2018. City lifestyles: behavioral ecology of urban raptors // C.W. Boal, C.R. Dykstra (eds). *Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities*. Washington: Island Press. P. 18–35.
- Eden S.F., 1985. The comparative breeding biology of magpies *Pica pica* in an urban and a rural habitat (Aves: Corvidae) // *Journal of Zoology*. V. 205. № 3. P. 325–334.
- Ellenberg H., Dreifke R., 1992. “Abrition” – Der Kolkkrabe als “Schutzschild” vor dem Habicht // *Corax*. B. 15. S. 2–10.
- Emlen J.T., 1974. An urban bird community in Tucson, Arizona: derivation, structure, regulation // *Condor*. V. 76. № 2. P. 184–197.
- Eötvös C.B., Magura T., Lövei G.L., 2018. A meta-analysis indicates reduced predation pressure with increasing urbanization // *Landscape and Urban Planning*. V. 180. P. 54–59.
- Erz W., 1966. Ecological principles in the urbanization of birds // *Ostrich*. Supplement 6. P. 357–364.
- Estes J.A., Terborgh J., Brashares J.S., Power M.E., Berger J. et al., 2011. Trophic downgrading of planet Earth // *Science*. V. 333. № 6040. P. 301–306.
- Estes W.A., Mannan R.W., 2003. Feeding behavior of Cooper’s Hawks at urban and rural nests in southeastern Arizona // *Condor*. V. 105. № 1. P. 107–116.
- Evans K.L., Chamberlain D.E., Hatchwell B.J., Gregory R.D., Gaston K.J., 2011. What makes an urban bird? // *Global Change Biology*. V. 17. № 1. P. 32–44.
- Evans K.L., Gaston K.J., Sharp S.P., McGowan A., Simeoni M. et al., 2009. Effects of urbanization on disease prevalence and age structure in Blackbird *Turdus merula* populations // *Oikos*. V. 118. № 5. P. 774–782.
- Evans K.L., Newson S.E., Gaston K.J., 2009a. Habitat influences on urban avian assemblages // *Ibis*. V. 151. № 1. P. 19–39.
- Faeth S.H., Warren P.S., Shochat E., Marussich W.A., 2005. Trophic dynamics in urban communities // *BioScience*. V. 55. № 5. P. 399–407.
- Fedriani J.M., Fuller T.K., Sauvajot R.M., 2001. Does availability of anthropogenic food enhance densities of omnivorous mammals? An example with coyotes in southern California // *Ecography*. V. 24. № 3. P. 325–331.
- Feoktistova N.Yu., Surov A.V., Tovpinetz N.N., Kropotkina M.V., Bogomolov P.L. et al., 2013. The common hamster as a

- synurbist: a history of settlement in European cities // *Zoologica Poloniae*. V. 58. № 3–4. P. 113–126.
- Fischer J.D., Cleeton S.H., Lyons T.P., Miller J.R., 2012. Urbanization and the predation paradox: the role of trophic dynamics in structuring vertebrate communities // *BioScience*. V. 62. № 9. P. 809–818.
- Fiuczynski D., 1988. Die Baumfalke *Falco subbuteo*. Wittenberg, Lutherstadt: A. ZiemsenVerlag Die Neue Brehm-Bücherei. № 575. 208 s.
- Fiuczynski D., Hallau A., Hastädt V., Herold S., Kehl G. et al., 2010. Der Baumfalke in der modernen Kulturlandschaft // *Greifvögel und Falkneri* 2009/2010. S. 230–244.
- Fraissinet M., De Rosa D., 2010. Studio della dieta in periodo riproduttivo del Falco pellegrino *Falco peregrinus* in ambito urbano // *Picus*. V. 36. № 70. P. 97–103.
- Frimer O., 1989. Food and predation in suburban Sparrowhawks *Accipiter nisus* during the breeding season // *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift*. Å. 83. № 1. P. 35–44.
- Frimer O., 1989a. Breeding performance in a Danish suburban population of Sparrowhawks *Accipiter nisus* // *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift*. Å. 83. № 2. P. 151–156.
- Fürst M., Veit R.R., Hahn M., Dheilly N., Thorne L.H., 2018. Effects of urbanization on the foraging ecology and microbiota of the generalist seabird *Larus argentatus* // *PLoS ONE*. V. 13. № 12. Article e0209200. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209200>
- Fuller R.A., Tratalos J., Gaston K.J., 2009. How many birds are there in a city of half a million people? // *Diversity and Distributions*. V. 15. № 2. P. 328–337.
- Galbraith J.A., Stanley M.C., Jones D.N., Beggs J.R., 2017. Experimental feeding regime influences urban bird disease dynamics // *Journal of Avian Biology*. V. 48. № 5. P. 700–713.
- Galeotti P., Morimando F., Violani C., 1991. Feeding ecology of the Tawny Owls (*Strix aluco*) in urban habitats (northern Italy) // *Bolletino di Zoologia*. V. 58. № 2. P. 143–150.
- Galushin V.M., 1971. A huge urban population of birds of prey in Delhi, India (Preliminary note) // *Ibis*. V. 113. № 4. P. 522.
- Gauthreaux S.A.Jr., Belser C.G., 2006. Effects of artificial night lighting on migrating birds // C. Rich, T. Longcore (eds). *Ecological Consequences of Artificial Night Lighting*. Washington, DC: Island Press. P. 67–93.
- Gómez S., Potts A., Mills K.L., Allen A.A., Holman A. et al., 2021. Downtown diet: a global meta-analysis of urbanization on consumption patterns of vertebrate predators // *Ecology Letters*. In review. <https://doi.org/10.1111/2020.12.19.423628>
- Gehlbach F.R., 1996. Eastern Screech Owls in suburbia: a model of raptor urbanization // D. Bird, D. Varland, J.J. Negro (eds). *Raptors in Human Landscapes: Adaptations to Built and Cultivated Environments*. London: Academic Press. P. 69–74.
- Geue D., Partecke J., 2008. Reduced parasite infestation in urban Eurasian Blackbirds (*Turdus merula*): a factor favoring urbanization? // *Canadian Journal of Zoology*. V. 86. № 12. P. 1419–1425.
- Glue D.E., 1972. Bird prey taken by British owls // *Bird Study*. V. 19. № 2. P. 91–96.
- Goszczyński J., Jabłoński P., Lesiński G., Romanowski J., 1993. Variation in diet of Tawny Owl *Strix aluco* L. along an urbanization gradient // *Acta Ornithologica*. V. 27. № 2. P. 113–123.
- Grade A.M., Lerman S.B., Warren P.S., 2021. Perilous choices: landscapes of fear for adult birds reduces nesting condition across an urban gradient // *Ecosphere*. V. 12. № 7. Article e03665.
- Grandāns G., Keišs O., Avotiņš A., 2009. Onset of breeding in Tawny Owl *Strix aluco* in eastern Latvia // *Acta Universitatis Latviensis*. V. 753. Biology. P. 81–87.
- Gregoire A., Faivre B., Heeb P., Cezilly F., 2002. A comparison of infestation patterns by *Ixodes* ticks in urban and rural populations of the Common Blackbird *Turdus merula* // *Ibis*. V. 144. № 4. P. 640–645.
- Groom D.W., 1993. Magpie *Pica pica* predation on Blackbird *Turdus merula* nests in urban areas // *Bird Study*. V. 40. № 1. P. 55–62.
- Gryz J., Krauze-Gryz D., 2019. Changes in the tawny owl *Strix aluco* diet along an urbanisation gradient // *Biologia*. V. 74. № 3. P. 279–285.
- Grzędzicka E., Kus K., Nabielec J., 2013. The effect of urbanization on the diet composition of the Tawny Owl (*Strix aluco* L.) // *Polish Journal of Ecology*. V. 61. № 2. P. 391–400.
- Gustin M., Ferrarini A., Giglio G., Pellegrino S.C., Frassanito A., 2014. First evidence of widespread nocturnal activity of Lesser Kestrel (*Falco naumanni*) in Southern Italy // *Ornis Fennica*. V. 91. № 4. P. 256–260.
- Gustin M., Giglio G., Pellegrino S.C., Frassanito A., Ferrarini A., 2017. New evidences confirm that during the breeding season Lesser Kestrel is not a strictly diurnal raptor // *Ornis Fennica*. V. 94. № 4. P. 194–199.
- Halme P., Häkkinen M., Koskela E., 2004. Do breeding Ural owls *Strix uralensis* protect ground nests of birds?: an experiment using dummy nests // *Wildlife Biology*. V. 10. № 2. P. 145–148.
- Halupka L., Halupka K., 2017. The effect of climate change on the duration of avian breeding seasons: a meta-analysis // *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. V. 284. № 1867: 20171710.
- Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Vol. 4. Terns to Woodpeckers, 1985 / S. Cramp (ed.). Oxford: Oxford University Press. 960 p.
- Hanmer H.J., Thomas R.L., Fellowes M.D.E., 2017. Provision of supplementary food for wild birds may increase the risk of local nest predation // *Ibis*. V. 159. № 1. P. 158–167.
- Harrison C.J.O., 1960. The food of some urban Tawny Owls // *Bird Study*. V. 7. № 4. P. 236–240.
- Häkkinen M., Halme P., Koskela E., 2012. Could fluctuating prey availability change protective nesting associations in forest birds? A hypothesis // *Journal of Ornithology*. V. 153. № 1. P. 199–203.
- Hetmański T., 2004. Timing of breeding in the Feral Pigeon *Columba livia* f. *domestica* in Słupsk (NW Poland) // *Acta Ornithologica*. V. 39. № 2. P. 105–110.
- Hindmarch S., Elliot J.E., 2014. Comparing the diet of Great Horned Owls (*Bubo virginianus*) in rural and urban areas of southwestern British Columbia // *Canadian Field-Naturalist*. V. 128. № 4. P. 393–399.

- Hindmarch S., Elliot J.E., 2015. A specialist in the city: the diet of barn owls along a rural to urban gradient // *Urban Ecosystems*. V. 18. № 2. P. 477–488.
- Hindmarch S., Elliot J.E., 2015a. When owls go to town: the diet of urban Barred Owls // *Journal of Raptor Research*. V. 49. № 1. P. 66–74.
- Ibáñez-Álamo J.D., Magrath R.D., Oteyza J.C., Chalfoun A.D., Haff T.M. et al., 2015. Nest predation research: recent findings and future perspectives // *Journal of Ornithology*. V. 156. Suppl. 1. P. S247–S262.
- James P.C., 1988. Urban Merlins in Canada // *British Birds*. V. 81. № 6. P. 274–277.
- James P.C., Smith A.R., Oliphant L.W., Warkentin I.G., 1987. Northward expansion of the wintering range of Richardson's Merlin // *Journal of Field Ornithology*. V. 58. № 2. P. 112–117.
- Jerzak L., 2001. Synurbanization of the magpie in the Palearctic // J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds). *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. P. 403–425.
- Johnston R.F., 2001. Synanthropic birds of North America // J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds). *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. P. 49–67.
- Jokimäki J., Suhonen J., Benedetti Y., Díaz M., Kaisanlahti-Jokimäki M.-L. et al., 2020. Land-sharing vs. land-sparing urban development modulate predator–prey interactions in Europe // *Ecological Applications*. V. 30. № 3: e02049.
- Jung K., Threlfall C.G., 2018. Trait-dependent tolerance of bats to urbanization: a global meta-analysis // *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. V. 285: 20181222. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1222>
- Karels T.J., Byrom A.E., Boonstra R., Krebs C.J., 2000. The interactive effects of food and predators on reproduction and overwinter survival of Arctic Ground Squirrels // *Journal of Animal Ecology*. V. 69. № 2. P. 235–247.
- Kettel E.F., Gentle L.K., Quinn J.L., Yarnel R.W., 2018. The breeding performance of raptors in urban landscapes: a review and meta-analysis // *Journal of Ornithology*. V. 159. № 1. P. 1–18.
- Kettel E.F., Gentle L.K., Yarnel R.W., 2016. Evidence of an urban Peregrine Falcon (*Falco peregrinus*) feeding young at night // *Journal of Raptor Research*. V. 50. № 3. P. 321–323.
- Kövér L., Lengyel S., Takenaka M., Kirchmeir A., Uhl F. et al., 2019. Why do zoos attract crows? A comparative study from Europe and Asia // *Ecology and Evolution*. V. 9. № 24. P. 14465–14475.
- Krebs C.J., Boutin S., Boonstra R., Sinclair A.R.E., Smith J.N.M. et al., 1995. Impact of food and predation on the Snowshoe Hare cycle // *Science*. V. 269. № 5227. P. 1112–1115.
- Kristan III W.B., Boarman W.I., Crayon J.J., 2004. Diet composition of common ravens across the urban–wildland interface of the West Mojave Desert // *Wildlife Society Bulletin*. V. 32. № 1. P. 244–253.
- Krivosheina N.P., Morozov N.S., Khudyakov V.V., 2017. On the biology of the bird parasite *Neottiophilum praeustum* (Meigen, 1826) (Diptera, Neottiophilidae) // *Entomological Review*. V. 97. № 8. P. 1048–1052.
- Krivosheina N.P., Morozov N.S., Khudyakov V.V., 2018. Diptera in nests of the Fieldfare *Turdus pilaris* in Moscow City // *Entomological Review*. V. 98. № 4. P. 434–447.
- Krone O., Altenkamp R., Kenntner N., 2005. Prevalence of *Trichomonas gallinae* in Northern Goshawks from the Berlin area of Northeastern Germany // *Journal of Wildlife Diseases*. V. 41. № 2. P. 304–309.
- Kumar N., Mohan D., Jhala Y.V., Qureshi Q., Sergio F., 2014. Density, laying date, breeding success and diet of Black Kites *Milvus migrans govinda* in the city of Delhi (India) // *Bird Study*. V. 61. № 1. P. 1–8.
- Kübler S., Kupko S., Zeller U., 2005. The kestrel (*Falco tinnunculus* L.) in Berlin: investigation of breeding biology and feeding ecology // *Journal of Ornithology*. V. 146. № 3. P. 271–278.
- Lack D., 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. London: Methuen. 409 p.
- Leonardi G., Mannino V., 2007. Feeding habits of urban Peregrine *Falco peregrinus brookei* in eastern Sicily // *Avocetta*. V. 31. P. 73–74.
- Lesiński G., Gryz J., Kowalski M., 2009. Bat predation by Tawny Owls *Strix aluco* in differently human-transformed habitats // *Italian Journal of Zoology*. V. 76. № 4. P. 415–421.
- Lesiński G., Gryz J., Krauze-Gryz D., Stolarz P., 2021. Population increase and synurbanization of the Yellow-necked Mouse *Apodemus flavicollis* in some wooded areas of Warsaw agglomeration, Poland, in the years 1983–2018 // *Urban Ecosystems*. V. 24. № 3. P. 481–489.
- Lesiński G., Kasprzyk K., Gryz J., 2012. Bats taken by the Tawny Owl in relation to its roosting site // *North-Western Journal of Zoology*. V. 8. № 2. P. 247–251. Article No. 121119.
- Lewis D.L., Baruch-Mordo S., Wilson K.R., Breck S.W., Mao J.S. et al., 2015. Foraging ecology of black bears in urban environments: guidance for human–bear conflict mitigation // *Ecosphere*. V. 6. № 8. Article 141.
- Lima S.L., 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation // *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. V. 84. № 3. P. 485–513.
- Lin W.-L., Lin S.-M., Lin J.-W., Wang Y., Tseng H.-Y., 2015. Breeding performance of Crested Goshawk *Accipiter trivirgatus* in urban and rural environments of Taiwan // *Bird Study*. V. 62. № 2. P. 177–184.
- Luniak M., 1995. Peregrine Falcon *Falco peregrinus* in cities – the background for its planned reintroduction in Warsaw // *Acta Ornithologica*. V. 30. № 1. P. 53–62.
- Luniak M., 2004. Synurbanization – adaptation of animal wildlife to urban development // W.W. Shaw, L.K. Harris, L. Vandruuff (eds). *Proceedings of the 4th International Symposium on Urban Wildlife Conservation*. Tucson: Univ. of Arizona. P. 50–55.
- Luniak M., Mulsow R., 1988. Ecological parameters in urbanization of the European Blackbird // H. Onellet (ed.). *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*, Ottawa, 22–29.VI.1986. Vol. 2. Ottawa: Univ. of Ottawa Press. P. 1787–1793.
- Luniak M., Mulsow R., Walasz K., 1990. Urbanization of the European Blackbird – expansion and adaptations of ur-

- ban population // M. Luniak (ed.). Urban Ecological Studies in Central and Eastern Europe. Wrocław: Ossolineum. P. 186–199.
- Marchesi L., Sergio F., Pedrini P., 2002. Cost and benefits of breeding in human-altered landscapes for the Eagle Owl *Bubo bubo* // Ibis. V. 144. № 4. P. E164–E177.
- Martin T.E., 1988. On the advantage of being different: nest predation and the coexistence of bird species // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. V. 85. № 7. P. 2196–2199.
- Martin T.E., 1992. Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies // D.M. Power (ed.). Current Ornithology. Vol. 9. New York: Plenum Press. P. 163–197.
- Martin T.E., 2011. The cost of fear // Science. V. 334. № 6061. P. 1353–1354.
- Marzluff J.M., 2017. A decadal review of urban ornithology and a prospectus for the future // Ibis. V. 159. № 1. P. 1–13.
- Marzluff J.M., Neatherlin E., 2006. Corvid response to human settlements and campgrounds: causes, consequences, and challenges for conservation // Biological Conservation. V. 130. № 2. P. 301–314.
- Marzluff J.M., McGowan K.J., Donnelly R., Knight R.L., 2001. Causes and consequences of expanding American Crow populations // J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds). Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World. Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. P. 331–363.
- Mason, C.F., 2000. Thrushes now largely restricted to the built environment in eastern England // Diversity and Distributions. V. 6. № 4. P. 189–194.
- McGrady M.J., 1991. The ecology and breeding behaviours of urban Sparrowhawks (*Accipiter nisus*) in Edinburgh, Scotland. PhD thesis. Edinburgh: University of Edinburgh. 181 p.
- Mikula P., Hromada M., Tryjanowski P., 2013. Bats and Swifts as food of the European Kestrel (*Falco tinnunculus*) in a small town in Slovakia // Ornis Fennica. V. 90. № 3. P. 178–185.
- Milchev B., Boev Z., Georgiev V., 2006. Birds in the diet of Barn Owl *Tyto alba* in SE Bulgaria // Acrocephalus. V. 27. № 128–129. P. 59–63.
- Mirkin S., Tucker M.R., Williams D.A., 2021. Predation release of Texas horned lizards (*Phrynosoma cornutum*) living in small towns // Ecology and Evolution. V. 11. № 10. P. 5355–5363.
- Moyers S.C., Adelman J.S., Farine D.R., Thomason C.A., Hawley D.M., 2018. Feeder density enhances House Finch disease transmission in experimental epidemics // Philosophical Transactions of the Royal Society. Ser. B. Biological Sciences. V. 373. № 1745: 20170090. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0090>
- Mönkkönen M., Forsman J. T., 2002. Heterospecific attraction among forest birds: a review // Ornithological Science. V. 1. P. 41–51.
- Mönkkönen M., Husby M., Tornberg R., Helle P., Thomson R.L., 2007. Predation as a landscape effect: the trading off by prey species between predation risks and protection benefits // Journal of Animal Ecology. V. 76. № 3. P. 619–629.
- Møller A.P., Nielsen J.T., 2007. Malaria and risk of predation: a comparative study of birds // Ecology. V. 88. № 4. P. 871–881.
- Murray M., Edwards M.A., Abercrombie B., St. Clair C.C., 2015. Poor health is associated with use of anthropogenic resources in an urban carnivore // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 282. № 1806. Article ID: 20150009.
- Murray M.H., Becker D.J., Hall R.J., Hernandez S.M., 2016. Wildlife health and supplemental feeding: a review and management recommendations // Biological Conservation. V. 204. Part B. P. 163–174.
- Negro J.J., Bustamante J., Melguizo C., Ruiz J.L., Grande J.M., 2000. Nocturnal activity of Lesser Kestrels under artificial lighting conditions in Seville, Spain // Journal of Raptor Research. V. 34. № 4. P. 327–329.
- Negro J.J., Ibáñez C., Pérezjardá J.L., Delariva M.J., 1992. Winter predation by Common Kestrel *Falco tinnunculus* on Pipistrelle Bats *Pipistrellus pipistrellus* in Southern Spain // Bird Study. V. 39. № 3. P. 195–199.
- Negro J.J., Prenda J., Ferrero J.J., Rodríguez A., Reig-Ferrer A., 2020. A timeline for the urbanization of wild birds: the case of the lesser kestrel // Quaternary Science Reviews. V. 249: 106638.
- Newsome T.M., Dellinger J.A., Pavey C.R., Ripple W.J., Shores C.R. et al., 2014. The ecological effects of providing resource subsidies to predators // Global Ecology and Biogeography. V. 24. № 1. P. 1–11.
- Newton I., 1998. Population limitation in birds. London: Academic Press. 597 p.
- Newton I., 2010. The Sparrowhawk. London: A & C Black. 420 p.
- Parr S., 1985. The breeding ecology and diet of the Hobby *Falco subbuteo* in southern England // Ibis. V. 127. № 1. P. 60–73.
- Partecke J., Gwinner E., 2007. Increased sedentariness in European Blackbirds following urbanization: a consequence of local adaptation? // Ecology. V. 88. № 4. P. 882–890.
- Partecke J., Van't Hof T., Gwinner E., 2004. Differences in the timing of reproduction between urban and forest European Blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 271. № 1552. P. 1995–2001.
- Partecke J., Van't Hof T.J., Gwinner E., 2005. Underlying physiological control of reproduction in urban and forest-dwelling European Blackbirds *Turdus merula* // Journal of Avian Biology. V. 36. № 4. P. 295–305.
- Perrins C.M., 1970. The timing of birds' breeding seasons // Ibis. V. 112. № 2. P. 242–255.
- Piattella E., Salvati L., Manganaro A., Fattorini S., 1999. Spatial and temporal variations in the diet of the Common Kestrel (*Falco tinnunculus*) in urban Rome, Italy // Journal of Raptor Research. V. 33. № 2. P. 172–175.
- Pirovano A., Rubolini D., Brambilla S., Ferrari N., 2000. Winter diet of urban roosting Long-eared Owls *Asio otus* in northern Italy: the importance of the Brown Rat *Rattus norvegicus* // Bird Study. V. 47. № 2. P. 242–244.
- Polak M., 2014. Protective nesting association between the Barred Warbler *Sylvia nisoria* and the Red-backed

- Shrike *Lanius collurio*: an experiment using artificial and natural nests // *Ecological Research*. V. 29. P. 949–957.
- Prugh L.R., Stoner C.J., Epps C.W., Bean W.T., Ripple W.J. et al., 2009. The rise of the mesopredator // *BioScience*. V. 59. № 9. P. 779–791.
- Quinn J.L., Ueta M., 2008. Protective nesting associations in birds // *Ibis*. V. 150. Suppl. 1. P. 146–167.
- Ranazzi L., Manganaro A., Salvati L., 2001. Notes on the diet of successful and failed breeding tawny owls (*Strix aluco*) in urban Rome, Italy // *Acta Zoologica Cracoviensia*. V. 44. № 1. P. 53–57.
- Randa L.A., Cooper D.M., Meserve P.L., Yunker J.A., 2009. Prey switching of sympatric canids in response to variable prey abundance // *Journal of Mammalogy*. V. 90. № 3. P. 594–603.
- Ratcliffe D., 1993. *The Peregrine Falcon*. Second edition. London: T & AD Poyser. 454 p.
- Rejt L., 2001. Feeding activity and seasonal changes in prey composition of urban Peregrine Falcons *Falco peregrinus* // *Acta Ornithologica*. V. 36. № 2. P. 165–169.
- Rejt L., 2004. Nocturnal feeding of young by urban Peregrine Falcons (*Falco peregrinus*) in Warsaw (Poland) // *Polish Journal of Ecology*. V. 52. № 1. P. 63–68.
- Reynolds S.J., Galbraith J.A., Smith J.A., Jones D.N., 2017. Garden bird feeding: insights and prospects from a North-South comparison of this global urban phenomenon // *Frontiers in Ecology and Evolution*. V. 5. Article 24. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00024>
- Rieger J., Fuchs R., 2011. Fidelity to roost sites and diet composition of wintering male urban Common Kestrels *Falco tinnunculus* // *Acta Ornithologica*. V. 46. № 2. P. 183–189.
- Rivera-López A., MacGregor-Fors I., 2016. Urban predation: a case study assessing artificial nest survival in a neotropical city // *Urban Ecosystems*. V. 19. № 2. P. 649–655.
- Robb G.N., McDonald R.A., Chamberlain D.E., Bearhop S., 2008. Food for thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations // *Frontiers in Ecology and the Environment*. V. 6. № 9. P. 476–484.
- Rodewald A.D., Gehrt S.D., 2014. Wildlife population dynamics in urban landscapes // R.A. McCleery, C.E. Moorman, M.N. Peterson (eds). *Urban Wildlife Conservation: Theory and Practice*. Berlin: Springer. P. 117–147.
- Rodewald A.D., Kearns L.J., Shustack D.P., 2011. Anthropogenic resource subsidies decouple predator-prey relationships // *Ecological Applications*. V. 21. № 3. P. 936–943.
- Romanowski J., 1996. On the diet of urban Kestrels (*Falco tinnunculus*) in Warsaw // *Buteo*. V. 8. P. 123–130.
- Rosenfield R.N., Bielefeldt J., Rosenfield L.J., Taft S.J., Murphy R.K. et al., 2002. Prevalence of *Trichomonas gallinae* in nestling Cooper's Hawks among three North American populations // *Wilson Bulletin*. V. 114. № 1. P. 145–147.
- Roth T.C. II, Lima S.L., 2003. Hunting behavior and diet of Cooper's hawks: an urban view of the small-bird-in-winter paradigm // *Condor*. V. 105. № 3. P. 474–483.
- Rouffeaer L.O., Strubbe D., Teyssier A., Hudin N.S., Van den Abeele A.M. et al., 2017. Effects of urbanization on host-pathogen interactions, using *Yersinia* in House Sparrows as a model // *PloS ONE*. V. 12. № 12. P. e0189509. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189509>
- Rutz C., 2004. Breeding season diet of Northern Goshawks *Accipiter gentilis* in the city of Hamburg, Germany // *Corax*. V. 19. № 3. P. 311–322.
- Rutz C., 2006. Home range size, habitat use, activity patterns and hunting behaviour of urban-breeding Northern Goshawks *Accipiter gentilis* // *Ardea*. V. 94. № 2. P. 185–202.
- Rutz C., Bijlsma R.G., Marquiss M., Kenward R.E., 2006. Population limitation in the Northern Goshawk in Europe: a review with case studies // *Studies in Avian Biology*. V. 31. P. 158–197.
- Rutz C., Whittingham M.J., Newton I., 2006a. Age-dependent diet choice in an avian top predator // *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. V. 273. № 1586. P. 579–586.
- Salvati L., Manganaro A., Fattorini S., Piatella E., 1999. Population features of Kestrels *Falco tinnunculus* in urban, suburban and rural areas in Central Italy // *Acta Ornithologica*. V. 34. № 1. P. 53–58.
- Sasvári L., Hegyi Z., 1998. Bird predation by Tawny Owls (*Strix aluco* L.) and its effect on the reproductive performance of tits // *Acta Oecologica*. V. 19. № 6. P. 483–490.
- Sándor A.D., Ionesco D.T., 2009. Diet of the Eagle Owl (*Bubo bubo*) in Braşov, Romania // *North-Western Journal of Zoology*. V. 5. № 1. P. 170–178.
- Sándor A.D., Moldován I., 2010. Heading to the city. Diet selection of urban breeding Desert Eagle Owls (*Bubo ascalaphus*) in Hurghada, Egypt // *Journal of Arid Environments*. V. 74. P. 1146–1148.
- Schneider R., Wilden I., 1994. Choice of prey and feeding activity of urban Peregrine Falcons *Falco peregrinus* during the breeding season // B.-U. Meyburg, R.D. Chancellor (eds). *Raptor Conservation Today*. Berlin, London & Paris: WWGBP & Pica Press. P. 203–209.
- Schoech S.J., Bowman R., 2001. Variation in the timing of breeding between suburban and wildland Florida Scrub Jays: do physiologic measures reflect different environments? // J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds). *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. P. 289–306.
- Schulz W., Massow S., 1998. Nahrungsspektrum beim Waldkauz (*Strix aluco*) im Schloßpark Buch (Bezirk Berlin-Pankow) // *Berliner Ornithologischer Bericht*. B. 8. S. 147–167.
- Self A., 2014. *The Birds of London*. London: Bloomsbury. 464 p.
- Seress G., Liker A., 2015. Habitat urbanization and its effects on birds // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. V. 61. № 4. P. 373–408.
- Seress G., Bókony V., Heszberger J., Liker A., 2011. Response to predation risk in urban and rural house sparrows // *Ethology*. V. 117. № 10. P. 896–907.
- Seress G., Hammer T., Bókony V., Vincze E., Preiszner B. et al., 2018. Impact of urbanization on abundance and phenology of caterpillars and consequences for breeding in an insectivorous bird // *Ecological Applications*. V. 28. № 5. P. 1143–1156.

- Sergio F., Bogliani G., 1999. Eurasian Hobby density, nest area occupancy, diet, and productivity in relation to intensive agriculture // *Condor*. V. 101. № 4. P. 806–817.
- Sergio F., Hiraldo F., 2008. Intraguild predation in raptor assemblages: a review // *Ibis*. V. 150. Suppl. 1. P. 132–145.
- Serra G., Lucentini M., Romano S., 2001. Diet and prey selection of nonbreeding peregrine falcons in an urban habitat of Italy // *Journal Raptor Research*. V. 35. № 1. P. 61–64.
- Shang G.-Z., Zhu Y.-H., Wu Y., Cao Y.-F., Bian J.-H., 2019. Synergistic effects of predation and parasites on the overwinter survival of root voles // *Oecologia*. V. 191. № 1. P. 83–96.
- Sharikov A., Makarova T., 2014. Weather conditions explain variation in the diet of Long-eared Owl at winter roost in central part of European Russia // *Ornis Fennica*. V. 91. № 2. P. 100–107.
- Shaw L.M., Chamberlain D., Evans M., 2008. The House Sparrow *Passer domesticus* in urban areas: reviewing a possible link between post-decline distribution and human socioeconomic status // *Journal of Ornithology*. V. 149. № 3. P. 293–299.
- Shin D.-M., Yoo J.-C., Jeong D.-M., 2013. Spatial variation of Eurasian Eagle-Owl diets in wetland and nonwetland habitats in West-Central Korea // *Journal of Raptor Research*. V. 47. № 4. P. 400–409.
- Shitikov D., Vaytina T., Makarova T., Fedotova S., Volkova V. et al., 2018. Species-specific nest predation depends on the total passerine nest density in open-nesting passerines // *Journal of Ornithology*. V. 159. № 2. P. 483–491.
- Shochat E., 2004. Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds // *Oikos*. V. 106. № 3. P. 622–626.
- Shochat E., Warren P.S., Faeth S.H., McIntyre N.E., Hope D., 2006. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 21. № 4. P. 186–191.
- Shustack D.P., Rodewald A.D., 2011. Nest predation reduces benefits to early clutch initiation in northern cardinals *Cardinalis cardinalis* // *Journal of Avian Biology*. V. 42. № 3. P. 204–209.
- Sieradzki A., Mikkola H., 2020. A review of European owls as predators of bats // *IntechOpen*. 20 p. <https://doi.org/10.5772/intechopen.90330>
- Sims V., Evans K.L., Newson S.E., Tratalos J.A., Gaston K.J., 2008. Avian assemblage structure and domestic cat densities in urban environments // *Diversity and Distributions*. V. 14. № 2. P. 387–399.
- Sodhi N.S., Oliphant L.W., 1993. Prey selection by urban-breeding Merlins // *Auk*. V. 110. № 4. P. 727–735.
- Sodhi N.S., Didiuk A., Oliphant L.W., 1990. Differences in bird abundance in relation to proximity of merlin nests // *Canadian Journal of Zoology*. V. 68. № 5. P. 852–854.
- Sodhi N.S., James P.C., Warkentin I.G., Oliphant L.W., 1992. Breeding ecology of urban Merlins (*Falco columbarius*) // *Canadian Journal of Zoology*. V. 70. № 8. P. 1477–1483.
- Solonen T., 2014. Timing of breeding in rural and urban Tawny Owls *Strix aluco* in southern Finland: effects of vole abundance and winter weather // *Journal of Ornithology*. V. 155. № 1. P. 27–36.
- Solonen T., Hildén M., 2014. Breeding phenology in Great and Blue Tits (*Parus* spp.): are urban populations more resistant to climate change than rural ones? // *Ornis Fennica*. V. 91. № 4. P. 209–219.
- Solonen T., Ursin K., 2008. Breeding of Tawny Owls *Strix aluco* in rural and urban habitats in southern Finland // *Bird Study*. V. 55. № 2. P. 216–221.
- Solonen T., Lokki H., Sulkava S., 2019. Diet and brood size in rural and urban Northern Goshawks *Accipiter gentilis* in southern Finland // *Avian Biology Research*. V. 12. № 1. P. 3–9.
- Sorace A., 2002. High density of bird and pest species in urban habitats and the role of predator abundance // *Ornis Fennica*. V. 79. № 2. P. 60–71.
- Soulé M.E., Bolger D.T., Alberts A.C., Wright J., Sorice M. et al., 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands // *Conservation Biology*. V. 2. № 1. P. 75–92.
- Sömmer P., 1989. Die Ernährung des Berliner Wanderfalkenbrutpaares // *Pica*. V. 16. P. 120–128.
- Stracey C.M., 2011. Resolving the urban nest predator paradox: the role of alternative foods for nest predators // *Biological Conservation*. V. 144. № 5. P. 1545–1552.
- Stracey C.M., Robinson S.K., 2012. Does nest predation shape urban bird communities? // C.A. Lepczyk, P.S. Warren (eds). *Urban Bird Ecology and Conservation*. Studies in Avian Biology. № 45. Berkeley: University of California Press. P. 49–70.
- Sumasgutner P., Krenn H.W., Duesberg J., Gaspar T., Gamauf A., 2013. Diet specialisation and breeding success along an urban gradient: the kestrel (*Falco tinnunculus*) in Vienna, Austria // *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung*. B. 38. S. 385–397.
- Sumasgutner P., Schulze C.H., Krenn H.W., Gamauf A., 2014. Conservation related conflicts in nest-site selection of the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*) and the distribution of its avian prey // *Landscape and Urban Planning*. V. 127. P. 94–103.
- Sunde P., 2005. Predators control post-fledging mortality in Tawny Owls, *Strix aluco* // *Oikos*. V. 110. № 3. P. 461–472.
- Surov A.V., Poplavskaya N.S., Bogomolov P.L., Kropotkina M.V., Tovpinetz N.N. et al., 2016. Synurbanization of the Common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) // *Russian Journal of Biological Invasions*. V. 7. № 1. P. 69–76.
- Šrámný K., Bejček V., Kelcey J.G., 2005. Prague // J.G. Kelcey, G. Rheinwald (eds). *Birds in European Cities*. St. Katharinen: Ginster Verlag. P. 215–241.
- Tella J.L., Hiraldo F., Donazar-Sancho J.A., Negro J.J., 1996. Costs and benefits of urban nesting in the Lesser Kestrel // D.M. Bird, D.E. Varland, J.J. Negro (eds). *Raptors in Human Landscapes: Adaptions to Built and Cultivated Environments*. London: Academic Press. P. 54–60.
- The Breeding Birds of the London area, 2002 / J. Hewlett (ed.). London: London Natural Historical Society. 294 p.
- Tomiatóć L., 1994. Breeding ecology of the Blackbird *Turdus merula* studied in the primaeval forest of Białowieża (Poland). Part 2. Reproduction and mortality // *Acta Ornithologica*. V. 29. № 2. P. 101–121.
- Tomiatóć L., 2011. Changes in breeding bird communities of two urban parks in Wrocław across 40 years (1970–

- 2010): before and after colonization by important predators // *Ornis Polonica*. V. 52. № 1. P. 1–25.
- Tomiałojć L., 2017. Human initiation of synurbic populations of waterfowl, raptors, pigeons and cage birds // E. Murgui, M. Hedblom (eds). *Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments*. Cham, Switzerland: Springer. P. 271–286.
- Tornberg R., Rytkönen S., Välimäki P., Valkama J., Helle P., 2015. Northern Goshawk (*Accipiter gentilis*) may improve Black Grouse breeding success // *Journal of Ornithology*. V. 157. № 1. P. 363–370.
- Tratalos J., Fuller R.A., Evans K.L., Davies R.G., Newson S.E. et al., 2007. Bird densities are associated with household densities // *Global Change Biology*. V. 13. № 8. P. 1685–1695.
- Urban Carnivores: Ecology, Conflict, and Conservation, 2010 / S.D. Gehrt, S.P.D. Riley, B.L. Cypher (eds). Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 284 p.
- Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities, 2018 / C.W. Boal, C.R. Dykstra (eds). Washington: Island Press. 302 p.
- Vaugoyeau M., Adriaensen F., Artemyev A., Bańbura J., Barba E. et al., 2016. Interspecific variation in the relationship between clutch size, laying date and intensity of urbanization in four species of hole-nesting birds // *Ecology and Evolution*. V. 6. № 16. P. 5907–5920.
- Verhulst S., Nilsson J.-Å., 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding // *Philosophical Transactions of the Royal Society*. Ser. B. Biological Sciences. V. 363. № 1490. P. 399–410.
- Visser M.E., Holleman L.J.M., Caro S.P., 2009. Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction // *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. V. 276. № 1665. P. 2323–2331.
- von Dathe H., 1988. Über die Ernährung einer Waldohreule, *Asio otus*, inmitten der Großstadt Berlin // *Beiträge zur Vogelkunde*. B. 34. H. 1. S. 41–46.
- Watson H., Videvall E., Andersson M.N., Isaksson C., 2017. Transcriptome analysis of a wild bird reveals physiological responses to the urban environment // *Scientific Reports* 7. Article number 44180. <https://doi.org/10.1038/srep44180>
- Wawrzyniak J., Kaliński A., Gładalski M., Bańbura M., Markowski M. et al., 2015. Long-term variation in laying date and clutch size of the Great Tit *Parus major* in central Poland: a comparison between urban parkland and deciduous forest // *Ardeola*. V. 62. № 2. P. 311–322.
- Wendland V., 1980. Der Waldkauz (*Strix aluco*) im bebauten Stadtgebiet von Berlin (West) // *Beiträge zur Vogelkunde*. B. 26. H. 3/4. S. 157–171.
- Wendt A., Septon G., Moline J., 1991. Juvenile urban-hacked peregrine falcons (*Falco peregrinus*) hunt at night // *Journal of Raptor Research*. V. 25. № 3. P. 94–95.
- Węgrzynowicz A., 2012. Importance of nest sites availability for abundance and changes in number of House- and Tree Sparrow in Warsaw // *International Studies on Sparrows*. V. 36. P. 56–65.
- Węgrzynowicz A., 2017. Breeding parameter changes in two syntopic urban Sparrow species with contrasting population trends // *Ornis Fennica*. V. 94. № 3. P. 113–124.
- Wieliczko A., Piasecki T., Dorrestein G.M., Adamski A., Mazurkiewicz M., 2003. Evaluation of the health status of Goshawk chicks (*Accipiter gentilis*) nesting in Wrocław vicinity // *Bulletin of the Veterinary Institute in Pulawy*. V. 47. P. 247–257.
- Witt K., 2005. Berlin // J.G. Kelcey & G. Rheinwald (eds). *Birds in European Cities*. St. Katharinen: GINSTER Verlag. P. 17–39.
- Woodward I., Arnold R., Smith N., 2017. *The London Bird Atlas*. Oxford: London Natural History Society and John Beaufoy Publishing. 416 p.
- Wuczyński A., 2010. Winter breeding by the Blackbird, *Turdus merula* during harsh weather conditions // *Polish Journal of Ecology*. V. 58. № 4. P. 805–809.
- Wysocki D., 2005. Does corvid abundance affect the breeding success of urban populations of European Blackbird (*Turdus merula*)? // L. Jerzak, B.P. Kavenagh, P. Tryjanowski (eds). *Ptaki krukowate Polski*. Poznań: Bogucki Wydawnictwo Naukowe. P. 181–187.
- Wysocki D., 2005a. Nest site selection in the urban population of Blackbirds *Turdus merula* of Szczecin (NW Poland) // *Acta Ornithologica*. V. 40. № 1. P. 61–69.
- Wysocki D., Adamowicz J., Kościów R., Śmietana P., 2004. The size of breeding territory in an urban population of the Blackbird (*Turdus merula*) in Szczecin (NW Poland) // *Ornis Fennica*. V. 81. № 1. P. 1–12.
- Yalden D.W., 1980. Notes on the diet of urban Kestrels // *Bird Study*. V. 27. № 4. P. 235–238.
- Zalewski A., 1994. Diet of urban and suburban Tawny Owls (*Strix aluco*) in the breeding season // *Journal of Raptor Research*. V. 28. № 4. P. 246–252.
- Zanette L., Clinchy M., 2010. Food supplementation leads to bottom-up and top-down food–host–parasite interactions // *Journal of Animal Ecology*. V. 79. № 6. P. 1172–1180.
- Zanette L., Clinchy M., Smith J.N.M., 2006. Combined food and predator effects on songbird nest survival and annual reproductive success: results from a bi-factorial experiment // *Oecologia*. V. 147. № 4. P. 632–640.
- Zanette L., Clinchy M., Smith J.N.M., 2006a. Food and predators affect egg production in Song Sparrows // *Ecology*. V. 87. № 10. P. 2459–2467.
- Zanette L., Smith J.N.M., van Oort H., Clinchy M., 2003. Synergistic effects of food and predators on annual reproductive success in song sparrows // *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. V. 270. № 1517. P. 799–803.
- Zanette L.Y., White A.F., Allen M.C., Clinchy M., 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year // *Science*. V. 334. № 6061. P. 1398–1401.

THE ROLE OF PREDATORS IN SHAPING URBAN BIRD POPULATIONS. 4. THE URBAN PREDATION PARADOX AND ITS PROBABLE CAUSES

N. S. Morozov*

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

**e-mail: morozovn33@gmail.com*

As concluded in the previous paper, the order of synurbization of predators (*Corvus cornix* first of all) and prey species, as well as relatively low or moderate proportions of predated nests in some avian prey species in selected Russia's cities are consistent with the so-called urban predation paradox. The latter, noted for terrestrial vertebrates (mostly birds and mammals) in a number of North American and Western European cities, refers to the predation relaxation of prey species in spite of a simultaneous predator proliferation in urban environments. The most plausible explanation of the paradox is based on the suggestion that the abundance of food for predators is often higher in urban landscapes than in more natural ones. As a result, despite the high densities and considerable species richness of predators, especially generalist mesopredators, the relative predation pressure per active nest or individual prey is hypothesized to be lower in cities than in non-urbanized areas. The food subsidies to predators in urban landscapes are provided (1) in the form of anthropogenic food which can be consumed by predators (especially by generalist predators like corvids, gulls, some carnivores) and/or by their prey species, and (2) through those resources and human activities (e.g. application of organic fertilizers) that increase habitat (primary) productivity in urban green spaces. Initially, dense urban populations of fully synanthropic species such as *Columba livia f. domestica*, *Passer domesticus*, and *Rattus norvegicus* highly dependent on anthropogenic food resources, and also of some partially synanthropic species, e.g. *Apus apus* and *Passer montanus*, could have been of prime importance as prey for specialist predators like some birds of prey and owls colonizing cities. By significantly part taking the predation pressure by specialist predators, such prey species might have facilitated the urbanization process for some other prey species. The proportions of some synurbic prey species in the diets of urban predators tend to increase with time as the densities of the former increase. In urban habitats, some predators can also expand the range of the species they prey upon or switch to different prey directly or indirectly due to altered abiotic conditions such as increased temperatures in winter and early spring (enabling an earlier start of breeding in prey and predatory species), artificial light at night (enabling twilight and nocturnal foraging by diurnal birds of prey), and some structural features of buildings (enabling unusual hunting techniques). There are also reasons to suggest that the synurbization of some avian prey species in some cities could have initially been facilitated by nesting in association with aggressive species, e.g. in urban colonies of *Turdus pilaris*, thus providing protection against predators. However, in general the importance of such associations for the establishment and growth of avian prey population, especially in urban environments, is poorly studied. They are estimates of synergistic effects of predation and other interspecific interactions, especially parasitism, on the success of synurbization that deserve the utmost attention in the coming future.

Keywords: urbanization, urban ecology, foraging ecology, species interactions, predator-prey relationships, predation pressure, anthropogenic food, synanthropic species, synurbic species, commensalism, protective nesting associations, parasitism, host-parasite interactions, synergistic effects