

РОЛЬ ХИЩНИКОВ В ФОРМИРОВАНИИ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ПТИЦ. 1. КТО ПРЕУСПЕВАЕТ В ОСВОЕНИИ УРБОЛАНДШАФТОВ?

© 2021 г. Н. С. Морозов*

*Институт проблем экологии и эволюции имени 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.

Урбанизация привела к формированию специфических, зачастую “сверхплотных” городских популяций у целого ряда видов диких птиц и млекопитающих. До начала 20-го века число таких видов оставалось небольшим, внушительной численности в городах достигали лишь некоторые полные синантропы и немногие частичные синантропы. Однако со второй его трети городские популяции стали возникать у неуклонно возрастающего числа видов, которые прежде либо вообще не проявляли склонности к синантропии, либо населяли сельский ландшафт. Ценогические аспекты этого процесса, впоследствии названного синурбизацией, пока изучены довольно слабо. Есть мнение, что для птиц изначально одним из ведущих факторов экологического высвобождения в урболандшафтах является ослабленный прессинг хищников. Однако эту точку зрения разделяют далеко не все специалисты. Цель данной серии сообщений — проанализировать представления о роли хищников в освоении птицами городской среды. Настоящее сообщение посвящено краткому рассмотрению категорий и состава видов-урбанистов, критериев синурбизации и предполагаемых экологических механизмов формирования в городах сверхвысоких локальных плотностей гнездования. В освоении городских ландшафтов достигли успеха представители многих отрядов и семейств, морфологических типов и экологических групп, занимающие разное положение в пищевых цепях, виды с разными уровнями пластичности поведения, социальности и т.п. Среди синурбистов последних 4–5 десятилетий немало хищников. Некоторые из них, в первую очередь птицы-орнитофаги, достигают в городах не только высокой плотности населения, но и высоких показателей успешности размножения. Высокие локальные плотности населения у синурбистов, в отличие от таковых у полных синантропов, вряд ли можно интерпретировать как следствие пониженного видового богатства и заполнения отдельными видами-урбанистами “экологического вакуума”. В большинстве своем, синурбисты многочисленны не в сплошной застройке, а на природных и озелененных городских территориях, которые характеризуются внушительным набором видов, так что нет оснований говорить о конкурентном высвобождении. Гипотеза увеличения плотности “в кредит” выглядит правдоподобной также главным образом в отношении полных синантропов, да и то не всех. Остается непонятным, почему появлению и длительному (со)существованию в период размножения сверхплотных поселений синурбистов, в том числе потенциальных конкурентов, не препятствуют те ценогические факторы, которые в природных ландшафтах удерживают плотность населения этих же видов на более низких уровнях.

Ключевые слова: птицы, урбанизация, синурбизация, синурбисты, межвидовые взаимодействия, прессинг хищничества, парадокс хищничества, экологическое высвобождение

DOI: 10.31857/S004451342111009X

В последние два–три десятилетия резко усилился интерес к антропогенным преобразованиям, особенно к урбанизации ландшафтов как одной из главных причин глобальной трансформации биоты и структуры экологических сообществ (McDonnell, 2011). Число видов, успешно осваивающих пригородные и городские ландшафты,

продолжает возрастать (Luniak, 2004, 2009; Urban carnivores ..., 2010; Francis, Chadwick, 2011; Alberti et al., 2017; Urban raptors ..., 2018 и др.). Исследование этого процесса и его экологических последствий и прежде считалось актуальным. Однако сейчас оно приобрело еще большее значение, буквально выдвинулось на передний план наряду

с такими направлениями, как изучение биологических инвазий, явления гомогенизации биоты и последствий влияния на живую природу климатических изменений.

Продолжительность истории города, в широком понимании, оценивается в 7–7.5 тысячелетий (Pedersén et al., 2010; Elmqvist et al., 2013). У некоторых видов птиц и млекопитающих своеобразные городские популяции существуют издавна (см., например, Møller et al., 2012; Tomiałojć, 2017; Negro et al., 2020). Однако до недавнего времени число таких видов оставалось небольшим. Высокой плотности населения в городах в период размножения достигали главным образом представители так называемых полных, или настоящих синантропов, а также немногие частичные синантропы (по: Исаков, 1969). Однако с 19-го и особенно со второй трети 20-го столетий процесс быстрого формирования своеобразных городских группировок – так называемая синурб(ан)изация – охватил значительное число видов (Luniak, 2004, 2009; Adams et al., 2005).

Орнитологов в первую очередь заинтересовало, возникают ли поселения вида в разных городах независимо друг от друга, т.е. преимущественно из местных не городских особей, или главным образом в результате дальнейшей дисперсии птиц, появившихся на свет в других городах, а в некоторых случаях также благодаря преднамеренному или непреднамеренному расселению человеком (Koskimies, 1956; Гладков, 1958; Erz, 1966; Tomiałojć, 1985, 2017; Luniak et al., 1990; Partecke et al., 2006; Rutz, 2008; Evans et al., 2009, 2010; Edelaar et al., 2015; Mueller et al., 2018 и др.). Синэкологическим аспектам образования городских популяций уделялось меньше внимания. Почему формированию и длительному существованию в городах поселений с повышенной плотностью (иногда одновременно у нескольких близкородственных, экологически сходных видов), например в крупных городских лесопарках (Mogozov, 2009), не препятствуют те ценотические факторы, которые в природных ландшафтах удерживают плотность населения этих же видов на более низких уровнях? Как рост плотности населения видов-урбанистов сказывается на остальных видах, на видовом разнообразии городских таксоценов?

Факторы, вовлеченные в процесс освоения дикими животными городов, можно условно разделить на три группы (Tomiałojć, 1985): 1) препятствующие заселению, отпугивающие от города (например: различные формы неофобии); 2) порождающие популяционное давление извне и, таким образом, обеспечивающие так называемое пассивное заселение урбандолища (например: дисперсия, миграции, конкуренция вне города);

3) привлекающие в город, стимулирующие его “активное” заселение.

Под факторами третьей группы обычно подразумеваются наличие дополнительных ресурсов, в первую очередь антропогенных кормов, которые особенно важны в холодное время года, и дополнительных возможностей, например, возникающих благодаря появлению обширных незамерзающих участков на реках и водоемах в средних и высоких широтах. К этой же группе факторов относится и возможное ослабление в городах, по сравнению с негородскими ландшафтами, некоторых негативных межвидовых воздействий. Среди последних чаще других обсуждается хищничество (Tomiałojć, 1982; Haskell et al., 2001; Koenig et al., 2002; Shochat, 2004; Jokimäki et al., 2005; Ausprey, Rodewald, 2011; Møller, 2011, 2012; Rodewald et al., 2011; Fischer et al., 2012; Stracey, Robinson, 2012; Díaz et al., 2013; Bonnington et al., 2015; Rebolo-Ifrán et al., 2017; Vincze et al., 2017; Eötvös et al., 2018 и др.).

В природе именно нападение хищников является самой частой причиной гибели яиц и птенцов в гнездах большинства видов птиц, особенно некрупных размеров (Nice, 1957; Мальчевский, 1959; Ricklefs, 1969; Nilsson, 1984; Klett et al., 1988; Martin, 1992, 1993; Donovan et al., 1995; Wesołowski, Tomiałojć, 2005; Thompson, 2007; Paclík et al., 2009; Pieron, Rohwer, 2010 и др.). Зачастую нападение хищников превалирует и среди причин гибели слетков (Anders et al., 1997; King et al., 2006; Ausprey, Rodewald, 2011; Streby et al., 2016 и др.). Существенное увеличение репродуктивных потерь из-за усиления прессинга со стороны хищников и буроголового коровьего трупиала (*Molothrus ater*) вследствие фрагментации исконных местообитаний считается одной из главных, если не основной, причин сокращения численности многих видов воробьиных птиц, особенно тропических мигрантов, в восточных областях Северной Америки (Donovan et al., 1995; Robinson et al., 1995; Newton, 2004; Thompson, 2007). Неудивительно, что идея, согласно которой плотность населения видов-урбанистов повышена в городах во многом благодаря ослаблению пресса хищничества, в первую очередь – вследствие отсутствия ряда ключевых видов хищников, особенно активно обсуждалась применительно к птицам (Tomiałojć, 1980, 1982, 1994; Gering, Blair, 1999; Fischer et al., 2012; Rebolo-Ifrán et al. 2017; Eötvös et al., 2018 и др.). Впрочем, всего несколько десятилетий тому назад мнение о лимитирующей роли хищничества, значительности его воздействия на динамику численности видов-жертв и структуру сообществ птиц было гораздо менее популярным (например, Newton, 1993, 1998), чем в последнее время (Tomiałojć et al., 1984; Martin, 1992, 1993, 2011; Zanette et al., 2003, 2011; Wesołowski, 2007; Cresswell, 2008; Fischer et al., 2012; Clinchy et al.,

2013 и др.). Эта непопулярность существовала, вероятно, со времени выхода в свет обзора Эррингтона (Errington, 1946, 1946a), полагавшего, что хищники позвоночных животных практически не влияют на численность видов-жертв, поскольку изымают “обреченный избыток” особей, и книги Лэка (Lack, 1954), считавшего, что продуктивность размножения птиц определяется почти исключительно обеспеченностью пищей.

Цель данной серии сообщений – проанализировать представления о роли хищников в формировании специфических популяций птиц в урбанизированных ландшафтах. В ее рамках слово “хищники” будет употребляться не в общеэкологическом смысле, а только в отношении тех животных, которые для пропитания охотятся на наземных позвоночных, в частности на птиц, а также/или добывают их птенцов и яйца. Этот термин не будет использоваться применительно, например, к насекомоядным птицам. По отношению к таким группам, как, например, врановые птицы и чайки, для которых охота на наземных позвоночных является лишь одним из способов (причем обычно – не основным) добывания корма, иногда будет применяться понятие “неспециализированные хищники”, для противопоставления (более) специализированным хищникам (сокообразным, совам, кошачьим и т.п.).

Настоящее сообщение посвящено краткому рассмотрению категорий урбанистов, критериев синурбизации, состава видов-урбанистов и предполагаемых экологических механизмов формирования у них сверхвысоких локальных плотностей гнездования. Во втором сообщении обсуждаются альтернативные гипотезы об ослаблении и усилении прессинга хищников в урбанизированных ландшафтах, оценивается степень их обоснованности фактическими данными (Морозов, 2021), в третьем – предпринята попытка ответить на вопрос, являются ли городские популяции хищников труднопреодолимым препятствием для формирования и дальнейшего существования (сверх) плотных популяций видов-жертв (Морозов, 2022). В четвертом, заключительном сообщении обсуждаются причины так называемого парадокса хищничества в городах (Морозов, 2022a). Этим термином в последнее время обозначают явление повышенной плотности населения и довольно высокой успешности размножения видов-жертв в условиях высокой плотности населения и внушительного видового богатства хищников (Shochat, 2004; Fischer et al., 2012; Stracey, Robinson, 2012; Rodewald, Gehrt, 2014 и др.).

Поскольку перечень хищников, добывающих птиц, и перечень жертв, добываемых хищными птицами, не ограничиваются птицами, да и специфические городские популяции возникают не только у птиц, при обсуждении многих вопросов

автор привлекает сведения и о других наземных позвоночных, главным образом о млекопитающих. Разумеется, под хищничеством в работе подразумевается истинное хищничество, которое сопровождается гибелью жертвы сразу или вскоре после успешного нападения на нее (Бигон и др., 1989). При этом из числа рассматриваемых явлений не исключаются и так называемые нелетальные эффекты истинного хищничества (Lima, Dill, 1990; Stankowich, Blumstein, 2005; Cresswell, 2008; Møller, 2011; Zanette et al., 2011; Clinchy et al., 2013; Díaz et al., 2013 и др.). К сожалению, информации о проявлениях и степени специфичности таких эффектов на урбанизированных территориях пока немного.

Разные формы прямого воздействия человека на биологические виды обычно обсуждают в ряду с другими антропогенными факторами, обособляя их от прочих межвидовых взаимодействий. Во 2-м сообщении данной работы сделано исключение: помещен небольшой раздел, посвященный преследованию животных человеком (Морозов, 2021). С долей условности, этот прессинг можно трактовать как специфическую форму отношений типа “хищник–жертва”. Однако жертвами охоты с применением современных средств, истребления с иными целями или отлова, по всей видимости, могут гораздо чаще, чем жертвами хищных животных, становиться не ослабленные, а сильные, жизнеспособные особи.

В некоторых областях Земного шара яйца и птенцов многих видов воробьиных птиц уничтожают не только собственно хищники, но и облигатные гнездовые паразиты – представители разных родов кукушковых (Cuculidae, Cuculiformes) и коровьи трупиялы (род *Molothrus*, Icteridae, Passeriformes) (Arcese et al., 1996; Нумеров, 2003; Hoover, Robinson, 2007; Guppy et al., 2017 и др.). Краткие сведения о “хищничестве” гнездовых паразитов приводятся нами во 2-м сообщении. В отсутствие фото/видео наблюдений точно установить разорителя по “почерку” в каждом конкретном случае, как правило, невозможно. Вероятно поэтому в американских работах, в том числе по городской тематике, репродуктивные потери из-за гнездового паразитизма коровьих трупиялов зачастую оценивались наряду с потерями из-за хищничества. Традиция рассматривать этих птиц в ряду других разорителей сохраняется и в публикациях последних десятилетий, даже когда в них анализируются видеонаблюдения за гнездами (Thompson, 2007; Rodewald et al., 2011; DeGlorio et al., 2016; Kearns, Rodewald, 2017 и др.). При использовании литературных сведений о репродуктивных потерях в городских и негородских ландшафтах Нового Света и ряда других областей Земного шара необходимо помнить об этом обстоятельстве.

У КОГО ПОВЫШЕНА ПЛОТНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ В ГОРОДСКИХ БИОТОПАХ?

Как известно, у значительного числа видов диких животных локальная плотность населения в репродуктивный и другие периоды годового цикла достигает наибольших значений в биотопах трансформированных человеком ландшафтов (Дроздов, 1967; Исаков, 1969; Владышевский, 1975; Tomiałojć et al., 1984; Bezzel, 1985; Flade, 1994; Raptors ..., 1996; Тихонова и др., 2012 и др.). У некоторых видов максимальные показатели отмечены на урбанизированных территориях (Tomiałojć, Profus, 1977; Благосклонов, 1981; Клауснитцер, 1990; Tomiałojć, 1998; Marzluff, 2001; Luniak, 2004, 2009; Chace, Walsh, 2006; Urban carnivores ..., 2010; Hedblom, Söderström, 2010; Суров и др., 2011; Francis, Chadwick, 2011; Møller et al., 2012; Rodewald, Gehrt, 2014; Šálek et al., 2015; de Andrade, 2019 и др.).

Основные термины. В данной серии сообщений понятие “синантроп” употребляется в широкой трактовке. Вслед за Исаковым (1969), *синантропами* автор называет дикие виды животных, приспособившиеся к обитанию в новых, создаваемых человеком условиях, которые сильно отличаются от природных. *Полными*, или *настоящими синантропами* именуется виды, утратившие способность к существованию (по всему ареалу или в какой-либо обширной его части) вне антропогенных ландшафтов, *частичными синантропами* — виды, более многочисленные в антропогенных ландшафтах, чем в естественных.

Синурбистами называют тех частичных синантропов, которые в той или иной части ареала особенно преуспели (во всяком случае — в период размножения) в заселении биотопов именно городского ландшафта (Andrzejewski et al., 1978; Luniak, 2004, 2009; Francis, Chadwick, 2011 и др.), о чем подробнее сказано ниже. Виды, не выказывающие явного предпочтения современным городам по сравнению с сельскими населенными пунктами (преимущественно, они относятся к полным синантропам), к синурбистам причислять не принято (Luniak, 2004). В наименее строгом смысле используется в данной работе понятие “урбанист” — в отношении любого вида, освоившего те или иные биотопы города.

Городские популяции. Этот термин, особенно часто употребляемый по отношению к птицам и млекопитающим (Erz, 1966; Дроздов, 1967; Божко, 1971; Гладков, Рустамов, 1975; Благосклонов, 1981; Tomiałojć, 1985; Вахрушев, 1988; Luniak, 2004; Rutz, 2008; Evans et al., 2009 и др.), нуждается в комментариях. В принципе, не только допустимо, но и логично использовать его для обозначения любой популяции, обитающей в экологических границах города, не придавая никакого значения сверх этого (Гришанов, 2011). Однако

многие исследователи вкладывают в него дополнительный смысл, подразумевают наличие у городских популяций тех или иных специфических черт и/или функциональных связей с элементами собственно городской среды. На примере гнездящихся птиц Калининграда Гришанов (2011) предложил простое и удобное подразделение на три категории: формально городские, условно городские и специализированные городские популяции. Критериями для отнесения к одной из этих категорий служат, в совокупности, степень поведенческой толерантности особей к человеку, повышение плотности гнездования в городских биотопах над таковой в природных ландшафтах, использование антропогенных элементов ландшафта и тенденция к оседлости с той оговоркой, что последний критерий применим не ко всем видам. “Условно городские” и “специализированные городские” популяции характеризуются, в числе прочего, повышенными (первые — не всегда намного, вторые — на порядок или более) плотностями гнездования в конкретном городе по сравнению с типичными природными местобитаниями.

Далее, говоря о специфических городских популяциях, автор будет подразумевать, как правило, одну из последних двух категорий видов — с повышенными локальными плотностями в урболандшафтах. Однако это понятие все же употребляется нами и по отношению к тем городским группировкам, особям которых свойственны высокая толерантность к человеку и регулярное использование антропогенных элементов ландшафта, но локальные плотности населения которых не превышают или несколько ниже максимальных показателей, зафиксированных на загородных территориях. Зачастую, имеющих данные и даже экспертных суждений оказывается явно недостаточно для принятия решений о соотношениях плотностей (см. также ниже о колониальных видах).

Группы видов-урбанистов. Виды птиц, у которых образовались сверхплотные городские популяции, в большинстве своем могут быть отнесены, с той или иной долей условности, к следующим трем группам.

Несколько видов, например сизый голубь (*Columba livia f. domestica*) и домовый воробей (*Passer domesticus*), являются представителями группы настоящих, или полных синантропов (по: Исаков, 1969, см. также Тихонова и др., 2012). Реализовав поведенческий, экологический и эволюционный “багаж”, накопленный ими на протяжении многих столетий или тысячелетий обитания в населенных пунктах (Møller et al., 2012; Tomiałojć, 2017 и ссылок в последней работе), они не просто органично “вписались” в условия современного урболандшафта, а преуспели в нем.

Длительную историю обитания непосредственно в поселениях человека — от нескольких столетий до тысячелетий — имеют и отдельные представители группы частичных синантропов, такие как степная пустельга (*Falco naumanni*), черный стриж (*Apus apus*), галка (*Corvus monedula*), полевой воробей (*Passer montanus*) (Носков, 1981; Møller et al., 2012; Negro et al., 2020). Эти виды достигли высоких плотностей гнездования в городах, но местами по-прежнему населяют, формируя, по-видимому, не менее плотные поселения, также сельские, а некоторые виды — и природные ландшафты.

В последние десятилетия особый интерес у специалистов вызывают так называемые синурб(ан)исты — местные и чужеродные, в том числе интродуцированные виды, освоившие города, зачастую — лишь природные и озелененные территории городов, сравнительно недавно и при этом продолжающие обитать на не урбанизированных территориях (Luniak, 2004, 2009; Francis, Chadwick, 2011)¹. В настоящее время их также следует считать частичными синантропами в том смысле, который вкладывал в последнее понятие Исаков (1969). Всего несколько десятилетий, максимум 1.5–2 столетия тому назад эти виды либо вообще не проявляли синантропных наклонностей, либо населяли главным образом сельский ландшафт. Многих можно было назвать урбофабами. Однако затем в некоторых частях ареалов их отношение к городу стало меняться. Сначала они переставали его избегать, а затем наращивали численность, в итоге достигая в некоторых биотопах городов, в первую очередь на сохранившихся природных территориях или в их антропогенных аналогах, более высоких локальных плотностей гнездования, чем в своих исконных местообитаниях. Термин “синурбисты” обычно употребляется по отношению к высшим наземным позвоночным (Andrzejewski et al., 1978; Gliwicz et al., 1994; Luniak, 2004, 2009; Adams et al., 2005; Birnie-Gauvin et al., 2016), но некоторые биогеографы готовы применять его также к животным других таксонов и растениям (Francis, Chadwick, 2011).

Примеры видов птиц и млекопитающих, которые могут быть отнесены к синурбистам в тех или иных регионах Европы, приведены в табл. 1. Полный перечень для Московского региона пред-

ставлен в третьем сообщении (Морозов, 2022). Одна из самых впечатляющих европейских иллюстраций феномена синурбизации — недавно произошедшее и продолжающееся освоение целого ряда городов, в первую очередь Берлина, кабаном (*Sus scrofa*) (Podgórski et al., 2013; Stillfried et al., 2017; Castillo-Contreras et al., 2018 и др.). Северная Америка дала не менее удивительные примеры формирования сверхплотных городских популяций, в том числе у парнокопытных и хищных млекопитающих (Adams et al., 2005; Ditchkoff et al., 2006; Urban carnivores ..., 2010; Bateman, Fleming 2012; Šálek et al., 2015), например у белохвостого оленя (*Odocoileus virginianus*) (Swihart et al., 1995; Adams et al., 2005; McCance, Baydack, 2018), енота-полоскуна (*Procyon lotor*) и койота (*Canis latrans*) (Gehrt, 2004; Urban carnivores ..., 2010 и др.).

Вместе с тем даже города сопоставимой площади, расположенные в сходных природных условиях, предоставляют не одинаковые возможности для синурбизации диких животных, поскольку находятся в странах и регионах, различающихся историей, культурой, уровнем экономического развития, законодательством и практикой землепользования, а также отношением жителей к объектам живой природы (см., например, Clucas, Marzluff, 2012; Kumar et al., 2014). Более того, и в пределах сравнительно небольших областей заселение видом разных городов может происходить весьма неравномерно. У некоторых видов-урбанистов, например у степной пустельги и вяхиря, особи городских популяций в поисках полноценных кормов зачастую бывают вынуждены регулярно летать за город. Поэтому возможность их гнездования в том или ином городе зависит от наличия в пригородах кормовых биотопов и расстояния до них (Tomiałojć, 1976, 1980; Negro et al., 2020). Даже у вяхиря и черного дрозда, которые начали осваивать западноевропейские урбандшафты еще в первой половине 19-го века, специфические городские популяции существуют пока лишь в некоторых частях видового ареала (Tomiałojć, 1976; Luniak, Mulsow, 1988; Luniak et al., 1990; Evans et al., 2010).

Критерии синурбизации. Именно повышенная, сверхвысокая плотность населения вида в городских биотопах считается главным индикатором синурбизации, хотя обычно городские группировки отличаются от негородских и другими особенностями экологии и поведения особей, а иногда также физиологии и морфологии (Luniak, 2004, 2009; Adams et al., 2005; Francis, Chadwick, 2011; Møller et al., 2014; Birnie-Gauvin et al., 2016; Watson et al., 2017; Mueller et al., 2020 и др.). Например, у перепелятника исключительно высокие локальные плотности гнездования (свыше 1 пары/км²) зафиксированы в последние два десятилетия прошлого века в Праге. Наименьшее

¹ Североамериканские (Blair, 1996; McKinney, 2002), а вслед за ними и многие другие англоязычные авторы в последние два десятилетия использовали иной набор понятий, который недавно подвергся конструктивной критике, было предложено его скорректировать (Rodewald, Gehrt, 2014; Fischer et al., 2015). К понятиям “настоящие синантропы” и “синурбисты” близки по смыслу соответственно “urban dependents” и “urban exploiters” в трактовке Родевальда и Герта 2014 г., однако для отнесения вида/популяции к последней категории, в отличие от категории “синурбист”, повышенная локальная плотность в городах, очевидно, не является ведущим критерием.

Таблица 1. Примеры видов птиц и млекопитающих, которые могут считаться синурбистами в тех или иных регионах Европы

Вид	Основные источники
Огарь (<i>Tadorna ferruginea</i>)	Поповкина, Зарубина, 2007; Калякин М.В. и др., 2014
Кряква (<i>Anas platyrhynchos</i>)	Engel et al., 1988; Конторшиков, 1990; Авилова, 2010
Тетеревятник (<i>Accipiter gentilis</i>)	Samoilov et al., 1995; Красная книга города Москвы, 2011; Rutz et al., 2006; Rutz, 2006, 2008
Перепелятник (<i>A. nisus</i>)	Frimer, 1989; McGrady, 1991; Воробьев, 1998; Št'astný et al., 2005; Papp, 2011; Seress, Liker, 2015; Thornton et al., 2017
Обыкновенная пустельга (<i>Falco tinnunculus</i>)	Salvati et al., 1999; Rejt, 2001; Tomiałojć, Stawarczyk, 2003; Kübler et al., 2005; Št'astný et al., 2005; Riegert et al., 2010; Rutkowski et al., 2010; Sumasgutner et al., 2013, 2014, 2014a; Красная книга города Москвы, 2011; Калякин М.В. и др., 2014
Вяхирь (<i>Columba palumbus</i>)	Tomiałojć, 1976, 1980, 2017; Evans et al., 2009a; Hedblom, Söderström, 2010; Лыков, 2009, 2009a; Астафьева и др., 2011
Кольчатая горлица (<i>Streptopelia decaocto</i>)	Tomiałojć, Stawarczyk, 2003; Evans et al., 2009a
Обыкновенный скворец (<i>Sturnus vulgaris</i>)	Tomiałojć, Stawarczyk, 2003; Evans et al., 2009a
Сорока (<i>Pica pica</i>)	Luniak et al., 1997; Jerzak, 2001; Antonov, Atanasova, 2003; Лыков, 2009a, 2017; Evans et al., 2009a; Hedblom, Söderström, 2010; Сахвон, 2016; Jokimäki et al., 2017
Серая ворона (<i>Corvus cornix</i>)	Константинов и др., 1982, 2007; Грабовский, 1983; Мурашов, 1989; Корбут, 1996; Tomiałojć, Stawarczyk, 2003; Vuorisalo et al., 2003; Hedblom, Söderström, 2010; Kövér et al., 2015; Сахвон, 2017; Tomiałojć, 2017
Черный дрозд (<i>Turdus merula</i>)	Luniak, Mulsow, 1988; Luniak et al., 1990; Tomiałojć, 1993, 1998, 2017; Flade, 1994; Gliwicz et al., 1994; Stephan, 1999; Mason, 2000, 2003; Luniak, 2004; Тельпова, 2006; Evans et al., 2009a, 2010; Hedblom, Söderström, 2010; Møller et al., 2014
Рябинник (<i>T. pilaris</i>)	Luniak, 2004; Hedblom, Söderström, 2010; Морозов, Худяков, 2016
Большая синица (<i>Parus major</i>)	Solonen, 2001; Hedblom, Söderström, 2010
Лазоревка (<i>P. caeruleus</i>)	Morozov, 2009
Зеленушка (<i>Chloris chloris</i>)	Kosiński, 2001; Tomiałojć, Stawarczyk, 2003; Evans et al., 2009a; Hedblom, Söderström, 2010
Обыкновенная лисица (<i>Vulpes vulpes</i>)	Harris, Rayner, 1986; Harris, Baker, 2001; Gloor et al., 2001; Wandeler et al., 2003; Pagh, 2008; Soulsbury et al., 2010; Scott et al., 2014; Šálek et al., 2015
Дикий кролик (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	Ziege et al., 2015, 2016
Обыкновенный хомяк (<i>Cricetus cricetus</i>)	Feoktistova et al., 2013; Surov et al., 2016
Полевая мышь (<i>Apodemus agrarius</i>)	Andrzejewski et al., 1978; Babińska-Werka et al., 1979; Gliwicz et al., 1994; Карасева и др., 1999; Суров и др., 2011

расстояние между соседними жилыми гнездами составило 150 м, в одном случае на участке 1 км × 1.2 км были обнаружены четыре жилых гнезда. Общее количество ежегодно гнездившихся в городе пар исчислялось многими десятками (Št'astný et al., 2005). Многочисленные популяции этого ястреба сформировались также в Будапеште (~200 пар в 2007 г.) и Гамбурге, судя по всему, плотности гнездования там также выше, чем в большинстве не городских ландшафтов (источники см.: Papp, 2011; Seress, Liker, 2015). У обыкновенной пустельги в центральной части Праги средняя плотность гнездования во второй половине 1980-х гг. составляла ~3 пары/км² (Plesník, 1992 цит. по: Št'astný et al., 2005), в г. Ческе-Будевице в Южной Чехии в 1999–2003 гг. – 1.1–1.2 пары/км² (Riegert et al., 2007), в Вене в 2010–2012 гг. – 0.9–1.2 пары/км² (Sumasgutner et al., 2014), в центральной части Рима в 1997 г. – 1.9 пары/км² (Salvati et al., 1999). Эти показатели в целом значительно превосходят оценки плотности гнездования на неурбанизированных территориях (Handbook ..., 1980; Handbuch ..., 1989; The EBCC Atlas ..., 1997; Mebs, Schmidt, 2006 и др.).

У черного дрозда в Европе в больших массивах относительно слабо нарушенных лесов плотность гнездования, как правило, не превышает 3–4 пар/10 га. В маленьких и/или сильно фрагментированных участках леса в Западной и Центральной Европе этот показатель зачастую выше – 5–24 территориальных самцов/10 га. Максимальные уровни плотности, локально до 40–70 территориальных самцов/10 га (!), выявлены на озелененных участках некоторых городов в центральной и западной частях континента и на Британских островах (Luniak, Mulsow, 1988; Luniak et al., 1990; Tomiałojć, 1993, 1998; Flade, 1994; Gliwicz et al., 1994; Stephan, 1999; Mason, 2003; Luniak, 2004; Evans et al., 2009a). У рябинника в Москве на территории МГУ на Воробьевых горах (модельная площадь 1.45 км²) в 2013–2015 гг. плотность гнездования в апреле–мае варьировала между 15.8 и 21.0 парами/10 га, а локально превышала 10 пар/га. На ландшафтном уровне эти показатели – одни из самых высоких, видимо, рекордно высокие среди имеющихся в литературе, как для природных, так и для антропогенных биотопов из разных частей ареала вида (Морозов, Худяков, 2016). У лазоревки в Москве в заповедной дубраве Главного ботанического сада РАН в 1990-е–начале 2000-х гг. плотность доросла до 3 пар/га – беспрецедентно высокое значение для этой синицы. При этом еще и сократилась доля холостяков среди территориальных самцов (Morozov, 2009).

Следует подчеркнуть, хотя этот вопрос находится за рамками статьи, что пока имеются некоторые концептуальные неясности и практиче-

ские трудности в применении понятия “синурбист”. Например, допустимо ли использовать данный термин, как и понятие специфической городской популяции, в тех случаях, когда популяции вида в городах характеризуются явной специфичностью экологии и поведения, но при этом не отличаются повышенной плотностью? Кроме того, не унифицированы географические и временные принципы применения критерия повышенной плотности. Не оговорены соотношения понятий “синурбист”, “чужеродный вид”, “инвазивный вид”, “вобранные” и “приведенные” виды (Гладков, 1958; Гладков, Рустамов, 1975), и др. Например, как далеко друг от друга могут находиться сравниваемые города и негородские ландшафты, насколько обширной может быть территория, сведения о которой допустимо использовать для сравнения городских и загородных показателей плотности? Весь ареал вида? Вся область распространения в пределах данного континента? Область распространения в пределах одной природной зоны или региона? Нужно ли стремиться к тому, чтобы подход был одинаковым для чужеродных и аборигенных видов?

Если накладывать жесткие географические ограничения, местные и чужеродные виды окажутся в заведомо неодинаковых условиях. Например, для обоснования статуса интродуцированного огаря как синурбиста Москвы бессмысленно сравнивать плотность его населения с нулевыми показателями из негородских ландшафтов Подмосковья и других центральных областей европейской части России, в отличие, например, от кряквы. С какими показателями корректнее сопоставлять плотность гнездования в европейских городах кольчатой горлицы: с максимальными плотностями в сельских ландшафтах Европы, заселенной этим видом в 20-м столетии, или исконного ареала в Южной Азии?

Не определены и допустимые временные рамки для сравнений. Следует ли ставить условие синхронности городских и загородных учетов по десятилетиям и годам, которое вряд ли выполнимо в ретроспективе, по отношению к уже “состоявшимся” синурбистам? У некоторых видов формированию городских популяций с высокими локальными плотностями предшествует или сопутствует сильное сокращение области распространения и численности в негородских местообитаниях, как произошло, например, с обыкновенным хомяком (Feoktistova et al., 2013; Surov et al., 2016). В каких случаях допустимо сравнивать городские показатели последних лет с результатами учетов в природных ландшафтах, проводившимися 10–20, 50 или 100 лет тому назад, пусть такими же методами, и наоборот? Все эти вопросы требуют проработки в ближайшем будущем.

Главное, очевидна нехватка каких бы то ни было данных — на уровне отдельных видов птиц и млекопитающих, не говоря о других группах животных — для установления и сопоставления максимальных плотностей в городских и загородных биотопах. Мнения о том, считать ли вид синурбистом в том или ином регионе, пока повсеместно, а в России, по сравнению с Западной и Центральной Европой, в особенности, представляют собой, по сути дела, экспертные оценки. Масштабные учеты требуют существенных затрат времени и числа участников. Поэтому спланированных должным образом сравнительных исследований такого рода пока немного (например, Evans et al., 2009a, 2011; Hedblom, Söderström, 2010; Møller et al., 2012). Используемые при этом экстенсивные методы, например одно—трехкратные точечные и маршрутные учеты птиц вряд ли отличаются высокой полнотой учета. Они дают скорее индексы плотности, но альтернативы им для решения данной задачи нет. Что касается птиц, особенно мало сравнительных оценок плотности, полученных методами с высокой полнотой учета, например картирования индивидуальных территорий, тотального поиска гнезд, пусть на небольших площадях, или хотя бы посредством однократных учетов, но проведенных в оптимальные для данного вида календарные сроки и время суток.

Материалы для сравнения плотности населения наземных позвоночных животных, когда они есть, обычно относятся к одному из двух типов: (1) в городе и его окрестностях выбираются для проведения учетов несколько модельных территорий, отражающих пространственный градиент степени застроенности, например, центр города—периферия—пригород—загородная местность, причем каждая из этих градаций представлена одной или немногими модельными территориями, т.е. подлинная повторность мала; (2) сравниваемые наборы городских и негородских модельных территорий могут быть гораздо более внушительными, но большинство этих территорий находится в разных местах, районах и странах, зачастую различны также годы и даже десятилетия проведения на них учетов (см., например, Šálek et al., 2015).

По причинам методического характера неясен статус ряда частичных синантропов, которым свойственно колониальное гнездование, осложняющее получение сравнительных оценок плотности — в первую очередь, из-за неопределенности границ участков местности, а значит площадей, на которые следует перерассчитывать число пар, поселившихся в колониях. Примером могут служить некоторые виды чаек (Monaghan, Coulson, 1977; Luniak, 2004; Rock, 2005; Зубакин, 2011 и др.), которые освоили урболандшафты сравнительно недавно, местами достигают в них высоких локальных плотностей гнездования и специ-

фичности экологии/поведения, но в качестве синурбистов в обобщающих работах указываются редко (Luniak, 2004, 2009; Adams et al., 2005; Francis, Chadwick, 2011; Birnie-Gauvin et al., 2016).

КТО ИМЕЕТ ПРЕИМУЩЕСТВА В ОСВОЕНИИ УРБОЛАНДШАФТОВ?

Даже далеко не полный перечень видов-урбанистов, упомянутых выше, позволяет констатировать, что в освоении городов в целом достигают успеха очень разные “жизненные формы”: представители далеких друг от друга отрядов и семейств, морфологических типов, экологических групп (биотопических, по типу размещения гнезда, по способу добывания и составу корма), занимающие разное положение в пищевых цепях, виды с разными степенью пластичности поведения и уровнем высшей нервной деятельности, колониальные и “одиночно-территориальные” виды и т.п. Тем не менее, вопрос о том, кто имеет преимущества, какие особенности географического распространения и распределения численности, жизненного цикла, морфофизиологии и поведения, а также внутривидовой изменчивости видов являются “трамплином” или, наоборот, препятствием на пути к заселению урболандшафтов, в последнее время обсуждается все активнее (Crocì et al., 2008; Møller, 2009, 2012, 2014; Evans et al., 2010, 2011; Carrete, Tella, 2011; Maklakov et al., 2011; Sol et al., 2013, 2017; Cardoso, 2014; Dale et al., 2015; Máthé, Batáry, 2015; Møller, Erritzøe, 2015; Jokimäki et al., 2016; Tomiałojć, 2017; Boal, 2018; Palacio, 2020 и др.).

Некоторые авторы не без оснований указывали на то, что у птиц всеядность и семеноядность, закрытый тип гнездования и оседлость дают значительные преимущества в освоении городской среды (Tomiałojć, Profus, 1977; Lancaster, Rees, 1979; Bezzel, 1985; Konstantinov, 1996; Chace, Walsh, 2006 и др.). В разных формах обосновывалось мнение, что виды, строящие гнезда на земле либо низко над землей (к тому же у таких видов гнезда большей частью открытого типа), имеют гораздо меньше шансов стать “настоящими горожанами”, чем птицы, гнездящиеся на высоте (Формозов, 1947; Благосклонов, 1950; Tomiałojć, Profus, 1977; Jokimäki, Huhta, 2000; Marzluff, 2001; Chace, Walsh, 2006; Crocì et al., 2008; Hedblom, Söderström, 2010; Evans et al., 2011; также ссылки в статье Møller, 2009). Результаты целенаправленных, более строгих работ последних лет далеко не всегда подтверждают прежние, в значительной мере интуитивные представления, но расходятся и между собой, причем даже в отношении таких особенностей видов, важность которых для освоения урболандшафтов на первый взгляд очевидна.

Так, расположение гнезд в укрытиях — дуплах, дуплянках, нишах, полостях в сооружениях и по-

стройках человека – выглядит наиболее безопасным перед лицом таких угроз, как преднамеренное или непреднамеренное уничтожение людьми, разорение кошками и врановыми птицами. Поэтому перспективы дуплогнездников в условиях города обычно оцениваются выше, чем перспективы открыто гнездящихся птиц (Новиков, 1964; Lancaster, Rees, 1979; Chace, Walsh, 2006 и др.). Некоторые виды вторичных дуплогнездников и в самом деле впечатляют своими успехами в освоении городов (например, Семаго, 1977; Morozov, 2009). Однако нередко плотность гнездования и видовое богатство птиц данной группы понижаются при урбанизации ландшафта (Marzluff, 2001; Máthé, Batáry, 2015), что не удивительно. Застройке обычно предшествует вырубка части или всех деревьев, сокращается численность первичных дуплогнездников – видов птиц, способных выдалбливать дупла. Подходящие искусственные заменители в достаточном количестве имеются не во всякой застройке, и гнездиться в них готовы не все виды вторичных дуплогнездников.

Другой пример – попытки оценить роль относительной величины головного мозга разных видов. Считается, что с ней положительно скоррелирована пластичность поведения. Поэтому вопрос о значении размеров мозга для урбанизации, а в более широком плане – для колонизации видами любых территорий с непривычными для них условиями, в последние годы не дает покоя многим исследователям. Однако полученные результаты довольно противоречивы (например, Sol et al., 2005; Carrete, Tella, 2011; Maklakov et al., 2011 с одной стороны и Kark et al., 2007; Evans et al., 2011; Dale et al., 2015; Møller, Erritzøe, 2015 с другой).

Ряд специалистов, обсуждая роль пластичности видов в освоении ими антропогенных ландшафтов, уделили особое внимание одной из форм внутривидовой изменчивости поведения и экологии, которую они называли “экологическим расколом популяции” (Новиков, 1964), наличием разных экотипов (Дроздов, 1967; Luniak, 1995), “модификациями гнездового поведения в рамках видоспецифического поведения” или поведенческим полиморфизмом (Резанов А.Г., Резанов А.А., 2006). К примеру, некоторым видам птиц даже в природных ландшафтах свойственны несколько довольно резко различающихся типов размещения гнезд. Этим стереотипам следуют не просто отдельные пары, а группировки, обычно образующие однородные, по типу гнездования, поселения. При формировании у таких видов популяций в антропогенном ландшафте, тем более в городе, далеко не всегда реализуется преимущественно тот стереотип, который превалирует на менее трансформированных и природных территориях данного региона.

Так, обыкновенная пустельга в Москве до 1980-х гг. размножалась, как и в Подмоскowie, главным образом в старых вороньих гнездах в лесных массивах, граничащих с лугами, пустырями и полями. Однако постепенно все большее число пар в столице стало селиться на застроенных территориях и использовать для гнездования ниши в зданиях и постройки врановых птиц на технических сооружениях (Красная книга города Москвы, 2011). Вряд ли это изменение можно трактовать как резкую смену стереотипов на видовом уровне. В некоторых частях ареала пустельга регулярно гнездится на карнизах скал, в нишах береговых обрывов, в дуплах деревьев (Дементьев, 1951; Handbook ..., 1980; The EBCC Atlas ..., 1997 и др.). Подобные процессы – не принципиальные изменения видового стереотипа, а скорее изменения в соотношении разных стереотипов, исходно свойственных виду, и модификация некоторых из них в соответствии с городскими условиями. По мнению автора, такие процессы не следует причислять к изменениям, свидетельствующим о “дестабилизации адаптивной нормы” в городских популяциях птиц (Вахрушев, 1988).

ХИЩНИКИ

Что касается предмета данной работы, примечательны следующие обстоятельства: 1) среди синурбистов и склонных к урбанизации птиц и млекопитающих немало хищников, что явствует как из вышеприведенных примеров, так и из литературы по другим областям Европы и частям света (Galushin, 1971; Sodhi et al., 1992; Raptors ..., 1996; Avian ecology and conservation ..., 2001; Gehrt, 2004; Chace, Walsh, 2006; Stout et al., 2006; Stout, Rosenfield, 2010; Urban carnivores ..., 2010; Hubert et al., 2011; Drewitt, 2014; Kumar et al., 2014; Lin et al., 2015; Seress, Liker, 2015; Šálek et al., 2015; Suri et al., 2017; Kettel et al., 2018; Urban raptors ..., 2018 и др.); 2) в городах хищники-синурбисты и сами регулярно становятся жертвами других видов хищников-синурбистов, причем как тех, которые занимают более высокий трофический уровень (например, сорока, сойка и серая ворона нередко добываются тетеревиатником, см. Матус, 2003; Rutz, 2004; Калякин В.Н., 2014; Solonen et al., 2019), так и представителей своей же трофической гильдии (например, европейская черная (*Corvus corone corone*) и серая вороны разоряют гнезда сороки, см. Tatner, 1982; Jerzak, 2001; Ляхов, 2012); 3) некоторым хищникам-синурбистам, например серой вороне, весьма свойственно внутривидовое гнездовое хищничество, каннибализм (Шутенко, 1983; Handbook ..., 1994; Родимцев, 1997), и можно ожидать, что репродуктивные потери, обусловленные этим явлением, у них при прочих равных условиях воз-

растают с увеличением популяционной плотности (Monaghan, 1979; Ляхов, Галишева, 2012); 4) среди урбанистов немало “видов-покровителей”, например, рябинник, некоторые соколообразные и чайковые птицы, которые благодаря способности жестко оборонять от хищников окрестности собственных гнезд “поневоле” выполняют эту функцию и для поселившихся по соседству с ними особей остальных видов (см. Морозов, 2001, 2001a, 2002; Quinn, Ueta, 2008; Калякин В.Н., 2011, 2014).

У соколообразных и совообразных птиц популяционные потери, обусловленные, например, столкновениями с автотранспортом и зданиями (Boal, Mannan, 1999; Chase, Walsh, 2006; Hager, 2009; Gahbauer et al., 2015; Solaro, 2018), гибелью гнезд, расположенных на подоконниках домов, в результате деятельности людей (Charter et al., 2007), большей удаленностью гнезд от лучших кормовых биотопов (Charter et al., 2007; Sumasgutner et al., 2014, 2014a) или заражением птенцов трихомонадами *Trichomonas gallinae* вследствие питания голубями (Boal et al., 1998; Boal, Mannan, 1999; Krone et al., 2005), в городах могут быть гораздо выше, чем в природных/сельских ландшафтах. Более того, формальный мета-анализ литературных данных по представителям обоих отрядов (пригодные для него сведения имеются, увы, для весьма ограниченного числа видов) выявил тенденцию, хотя и недостоверную, к снижению числа слетков в выводках городских пар по сравнению с загородными (Kettel et al., 2018). Это совпадает с тенденцией, обнаруженной у воробьиных птиц (Chamberlain et al., 2009). Среди последних признаки неблагополучия в городских условиях отмечались, в том числе, у врановых. Например, у европейской черной вороны в западной части Швейцарии, в Лозанне, были выявлены ухудшение роста птенцов, уменьшение числа слетков в успешных гнездах, более чем внушительное снижение их “качества” и репродуктивного потенциала по сравнению с показателями в сельскохозяйственных ландшафтах (Richner, 1989).

Однако в целом сравнения репродуктивных показателей в городских и загородных группировках соколообразных, совообразных и врановых птиц на уровне отдельных видов в конкретных районах дают противоречивую картину (Chamberlain et al., 2009; Kettel et al., 2018). Урбандшафты зачастую оказываются не просто привлекательными, а благоприятными местами для обитания хищников, по крайней мере, “на первых порах”. Хищники нередко достигают здесь не только повышенной плотности, но и сравнительно/рекордно высоких показателей эффективности добывания жертв (Estes, Mannan, 2003; Rutz, 2006) и успешности размножения (Wendland, 1980; Frimer, 1989; Sodhi et al., 1992; Gehlbach, 1996; Salvati et al., 1999; Jerzak, 2001;

Kübler et al., 2005; Št’astný et al., 2005; Rutz et al., 2006; Stout et al., 2006, 2007; Gahbauer et al., 2015; Lin et al., 2015; Thornton et al., 2017; Kettel et al., 2018, 2019; Mannan, Steidl, 2018; Rosenfield et al., 2019; Solonen et al., 2019 и др.). Так, пражская популяция перепелятника отличается не только сверхвысокой плотностью (местами более 1 пары/км²) и высокой продуктивностью гнездования (в среднем 2.8–3.3 слетка на гнездо), но и тем, что в возрасте одного года начинает размножаться большинство особей, что довольно необычно для природных популяций этого вида (Št’astný et al., 2005 и источники в этом очерке).

В некоторых случаях у хищников, населяющих природные территории пригородов в урбанизированных районах, обнаружено увеличение продуктивности размножения с уменьшением расстояний до участков застройки. Это может объясняться, например, использованием последних для охоты, как мест с повышенной численностью жертв (Solonen, 2008). Примеры сочетания повышенной плотности с явно пониженной успешностью размножения в городах по сравнению с пригородными или загородными территориями также имеются (например, Marzluff et al., 2001; Sumasgutner et al., 2014, 2014a), но их меньше.

Кроме того, анализ имеющихся данных по соколообразным и совообразным птицам позволил утверждать, что среди них повышение репродуктивных показателей в урбандшафтах в наибольшей степени свойственно орнитофагам, а в наименьшей – видам, питающимся преимущественно мелкими млекопитающими. Трофические “генералисты” заняли промежуточное положение, а преимущественно насекомоядные виды оказались в этом плане близки к мышеедам (Kettel et al., 2018). Тем не менее, очевидно, что хищники, охотящиеся в первую очередь на мелких млекопитающих, также осваивают городские территории, например, обыкновенная пустельга (см. выше) и ушастая сова (*Asio otus*) (см. Морозов, 2022, 2022a) в Европе или краснохвостый канюк (*Buteo jamaicensis*) на северо-востоке США (Stout et al., 2006).

ЗА СЧЕТ ЧЕГО ПОВЫШЕНА ПЛОТНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ В РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПЕРИОД?

Что касается полных синантропов, правдоподобный ответ имеется, о чем уже упоминалось выше. Виды этой группы “преадаптированы” к жизни в современных городах благодаря очень длительной истории обитания в населенных пунктах (Møller et al., 2012). Численность большинства полных синантропов высока главным образом на участках собственно застройки, где видовое богатство позвоночных животных невелико, прессинг конкурентов и хищников ослаб-

лен. Негативное воздействие других факторов, например нехватки корма и низких температур зимой, минимизировано благодаря наличию антропогенных кормов, источников тепла, укрытий в зданиях, и т.п. Данное объяснение “подходит” и для некоторых синурбистов (например, Gehlbach, 1996; Kumar et al., 2014; Tomiałojć, 2017). Гипотеза жизни “в кредит” (Shochat, 2004; Seress, Liker, 2015), предвещающая пониженное “качество” большинства особей в переуплотненных городских популяциях видов-жертв (см. ниже), по сути дела, представляет собой детализированную версию этого ответа. Она основана на представлениях о снижении прессинга хищников (см. раздел “Города как “острова безопасности”” в следующем сообщении: Морозов, 2021) и наличии дополнительных антропогенных кормов для видов-жертв в урболандшафтах.

Иными словами, “процветание” полных синантропов и некоторых синурбистов в городах объясняют их готовностью быстро заполнить “экологический вакуум” в условиях молодого, по эволюционным меркам, ландшафта (Вахрушев, 1988; Клауснитцер, 1990; Вахрушев, Раутиан, 1993; Luniak, 2004; Adams et al., 2005), т.е. в итоге — экологическим высвобождением. В статье Вахрушева и Раутиана (1993) даже проводилась аналогия между формированием населения птиц городов и последствиями масштабных биоценологических кризисов, примеры которых дает палеонтологическая летопись. Более очевидны аналогии с одним из основных биоценологических принципов, сформулированных Тинеманом (Thienemann, 1939), и представлениями о компенсации повышением плотности на океанических островах, происходящим, как предполагается, вследствие пониженного видового богатства этих островов по сравнению с похожими материковыми местообитаниями (MacArthur et al., 1972; Abbott, 1980; Faeth, 1984; Wiens, 1989a и др.).

Данное объяснение нельзя признать универсальным. Городская среда действительно насыщена всевозможными новшествами, не имеющими аналогов в природных условиях: разнообразными антропогенными субстратами, материалами и кормами, огромным количеством химических поллютантов, специфическими шумами и др. Однако в макроструктурном аспекте урболандшафт представляет собой весьма контрастную мозаику. И в ней лишь сплошная застройка, некоторые участки промышленных зон и городские свалки могут быть признаны принципиально новыми биотопами для осваивающих их живых организмов, во всяком случае, для наземных позвоночных, да и то с оговорками, например, на предмет аналогий со скальными местообитаниями и т.п.

Ко многим синурбистам рассуждения об экологическом высвобождении и компенсации

плотностью не очень подходят. У них, в отличие от полных синантропов, повышенная плотность населения в репродуктивный период формируется в первую очередь на природных и озелененных территориях городов, а не на участках застройки. Такие “зеленые острова” подчас характеризуются довольно высоким или даже повышенным видовым богатством. Оснований говорить об эффекте компенсации плотностью вследствие обеднения видового состава, исчезновения каких-то многочисленных прежде видов-конкурентов в подобных случаях мало или нет вовсе. Более того, будто вопреки принципу конкурентного исключения, нередко случаи сосуществования, симбиотопии “сверхплотных” городских популяций у близкородственных видов со схожими экологическими требованиями. Такие виды подчас и наращивают плотность в городах синхронно или в перекрывающиеся периоды времени. Примеры — некоторые виды синиц и дроздов (Morozov, 2009).

Иначе говоря, возрастание и многолетнее поддержание локальных плотностей в период размножения сверх свойственных виду максимальных показателей свидетельствуют о наличии резерва экологической емкости биотопов, однако нет оснований считать, что для синурбистов этот резерв на природных и озелененных территориях городов возникает за счет ослабления позиций конкурирующих видов. Более того, относительно немного, и в отношении далеко не всех видов-синурбистов, указывает и на то, что резерв возникает благодаря дополнительным, например кормовым, антропогенным ресурсам, которые виды-синурбисты, например некрупные насекомоядные птицы, интенсивно потребляли бы в период гнездования.

Как известно, численность вида в пределах конкретной территории определяется рождаемостью, смертностью, эмиграцией и иммиграцией. Автор видит как минимум два теоретически возможных объяснения сверхвысокой плотности синурбистов, вне зависимости от того, каков вклад каждого из этих демографических процессов: 1) по каким-то причинам экологическая емкость биотопов природных и озелененных территорий в городах выше, чем у их загородных аналогов, например, количество естественных дупел и их искусственных заменителей, пригодных для гнездования большой синицы и лазоревки, в дубравах и липняках в городе выше, чем вне города; 2) загородные аналоги не насыщены, плотность населения там ниже возможной, а в урболандшафте благодаря его повышенной привлекательности происходит насыщение или большее приближение к состоянию насыщения. Примечательно, что второй “сценарий”, точнее представление о ненасыщенности видами и особями биотопов природных ландшафтов, противоречит концепции баланса в природе (см. McDonnell, 2011), в

частности, конкурентной парадигме организации сообществ птиц. Эта парадигма, основанная на взглядах Р. Макарута и его единомышленников, сформировалась и доминировала в 1960–1970-е гг., но с начала 1980-х гг. неоднократно критиковалась (Wiens, 1989).

В обоих случаях ключевую роль не обязательно должна играть привлекательность городских биотопов в период размножения. Например, для большой синицы и лазоревки основным привлекающим фактором, пусковым механизмом повышения плотности гнездования может быть изобилие антропогенных кормов с осени до весны, когда у них, особенно у молодых особей, корректируются связи с местом предстоящего размножения (van Balen, 1980; Källander, 1981; Hansson, 1986; Lehtikoinen, 1986; Orell, 1989; Hörak, 1993; Newton, 1998; Robb et al., 2008; Amrhein, 2014; Seress, Liker, 2015). Особенно внушительный эффект может дать целенаправленная подкормка на участках с избытком дупел, дуплянок или полостей в сооружениях человека, подходящих для ночевки. В этот период картина, в целом, не противоречит представлениям о росте численности в “кредит” (Lehtikoinen, 1986; Shochat, 2004; Seress, Liker, 2015). Однако весной, когда у синиц на смену концентрации в местах подкормки приходит рассредоточение по гнездовым территориям, городские лесные массивы, парки и прочие насаждения должны иметь достаточные для формирования повышенной плотности количество и равномерность распределения пригодных для гнездования дупел, а также достаточное обилие уже не антропогенных, а преимущественно естественных кормов. Из них ключевое значение во время откладки яиц, очевидно, играют членистоногие, продукты соцветий ив, осины и ольх, источники кальция, березовый и кленовый соки, а во время выкармливания птенцов — гусеницы и ряд других групп членистоногих.

Теоретически, формирование повышенной плотности гнездования при недостаточной обеспеченности полноценными кормами возможно под воздействием других привлекающих факторов, однако тогда переуплотнение и само по себе должно сказываться на успешности размножения или/и качестве потомства (см. van Horne, 1983; Seress, Liker, 2015), ухудшать и без того непростые трофические условия. В таком случае городские биотопы становятся экологической ловушкой. В связи с этим следует подчеркнуть, у целого ряда видов птиц из разных таксономических групп в урболандшафтах фиксировались пониженные (тогда как у других видов, а иногда у тех же видов, но по результатам исследований в других местах — повышенные), по сравнению с загородными биотопами, значения тех репродуктивных показателей, которые могут напрямую зависеть от кормовых условий (Мурашов, 1989; Richner, 1989; Куранов,

2009, 2009a; Chamberlain et al., 2009; Ibáñez-Álamo, Soler, 2010; Bailly et al., 2016; Pollock et al., 2017; Kettel et al., 2018; Negro et al., 2020 и др.). В данном случае под кормовыми условиями автор подразумевает, например, доступность полноценных кормов в период откладки яиц или перед ним, биомассу естественных кормов в период выкармливания птенцов и т.п.

Так, у большой синицы и лазоревки в городах, как правило, понижены среднее число яиц в кладке, а нередко и показатели благополучия птенцов, например их вес (Hörak, 1993; Lesiński, 2000; Solonen, 2001; Hörak et al., 2002; Куранов, 2009, 2009a; Chamberlain et al., 2009; Bańbura, Bańbura, 2012; Gładalski et al., 2015; Bailly et al., 2016; Pollock et al., 2017; Seress et al., 2018). Правда, в некоторых из этих исследований, насколько можно судить по описаниям, модельные городские территории уступали загородным, по меньшей мере, по количеству деревьев на единицу площади, вероятно также по богатству нижних ярусов растительности и т.п. Иными словами, заведомо имелись основания предполагать, что загородные площадки, задействованные для сравнений, существенно превосходят городские по количеству полноценных кормов в период размножения, что в некоторых работах и было показано в отношении гусениц — основного корма синиц во время выкармливания птенцов (Gładalski et al., 2015; Pollock et al., 2017; Seress et al., 2018).

Кроме того, почти все работы, в которых обнаружены пониженные значения репродуктивных показателей у синиц в урболандшафтах, проведены на парах, поселившихся в дуплянках, и не содержат указаний на то, что плотность гнездования синиц на пробных площадках в городе была существенно повышена по сравнению с загородными площадками. Эти работы свидетельствуют о более низком качестве городских биотопов как мест размножения, но не доказывают, что они функционировали как экологические ловушки, в которых продуктивность размножения была критически низкой. В некоторых случаях уменьшение в городе средних размеров кладок и выводков в успешных гнездах по сравнению с загородными массивами леса было очень значительным, например, у большой синицы на 2.3 яйца и приблизительно на 3 слетка по данным исследования в Восточной Эстонии (Hörak, 1993) и, в некоторые годы, на 3.0–3.6 яйца и 4.8–5.4 слетка — в Венгрии (Seress et al., 2018). Все же, если говорить об эстонском показателе различия в средней величине кладки, он сопоставим, например, с “географическими” различиями между лесными биотопами загородных ландшафтов. В качестве примера таких расхождений можно привести разницу в среднем на 1.5 яйца между районами Хельсинки в Южной Финляндии и Тарту в Восточной Эстонии и в среднем на 2.1–2.4 яйца между райо-

ном Тарту и Оксфордширом в Южной Англии (Hörak, 1993). Не исключено, что даже максимальные зафиксированные различия по этим параметрам не настолько велики, чтобы их в итоге не смогли бы компенсировать или перевесить, скажем, уменьшение репродуктивных потерь благодаря ослаблению прессинга хищников (см. Куранов, 2009, 2009а) и/или более высокая выживаемость взрослых особей в холодное время года в городских условиях (см. Hörak, Lebreton, 1998; Chamberlain et al., 2009). В Европе именно в биотопах урболандшафтов у этих видов синиц зафиксированы чрезвычайно высокие локальные плотности гнездования. Например, в Южной Финляндии и Юго-Восточной Швеции плотность населения у большой синицы достигала 2.7 пар/га (Solonen, 2001; Hedblom, Söderström, 2012), в Москве на участках старых широколиственных лесов, где нет дуплянок, у лазоревки — 2.7–3.3 пар/га, у большой синицы — ≥ 3.5 пар/га (Morozov, 2009 и неопубл. данные автора).

Отметим, что признаки превосходства лесных ценозов над антропогенными биотопами в качестве мест размножения синиц отмечены и внутри городского ландшафта. В г. Упсала в юго-восточной части Швеции у больших синиц, гнездившихся в дуплянках (с защищенными от хищников летками), не было обнаружено достоверных различий в величине кладки, количестве птенцов и слетков в выводке между лесными массивами площадью от 40 до 152 га и окружающими их собственно городскими территориями, занятыми малоэтажной жилой застройкой, высокой застройкой и газонами/полями для гольфа. В пределах последних, особенно в жилой застройке, где плотность гнездования была самой высокой (2.7 пары/га), вылупление птенцов происходило несколько раньше, чем в городских лесах. Однако в жилой застройке морфометрический показатель, а именно отклонение от линии регрессии “длина цевки—вес”, у птенцов в 15-суточном возрасте был в среднем хуже, чем в лесных массивах. На городских территориях всех трех типов различия в весе между самым крупным и самым мелким птенцами в выводке были больше, чем в лесах (Hedblom, Söderström, 2012). Одно из возможных объяснений — менее благоприятные условия выкармливания птенцов в собственно городских биотопах по сравнению с лесными массивами. Таким образом, зафиксирован определенный диссонанс между плотностью, которая была наибольшей в жилой застройке, и состоянием птенцов, которое в собственно урбоденнозах оказалось хуже, чем в городских лесах.

Шочат (Shochat, 2004), не проводя различий между полными синантропами и синурбистами, обосновал гипотезу, согласно которой увеличение плотности городских популяций у видов-жертв происходит как бы “в кредит”, сопровож-

дается превышением фактической экологической емкости городского ландшафта. Основной вклад в воспроизводство вносит небольшая часть “особей-победителей”, однако при этом предсказуемость кормовой базы и сравнительно слабый прессинг хищников позволяют существовать одновременно большому количеству “лузеров”. Гипотеза предвещает снижение “качества” (в том числе внутривидовой конкурентоспособности) и/или продолжительности жизни большинства особей в городе, а также уменьшение вклада таких “лузеров” в будущие поколения. Эту ситуацию можно рассматривать как особый случай взаимоотношений “популяции”—источника и стоковой “популяции”, а именно их сосуществования внутри одного урболандшафта. Стоковая популяция характеризуется более высоким оборотом индивидуумов.

В другой статье Шочат с соавторами (Shochat et al., 2006) акцентировали внимание на дополнительных ресурсах, появляющихся в результате повышения биологической продуктивности на городских территориях благодаря их орошению, озеленению и т.п. На их рассуждениях и доводах явно сказался опыт работы в аридных регионах субтропического пояса, где любой город, в случае его озеленения и появления открытых источников воды, автоматически становится оазисом или системой оазисов. Однако, как известно, высокие плотности у птиц в городах формируются далеко не только в условиях засушливого климата.

Гипотеза увеличения плотности “в кредит” выглядит правдоподобной главным образом в отношении полных синантропов, и то не всех. Предположение о пониженном, в среднем, “качестве” городских особей было выдвинуто по результатам моделирования, проведенного на основе представлений о повышенной, более постоянной обеспеченности пищевыми ресурсами и об ослабленном прессинге хищников в городах (Shochat, 2004; Anderies et al., 2007). Попытки формального тестирования на разных видах этого предположения, а именно сравнения размеров тела, дают противоречивые результаты. Однако неформальное сравнение конкурентоспособности индивидуумов из городских и сельских популяций домового воробья гипотезу не подтвердило (Bókony et al., 2010), при том, что первые в среднем действительно оказались мельче вторых (Bókony et al., 2010, 2012; Meillère et al., 2015). Пока имеются лишь основания считать, что особи данного вида, появляющиеся на свет в городских условиях, могут, местами, испытывать нехватку качественных кормов в раннем возрасте (Meillère et al., 2015; но см. Węgrzynowicz, 2017).

Предположение о снижении “качества”, конкурентоспособности большинства особей у синурбистов пока также не находит явного подтвер-

ждения (см., например, Rodewald, Shustack, 2008; Rodewald, Arcese, 2017). Для многих из них городские природные/озелененные территории в гнездовой период вряд ли являются местами массового “прозябания лузеров”, живущих “одним днем”, как предполагает гипотеза (Shochat, 2004). Сверхвысокие плотности на них достигаются не за счет переизбытка неразмножающихся особей, именуемого популяционным резервом (*floaters*); напротив, это зоны (очень) высокой или средней плотности именно гнездования. Доля успешных гнезд, а нередко и отношение числа слетков к числу отложенных яиц у немалого числа синурбистов сопоставимы с таковыми в негородских ландшафтах или повышены (Tomiałojć, 1980, 1994; Gehlbach, 1996; Rutz et al., 2006; Rodewald, Shustack, 2008; Morozov, 2009; Lin et al., 2015; Морозов, Худяков, 2016; Charmantier et al., 2017; Rebolo-Ifrán et al., 2017; Rodewald, Arcese, 2017 и др.), хотя у некоторых наблюдается обратное, о чем упоминалось выше на примере синиц. Некоторые обитатели населенных пунктов (черный стриж) вообще не потребляют собственно антропогенные корма. Применительно к этим видам пока, за отсутствием достаточных сведений, можно лишь теоретизировать, с переменным успехом, на тему улучшения кормовых условий в городских/пригородных ландшафтах, например, предполагать увеличение количества, разнообразия и/или доступности естественных кормов благодаря изменению мезоклимата, озеленению, в т.ч. посадке экзотов, подсыпке богатых органикой грунтов и т.п. Разумеется, сказанное не означает, что синурбисты не испытывают на себе негативных последствий загрязнения городской среды, в частности, через пищевые цепи.

Как отмечалось в предыдущем разделе, пониженные репродуктивные показатели, на фоне высокой плотности, при обитании в урболандшафтах зафиксированы и у некоторых хищных птиц: соколообразных, совообразных, врановых. Однако примеров продолжительного сохранения подобного положения дел в их городских “популяциях” мало. На роль таких примеров, вероятно, могли бы претендовать популяции обыкновенной пустельги в Вене (Sumasgutner et al., 2014, 2014a), европейской черной вороны в Лозанне (Richner, 1989) и американской вороны (*Corvus brachyrhynchos*) в некоторых городах США (Marzluff et al., 2001).

Так, пустельгу в центральную, плотно застроенную часть Вены привлекает, вероятно, большое количество удобных для гнездования мест, особенно — пустот в исторических зданиях. Этот сокол охотится преимущественно на мышевидных грызунов в светлое время суток. В рационе обычно преобладают серые полевки (*Microtus spp.*), но их численность в центре города, по всей

видимости, ниже, чем в пригородах. Действительно, в добыче соколов, гнездящихся внутри города, доля птиц, а также насекомых (в центре города) и ящериц (ближе к периферии города) гораздо больше, а мышевидных грызунов — меньше, чем на его окраинах, где в питании абсолютно преобладают грызуны (Sumasgutner et al., 2013, 2014, 2014a). Плотность гнездования у пустельги оказалась гораздо выше в глубине города, а успешность гнездования — на его окраинах. Более внушительные репродуктивные потери в глубине города объясняются полным уничтожением хищниками немалого числа гнезд, главным образом с кладками, значительным числом бросаемых родителями кладок и частичными потерями в успешных гнездах (Sumasgutner et al., 2014).

Неясно, как долго и за счет чего подобные ситуации могут сохраняться, чем обычно заканчиваются. Очевидно, длительное поддержание высокого уровня плотности в таких условиях теоретически возможно, например, за счет значительного притока особей извне, увеличения числа циклов размножения в году, если речь идет о полициклическом виде, повышения дальнейшей продолжительности жизни у особей, доживающих до репродуктивного возраста. Марзлuff с соавторами (Marzluff et al., 2001) применительно к американской вороне справедливо заметили, что в этих случаях гипотетическая картина формирования и длительного существования сверхплотных городских популяций с пониженной продуктивностью размножения за счет иммиграции из пригородов/сельской местности лучше соответствует не классической модели “местообитаний-источников” и “местообитаний-стоков” (*source-sink dynamics*), а представлению о городских местообитаниях как о “впитывающей губке” (*sponge population*). Модель увеличения плотности популяции “в кредит”, как отмечает и ее автор (Shochat, 2004), похожа на модель “впитывающей губки”, с той разницей, что последняя предполагает формирование высокой плотности не за счет сверхуспешного размножения небольшой части особей внутри самого города, а за счет иммиграции из пригородов.

Пониженная успешность размножения не является достаточным основанием для утверждений о том, что местообитание функционирует как “сток”, требуется получить оценки еще ряда демографических параметров (Runge et al., 2006; Mannan et al., 2008). Можно предположить, что все-таки у большинства синурбистов в городах до поры до времени, во всяком случае, в период формирования их городских популяций, совокупный “проигрыш” по одним составляющим продуктивности размножения и выживаемости с избытком компенсируются “выигрышем” по другим. В урбоэкологии до сих пор недостаточно внимания уделялось так называемым синерги-

стическим эффектам взаимодействия факторов, существование которых показано экспериментально на примере отдельных видов млекопитающих и птиц (Krebs et al., 1995; Karels et al., 2000; Zanette et al., 2003; Clinchy et al., 2004; Shang et al., 2019). К этому вопросу автор вернется в заключительной части 4-го сообщения (Морозов, 2022а). Именно мультипликативное, а не аддитивное взаимодействие нескольких факторов, например шадящих кормовых условий в более суровые периоды года и ослабления пресса хищничества, может играть главную роль в быстром формировании специфических, сверхплотных городских популяций. Ослабление прессинга хищников, а для ряда видов и преследования человеком в те или иные периоды годового цикла рассматриваются некоторыми исследователями в качестве одной из двух-трех главных причин, по которым в урболандшафтах “приобретения” преобладают над “потерями”.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Урбанизация привела к формированию не только городского населения у человека, но и своеобразных городских популяций у некоторых диких видов наземных позвоночных, главным образом у птиц и млекопитающих, внутри и за пределами их природных ареалов. Особенности этих популяций являются антропотолерантность особей, повышенные максимальные плотности в период размножения и ряд других.

До начала прошлого века число видов-урбанистов повсеместно было небольшим, ограничивалось несколькими полными и частичными синантропами, в том числе отдельными видами, начавшими заселять города недавно, например в 19-м столетии, как вяхирь и черный дрозд в ряде областей Западной и Центральной Европы. Однако затем, особенно во 2-й половине 20-го века, городские популяции стали довольно быстро, за несколько десятилетий, формироваться и у целого ряда других видов, которые прежде либо населяли сельскую местность, либо вообще не проявляли склонности к синантропии. Этот процесс предложено называть синурбизацией, а синурбистами — местные и чужеродные, в том числе интродуцированные виды, которые начали осваивать города сравнительно недавно, максимум 150–200 лет назад, и при этом продолжают обитать в природных или сельских ландшафтах (Luniak, 2004, 2009). В освоении урболандшафтов достигли успеха птицы и млекопитающие из разных отрядов и семейств, представители многих экологических групп, занимающие разное положение в пищевых цепях, виды с разными уровнями высшей нервной деятельности, пластичности поведения, социальности и т.п.

Однако общепринятых, четких критериев применения понятия “синурбист” пока не выработано. Главным индикатором состоявшейся синурбизации считается повышенная плотность населения вида в городских условиях, и в то же время очевидна острая нехватка данных для сравнения плотностей населения в городских и негородских ландшафтах. Географические и временные принципы применения критерия повышенной плотности пока произвольны. Решения о том, считать ли вид синурбистом в том или ином регионе почти везде, хотя и с разной степенью обоснованности, представляют собой экспертные суждения.

Изученность экологических механизмов формирования городских популяций, особенно значения межвидовых отношений в этом процессе, в целом оставляет желать лучшего. Высокие локальные плотности населения у синурбистов, в отличие от таковых у полных синантропов, вряд ли можно интерпретировать как следствие пониженного видового богатства и заполнения отдельными видами-урбанистами “экологического вакуума” в городах. В большинстве своем синурбисты многочисленны не на застроенных, а на природных и озелененных городских территориях (в биотопах, приблизительно аналогичных исконным местообитаниям вида), которые характеризуются внушительным набором видов, так что нет оснований объяснять повышенную плотность конкурентным высвобождением. Остается непонятным, почему появляются и длительному (со)существованию в период размножения сверхплотных поселений синурбистов, в том числе близкородственных и экологически сходных видов, не препятствуют те ценотические факторы, которые в природных ландшафтах 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 у птиц-урбанистов. Действительно, в природе самая частая причина репродуктивных потерь у большинства видов птиц — именно деятельность хищников. Однако в городах высока численность домашних и синантропных хищных животных. Среди синурбистов немало неспециализированных и специализированных хищников. Некоторые из них, в частности птицы-орнитофаги, достигают в городах не только высокой плотности населения, но и значительных показателей успешности размножения. Поэтому, как будет показано в следующем сообщении (Морозов, 2021), мнение об ослаблении в городах прессинга хищников разделяют далеко не все специалисты.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор очень признателен анонимному рецензенту за конструктивные замечания и советы, которые позволили существенно улучшить структуру переходов между сообщениями, повысить четкость изложения и устранить целый ряд других недочетов. Работа выполнена в соответствии с госзаданием № 0109-2019-0006, поддержана программами президиума РАН № I.1.17 “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов” и I.2.41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России”. Кроме того, в ней использованы материалы, собранные автором ранее при финансовой поддержке РФФИ (11-04-00941а, 08-04-00926а, 05-04-49620а, 02-04-49077а и др.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авилова К.В., 2010. Динамика численности и показатели размножения городской популяции кряквы *Anas platyrhynchos* L. с 1998 по 2009 гг. (на примере Москвы) // Бутурлинский сборник: Материалы III Всероссийских Бутурлинских чтений. Ульяновск: Изд-во “Корпорация технологий продвижения”. С. 80–88.
- Астафьева Т.В., Гришанов Г.В., Лыков Е.Л., 2011. История формирования и современное состояние городской популяции вяхиры *Columba palumbus* L. в Калининграде // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Вып. 7. С. 51–58.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология: особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир. 667 с.
- Благосклонов К.Н., 1950. О привлечении и разведении в Москве насекомоядных, певчих и декоративных птиц в связи с реконструкцией столицы // Охрана природы. Сборник 10. М.: Издание Всероссийского Общ-ва охраны природы. С. 135–146.
- Благосклонов К.Н., 1981. Птицы в городе // Природа. № 5. С. 43–52.
- Божко С.И., 1971. К характеристике процесса урбанизации птиц // Вестник ЛГУ. Биология. № 9. Вып. 2. С. 5–14.
- Вахрушев А.А., 1988. Начальные этапы формирования сообществ на примере синантропизации птиц // Эволюционные исследования. Вавиловские темы. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 34–46.
- Вахрушев А.А., Раутиан А.С., 1993. Исторический подход к экологии сообществ // Журнал общей биологии. Т. 54. № 5. С. 532–552.
- Владышевский Д.В., 1975. Птицы в антропогенном ландшафте. Новосибирск: Наука. 199 с.
- 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. Ч. 1. Ставрополь: СГУ. С. 25–26.
- Гладков Н.А., 1958. Некоторые вопросы зоогеографии культурного ландшафта (на примере фауны птиц) // Ученые записки МГУ. Вып. 197. С. 17–34.
- Гладков Н.А., Рустамов А.К., 1975. Животные культурных ландшафтов. М.: Мысль. 220 с.
- Грабовский В.И., 1983. Социальная структура популяции серых ворон (*Corvus cornix*) на Ленинских Горах в Москве // Зоологический журнал. Т. 62. № 3. С. 389–398.
- Гришанов Г.В., 2011. Дифференциация и классификация городских популяций птиц // Вестник Татарского государственного гуманитарно-педагогического университета. № 3 (25). С. 55–60.
- Дементьев Г.П., 1951. Отряд хищные птицы // Птицы Советского Союза. Т. 1. М.: Гос. изд-во “Советская наука”. С. 70–341.
- Дроздов Н.Н., 1967. Фауна и население птиц культурных ландшафтов // Орнитология. Вып. 8. С. 3–46.
- Зубакин В., 2011. Чайки обживают московские крыши // Московка. № 14. С. 54–56.
- Исаков Ю.А., 1969. Процесс синантропизации животных, его следствия и перспективы // Синантропизация и domestикация животного населения. М.: Московское общество испытателей природы. С. 3–6.
- 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., 2014. Кратко о результатах наблюдений 2001–2014 гг. за некоторыми пернатыми хищниками Москвы и Подмосковья // Московка. № 20. С. 42–54.
- 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.
- Клауснитцер Б., 1990. Экология городской фауны. М.: Мир. 248 с.
- Константинов В.М., Бабенко В.Г., Барышева И.К., 1982. Численность и некоторые черты экологии синантропных популяций врановых птиц в условиях интенсивной урбанизации // Зоологический журнал. Т. 61. № 12. С. 1837–1845.
- Константинов В.М., Пономарев В.А., Воронов Л.Н., Зорина З.А., Краснобаев Д.А. и др., 2007. Серая ворона (*Corvus cornix* L.) в антропогенных ландшафтах Палеарктики (проблемы синантропизации и урбанизации). М.: МПГУ. 368 с.
- Контрицков В.В., 1990. К биологии кряквы в Москве // Доклады МОИП. Зоология и ботаника (1988 г.). М.: Московское общество испытателей природы. С. 23–27.
- Корбут В.В., 1996. Уникальная популяция серой вороны (*Corvus corone cornix* L. 1785) г. Москвы // Доклады Академии наук. Т. 348. № 1. С. 136–139.
- 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., 2009. Гнездовая биология урбанизированных популяций птиц-дуплогнездников // Сибирский экологический журнал. Т. 16. № 3. С. 429–438.

- Куранов Б.Д., 2009а. Успешность размножения птиц в урбанизированном ландшафте // Русский орнитологический журнал. Т. 18. Экспресс-выпуск 484. С. 807–813.
- Лыков Е.Л., 2009. Биология гнездования вяхиря в условиях города (на примере Калининграда) // Беркут. Т. 18. № 1–2. С. 54–68.
- Лыков Е. Л., 2009а. Фауна, население и экология гнездящихся птиц городов Центральной Европы (на примере Калининграда). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.
- Лыков Е.Л., 2017. О возникновении популяций сороки (*Pica pica*) на урбанизированных территориях Палеарктики // Экология врановых птиц в естественных и антропогенных ландшафтах Северной Евразии. Казань: ООО “Олитех”. С. 128–132.
- Ляхов А.Г., 2012. Врановые птицы Екатеринбурга // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Вып. 17. С. 98–110.
- Ляхов А.Г., Галишева М.С., 2012. Плотность гнездования и успешность размножения серой вороны и сороки в Екатеринбурге // X Международная конференция “Врановые птицы в антропогенных и естественных ландшафтах Северной Евразии”, 17–21 сентября 2012 г., Якорная щель. Москва–Казань: МСХА им. К.А. Тимирязева; Казанский федеральный ун-т. С. 135–139.
- Мальчевский А.С., 1959. Гнездовая жизнь певчих птиц. Размножение и постэмбриональное развитие лесных воробьиных птиц европейской части СССР. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. 281 с.
- 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. 2. Понижен или повышен прессинг хищников в урбанизированных ландшафтах? // Зоологический журнал. В печати.
- Морозов Н.С., 2022. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 3. Хищники в российских городах – трудное препятствие для синурбизации видов-жертв? // Зоологический журнал. В печати.
- Морозов Н.С., 2022а. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 4. “Парадокс хищничества” в городах и его вероятные причины // Зоологический журнал. В печати.
- 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.
- Мурашов А.М., 1989. О гнездовой численности и размещении гнезд серой вороны в естественных и антропогенных ландшафтах // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах. Мат. II Всесоюз. совещания. Ч. 2. Липецк: Липецкий гос. пед. ин-т. С. 24–25.
- Новиков Г.А., 1964. Изменения видового стереотипа гнездования птиц в условиях культурного ландшафта // Зоологический журнал. Т. 43. № 8. С. 1193–1202.
- Носков Г.А., 1981. Возможные пути возникновения и становления синантропного образа жизни // Полевой воробей *Passer montanus* L. (Характеристика вида на пространстве ареала). Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. С. 259–262.
- Нумеров А.Д., 2003. Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц. Воронеж: ФГУП ИПФ Воронеж. 517 с.
- Поповкина А.Б., Зарубина Т.А., 2007. Популяция огаря (*Tadorna ferruginea*) в Москве: роль Московского зоопарка в ее создании и поддержании // Орнитологические исследования в зоопарках и питомниках. Вып. 2. М.: Московский зоопарк. С. 31–38.
- Резанов А.Г., Резанов А.А., 2006. Гнездование врановых птиц (Passeriformes, Corvidae) на зданиях и на сооружениях человека: экологический и историко-географический анализ // Экология врановых птиц в условиях естественных и антропогенных ландшафтов России. Казань: ЗАО “Новое знание”. С. 94–111.
- Родимцев А.С., 1997. Проявление внутривидового хищничества и каннибализма у врановых в гнездовой период // Русский орнитологический журнал. Т. 6. Экспресс-выпуск 14. С. 3–10.
- Сахвон В.В., 2016. Плотность гнездования и особенности пространственного распределения сороки (*Pica pica*) в городе Минске // Труды БГУ. Т. 11. Часть 2. С. 286–290.
- Сахвон В.В., 2017. История формирования и особенности пространственного распределения синурбизированной популяции серой вороны (*Corvus cornix*) в г. Минске (Беларусь) // Веснік ВДУ. № 1(98). С. 26–30.
- Семаго Л.Л., 1977. Образование оседлой популяции большой синицы в Воронеже // Тезисы докл. VII Всесоюзной орнитол. конф. Ч. 1. Киев: Наукова Думка. С. 318–319.
- Суров А.В., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., 2011. Адаптации мелких млекопитающих к городской среде // Животные в городе: экология и эволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 3–48.

- Тельнова 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.
- Шутенко Е.В., 1983. Серая ворона — *Corvus cornix* L. // Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Том 2. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. С. 439—449.
- Abbott I., 1980. Theories dealing with the ecology of land-birds on islands // *Advances in Ecological Research*. V. 11. P. 329—371.
- Adams L.W., VanDruff L.W., Luniak M., 2005. Managing urban habitats and wildlife // С.Е. Braun (ed.). *Techniques for Wildlife Investigations and Management*, 6th ed. Bethesda, MD: The Wildlife Society. P. 714—739.
- Alberti M., Correa C., Marzluff J.M., Hendry A.P., Palkovacs A.P. et al., 2017. Global urban signatures of phenotypic change in animal and plant populations // *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*. V. 114. № 34. P. 8951—8956.
- Amrhein V., 2014. Wild bird feeding (probably) affects avian urban ecology // D. Gil, H. Brumm (eds). *Avian Urban Ecology: Behavioural and Physiological Adaptations*. Oxford: Oxford University Press. P. 29—37.
- Anderies J.M., Katti M., Shochat E., 2007. Living in the city: resource availability, predation, and bird population dynamics in urban areas // *Journal of Theoretical Biology*. V. 247. № 1. P. 36—49.
- Anders A.D., Dearborn D.C., Faaborg J., Thompson III F.R., 1997. Juvenile survival in a population of Neotropical migrant birds // *Conservation Biology*. V. 11. № 3. P. 698—707.
- Andrzejewski R., Babińska-Werka J., Gliwicz J., Goszczyński J., 1978. Synurbization processes in an urban population of *Apodemus agrarius*. Characteristics of population in urbanization gradient // *Acta Theriologica*. V. 23. № 20. P. 341—358.
- Antonov A., Atanasova D., 2003. Small-scale differences in the breeding ecology of urban and rural Magpies *Pica pica* // *Ornis Fennica*. V. 80. № 1. P. 21—30.
- Arcese P., Smith J.N.M., Hatch M. I., 1996. Nest predation by cowbirds and its consequences for passerine demography // *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*. V. 93. № 10. P. 4608—4611.
- Ausprey I.J., Rodewald A.D., 2011. Postfledging survivorship and habitat selection across a rural-to-urban landscape gradient // *Auk*. V. 128. № 2. P. 293—302.
- Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World, 2001 / J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds). Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. 585 p.
- Babińska-Werka J., Gliwicz J., Goszczyński J., 1979. Synurbization processes in an urban population of *Apodemus agrarius*. Habitats of the Striped Field Mouse in town // *Acta Theriologica*. V. 26. № 30. P. 405—415.
- Bailey J., Scheifler 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.
- Bateman P.W., Fleming P.A., 2012. Big city life: carnivores in urban environments // *Journal of Zoology*. V. 287. № 1. P. 1—23.
- Bezzel E., 1985. Birdlife in intensively used rural and urban environments // *Ornis Fennica*. V. 62. № 2. P. 90—95.
- Birnie-Gauvin K., Peiman K.S., Gallagher A.J., de Bruijn R., Cooke S.J., 2016. Sublethal consequences of urban life for wild vertebrates // *Environmental Reviews*. V. 24. № 4. P. 416—425.
- Blair R.B., 1996. Land use and avian species diversity along an urban gradient // *Ecological Applications*. V. 6. № 2. P. 506—519.
- Boal C.W., 2018. Urban raptor communities: why some raptors and not others occupy urban environments // C.W. Boal, C.R. Dykstra (eds). *Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities*. Washington: Island Press. P. 36—50.
- 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.
- Bonnington C., Gaston K.J., Evans K.L., 2015. Ecological traps and behavioural adjustments of urban songbirds to fine-scale spatial variation in predator activity // *Animal Conservation*. V. 18. № 6. P. 529—538.
- Bókony V., Kulcsár A., Liker A., 2010. Does urbanization select for weak competitors in house sparrows? // *Oikos*. V. 119. № 3. P. 437—444.
- Bókony V., Seress G., Nagy S., Lendvai Á.Z., Liker A., 2012. Multiple indices of body condition reveal no negative effect of urbanization in adult house sparrows // *Landscape and Urban Planning*. V. 104. № 1. P. 75—84.
- Cardoso G.C., 2014. Nesting and acoustic ecology, but not phylogeny, influence passerine urban tolerance // *Global Change Biology*. V. 20. № 3. P. 803—810.
- Carrete M., Tella J.L., 2011. Inter-individual variability in fear of humans and relative brain size of the species are related to contemporary urban invasion in birds // *PLoS ONE*. V. 6. № 4. P. e18859.
- Castillo-Contreras R., Carvalho J., Serrano E., Mentaberre G., Fernández-Aguilar X. et al., 2018. Urban wild boars prefer fragmented areas with food resources near natural corridors // *Science of The Total Environment*. V. 615. P. 282—288.
- 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., Demeurier 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., Bouskila A., Leshem Y., 2007. Breeding success of the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*) nesting on buildings in Israel // *Journal of Raptor Research*. V. 41. № 2. P. 139–143.
- 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.
- Clucas B., Marzluff J.M., 2012. Attitudes and actions toward birds in urban areas: human cultural difference influence bird behavior // *Auk*. V. 129. № 1. P. 8–16.
- Cresswell W., 2008. Non-lethal effects of predation in birds // *Ibis*. V. 150. Suppl. 1. P. 3–17.
- Croci S., Butet A., Clergeau P., 2008. Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits? // *Condor*. V. 110. № 2. P. 223–240.
- Dale S., Liffeld J.T., Rowe M., 2015. Commonness and ecology, but not bigger brains, predict urban living in birds // *BMC Ecology*. V. 15. Article number 12. P. 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12898-015-0044-x>
- de Andrade A.C., 2019. Metropolitan lizards? Urbanization gradient and the density of lagartixas (*Tropidurus hispidus*) in a tropical city // *Ecology and Evolution*. V. 10. № 4. P. 1740–1750.
- DeGregorio B.A., Chiavacci S.J., Benson T.J., Sperry J.H., Weatherhead P.J., 2016. Nest predators of North American birds: continental patterns and implications // *BioScience*. V. 66. № 8. P. 655–665.
- 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. P. e64634.
- Ditchkoff S.S., Saalfeld S.T., Gibson C.J., 2006. Animal behavior in urban ecosystems: modifications due to human-induced stress // *Urban Ecosystems*. V. 9. № 1. P. 5–12.
- Donovan T.M., Thompson F.R. III, Faaborg J., Probst J.R., 1995. Reproductive success of neotropical migrant birds in habitat sources and sinks // *Conservation Biology*. V. 9. № 6. P. 1380–1395.
- Drewitt E., 2014. *Urban Peregrines*. Exeter, UK: Pelagic Publishing. 250 p.
- Edelaar P., Roques S., Hobson E.A., Gonçalves da Silva A., Avery M.L. et al., 2015. Shared genetic diversity across the global invasive range of the Monk Parakeet suggests a common restricted geographic origin and the possibility of convergent selection // *Molecular Ecology*. V. 24. № 9. P. 2164–2176.
- Elmqvist T., Redman C.L., Barthel S., Costanza R., 2013. History of urbanization and the missing ecology // T. Elmqvist, M. Fragkias, J. Goodness, B. Güneralp, P.J. Marcotullio et al. (eds). *Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities*. Dordrecht: Springer. P. 13–30.
- Engel J., Keller M., Leszkiewicz J., Zawadzki J., 1988. Synurbanization of the Mallard *Anas platyrhynchos* in Warsaw // *Acta Ornithologica*. V. 24. № 1. P. 9–28.
- 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.
- Errington P.L., 1946. Predation and vertebrate populations // *Quarterly Review of Biology*. V. 21. № 2. P. 144–177.
- Errington P.L., 1946a. Predation and vertebrate populations (Concluded) // *Quarterly Review of Biology*. V. 21. № 3. P. 221–245.
- Erz W., 1966. Ecological principles in the urbanization of birds // *Ostrich*. Supplement 6. P. 357–364.
- 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., Gaston K.J., Frantz A.C., Simeoni M., Sharp S.P. et al., 2009. Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species // *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. V. 276. № 1666. P. 2403–2410.
- Evans K.L., Newson S.E., Gaston K.J., 2009a. Habitat influences on urban avian assemblages // *Ibis*. V. 151. № 1. P. 19–39.
- 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., Hatchwell B.J., Parnell M., Gaston K.J., 2010. A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study // *Biological Reviews*. V. 85. № 3. P. 643–667.
- Faeth S.H., 1984. Density compensation in vertebrates and invertebrates: a review and an experiment // D.R.Jr. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele, A.B. Thistle (eds). *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. New Jersey, Princeton: Princeton University Press. P. 491–509.
- 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.
- Fischer J.D., Schneider S.C., Ahlers A.A., Miller J.R., 2015. Categorizing wildlife responses to urbanization and conservation implications of terminology // *Conservation Biology*. V. 29. № 4. P. 1246–1248.
- Flade M., 1994. *Die Brutvogelgemeinschaften Mittel- und Norddeutschlands: Grundlagen für den Gebrauch vogelkundlicher Daten in der Landschaftsplanung*. Eching: IHW-Verlag. 879 s.
- Francis R.A., Chadwick M.A., 2011. What makes a species synurbic? // *Applied Geography*. V. 32. № 2. P. 514–521.
- Frimer O., 1989. Breeding performance in a Danish suburban population of Sparrowhawks *Accipiter nisus* //

- Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift. Å. 83. № 2. P. 151–156.
- Gahbauer M.A., Bird D.M., Clark K.E., French T., Brauning D.W. et al., 2015. Productivity, mortality, and management of urban Peregrine Falcons in northeastern North America // *Journal of Wildlife Management*. V. 79. № 1. P. 10–19.
- Galushin V.M., 1971. A huge urban population of birds of prey in Delhi, India (Preliminary note) // *Ibis*. V. 113. № 4. P. 522.
- Gehlbach F.R., 1996. Eastern Screech Owls in suburbia: a model of raptor urbanization // D.M. Bird, D. Varland, J.J. Negro (eds). *Raptors in Human Landscapes: Adaptations to Built and Cultivated Environments*. London: Academic Press. P. 69–74.
- Gehrt S.D., 2004. Ecology and management of striped skunks, raccoons, and coyotes in urban landscapes // N. Fascione, A. Delach, M.E. Smith (eds). *People and Predators: from Conflict to Coexistence*. Washington, DC: Island Press. P. 81–104.
- Gering J.C., Blair R.B., 1999. Predation on artificial bird nests along an urban gradient: predatory risk or relaxation in urban environments? // *Ecography*. V. 22. № 5. P. 532–541.
- Gładalski M., Bańbura M., Kaliński A., Markowski M., Skwarska J. et al., 2015. Inter-annual and inter-habitat variation in breeding performance of Blue Tits (*Cyanistes caeruleus*) in central Poland // *Ornis Fennica*. V. 92. № 2. P. 34–42.
- Gliwicz J., Goszczyński J., Luniak M., 1994. Characteristic features of animal populations under synurbanization – the case of the Blackbird and of the Striped Field Mouse // *Memorabilia Zoologica*. V. 49. P. 237–244.
- Gloor S., Bontadina F., Hegglin D., Deplazes P., Breitenmoser U., 2001. The rise of urban fox populations in Switzerland // *Mammalian Biology*. V. 66. P. 155–164.
- Guppy M., Guppy S., Marchant R., Priddel D., Carlile N. et al., 2017. Nest predation of woodland birds in south-east Australia: importance of unexpected predators // *Emu*. V. 117. № 1. P. 92–96.
- Hager S.B., 2009. Human-related threats to urban raptors // *Journal of Raptor Research*. V. 43. № 3. P. 210–226.
- Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. V. 2. Hawks to Bustards, 1980 / S. Cramp, K.E.L. Simmons (eds). Oxford: Oxford University Press. 695 p.
- Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. V. 8. Crows to Finches, 1994. S. Cramp, C.M. Perrins, D.J. Brooks (eds). Oxford: Oxford University Press. 899 p.
- Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 4. Falconiformes, 1989. U.N. Glutz von Blotzheim, K.M. Bauer, E. Bezzel (Eds). Wiesbaden: AULA-Verlag. 943 s.
- Hansson L., 1986. Breeding bird communities in relation to distance from winter food supply // *Ornis Fennica*. V. 63. № 2. P. 47–49.
- Harris S., Baker P., 2001. *Urban foxes*. Suffolk: Whittet Books. 152 p.
- Harris S., Rayner J.M.V., 1986. A discriminant analysis of the current distribution of urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Britain // *Journal of Animal Ecology*. V. 55. № 2. P. 605–611.
- Haskell D.G., Knupp A.M., Schneider M.C., 2001. Nest predator abundance and urbanization // J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds). *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. P. 243–259.
- Hedblom M., Söderström B., 2010. Landscape effects on birds in urban woodlands: an analysis of 34 Swedish cities // *Journal of Biogeography*. V. 37. № 7. P. 1302–1316.
- Hedblom M., Söderström B., 2012. Effects of urban matrix on reproductive performance of Great Tits (*Parus major*) in urban woodlands // *Urban Ecosystems*. V. 15. № 1. P. 167–180.
- Hoover J.P., Robinson S.K., 2007. Retaliatory mafia behavior by a parasitic cowbird favors host acceptance of parasitic eggs // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. V. 104. № 11. P. 4479–4483.
- Hörak P., 1993. Low fledging success of urban Great Tits // *Ornis Fennica*. V. 70. № 3. P. 168–172.
- Hörak P., Lebreton J.D., 1998. Survival of adult Great Tits *Parus major* in relation to sex and habitat: a comparison of urban and rural populations // *Ibis*. V. 140. № 2. P. 205–209.
- Hörak P., Surai P.F., Møller A.P., 2002. Fat-soluble antioxidants in the eggs of Great Tits *Parus major* in relation to breeding habitat and laying sequence // *Avian Science*. V. 2. № 3. P. 123–130.
- Hubert P., Julliard R., Biagiatti S., Poulle M.-L., 2011. Ecological factors driving the higher hedgehog (*Erinaceus europaeus*) density in an urban area compared to the adjacent rural area // *Landscape and Urban Planning*. V. 103. № 1. P. 34–43.
- Ibáñez-Álamo J.D., Soler M., 2010. Does urbanization affect selective pressures and life-history strategies in the common blackbird (*Turdus merula* L.)? // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 101. № 4. P. 759–766.
- 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.
- Jokimäki J., Huhta E., 2000. Artificial nest predation and abundance of birds along an urban gradient // *Condor*. V. 102. № 4. P. 838–847.
- Jokimäki J., Kaisanlahti-Jokimäki M.-L., Sorace A., Fernández-Juricic E., Rodriguez-Prieto I. et al., 2005. Evaluation of the “safe nesting zone” hypothesis across an urban gradient: a multi-scale study // *Ecography*. V. 28. № 1. P. 59–70.
- Jokimäki J., Suhonen J., Jokimäki-Kaisanlahti M.-L., Carbó-Ramírez P., 2016. Effects of urbanization on breeding birds in European towns: impacts of species traits // *Urban Ecosystems*. V. 19. № 4. P. 1565–1577.
- Jokimäki J., Suhonen J., Vuorisalo T., Kövér L., Kaisanlahti-Jokimäki M.-L., 2017. Urbanization and nest-site selection of the Black-billed Magpie (*Pica pica*) populations in two Finnish cities: from a persecuted species to an urban exploiter // *Landscape and Urban Planning*. V. 157. P. 577–585.

- 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.
- Kark S., Iwaniuk A., Schalimtzek A., Banker E., 2007. Living in the city: can anyone become an “urban exploiter”? // Journal of Biogeography. V. 34. № 4. P. 638–651.
- Källander H., 1981. The effects of provision of food in winter on a population of the Great Tit *Parus major* and the Blue Tit *Parus caeruleus* // Ornis Scandinavica. V. 12. № 3. P. 244–248.
- Kearns L.J., Rodewald A.D., 2017. Does nest predator activity predict the location and survival of songbird nests in urbanizing landscapes? // Condor. V. 119. № 4. P. 745–760.
- 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., Quinn J.L., 2019. Breeding performance of an apex predator, the peregrine falcon, across urban and rural landscapes // Urban Ecosystems. V. 22. № 1. P. 117–125.
- King D.I., DeGraaf R.M., Smith M.-L., Buonaccorsi J.P., 2006. Habitat selection and habitat-specific survival of fledgling Ovenbirds (*Seiurus aurocapilla*) // Journal of Zoology. V. 269. № 4. P. 414–421.
- Klett A.T., Shaffer T.L., Johnson D.H., 1988. Duck nest success in the prairie pothole region // Journal of Wildlife Management. V. 52. № 3. P. 431–440.
- Koenig J., Shine R., Shea G., 2002. The dangers of life in the city: patterns of activity, injury and mortality in suburban lizards (*Tiliqua scincoides*) // Journal of Herpetology. V. 36. № 1. P. 62–68.
- Konstantinov V.M., 1996. Anthropogenic transformations of bird communities in the forest zone of the Russian Plain // Acta Ornithologica. V. 31. № 1. P. 53–58.
- Kosiński Z., 2001. The breeding ecology of the Greenfinch *Carduelis chloris* in urban conditions (study in Krotozyn, W Poland) // Acta Ornithologica. V. 36. № 2. P. 111–121.
- Koskimies J., 1956. Zur Charakteristik und Geschichte der nistökologischen Divergenz beim Mauersegler, *Apus apus* (L.), in Nordeuropa // Ornis Fennica. V. 33. № 3–4. P. 77–96.
- Kövér L., Gyüre P., Balogh P., Huettmann F., Lengyel S. et al., 2015. Recent colonization and nest site selection of the Hooded Crow (*Corvus corone cornix* L.) in an urban environment // Landscape and Urban Planning. V. 133. P. 78–86.
- 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.
- 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., 1954. The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford: Clarendon Press. 343 p.
- Lancaster R.K., Rees W.E., 1979. Bird communities and the structure of urban habitats // Canadian Journal of Zoology. V. 57. № 12. P. 2358–2368.
- Lehikoinen E., 1986. Dependence of winter survival on size in the Great Tit *Parus major* // Ornis Fennica. V. 63. № 1. P. 10–16.
- Lesiński G., 2000. Location of bird nests in vertical metal pipes in suburban built-up area of Warsaw // Acta Ornithologica. V. 35. № 2. P. 211–214.
- Lima S.L., Dill, L.M., 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus // Canadian Journal of Zoology. V. 68. № 4. P. 619–640.
- 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. Synurbization – 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., 2009. Synurbization – a new phenomenon in animal wildlife // Ecologia Urbana. V. 21. № 1. P. 12–14.
- Luniak M., Kozłowski P., Nowicki W., 1997. Magpie *Pica pica* in Warsaw – abundance, distribution and changes in its population // Acta Ornithologica. V. 32. № 1. P. 77–86.
- 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. V. 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 urban population // M. Luniak (ed.). Urban Ecological Studies in Central and Eastern Europe. Wrocław: Ossolineum. P. 186–199.
- MacArthur R.H., Diamond J.M., Karr J.R., 1972. Density compensation in island faunas // Ecology. V. 53. № 2. P. 330–342.
- Maklakov A.A., Immler S., Gonzalez-Voyer A., Rönn J., Kolm N., 2011. Brains and the city: big-brained passerine birds succeed in urban environments // Biology Letters. V. 7. № 5. P. 730–732.
- Mannan R.W., Steidl R.J., 2018. Demography of raptor populations in urban environment // C.W. Boal, C.R. Dykstra (eds). Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities. Washington: Island Press. P. 51–63.
- Mannan R.W., Steidl R.J., Boal C.W., 2008. Identifying habitat sinks: a case study of Cooper’s Hawks in an urban environment // Urban Ecosystems. V. 11. № 2. P. 141–148.

- Martin T.E.*, 1992. Breeding productivity considerations: what are the appropriate habitat features for management? // J.M. Hagan III, D.W. Johnston (eds). *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Land Birds*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. P. 455–473.
- Martin T.E.*, 1993. Nest predation and nest sites: new perspectives on old patterns // *BioScience*. V. 43. № 8. P. 523–532.
- Martin T.E.*, 2011. The cost of fear // *Science*. V. 334. № 6061. P. 1353–1354.
- Marzluff J.M.*, 2001. Worldwide urbanization and its effects on birds // J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds). *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. P. 19–47.
- 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.
- Mason C.F.*, 2003. Some correlates of density in an urban Blackbird *Turdus merula* population // *Bird Study*. V. 50. № 2. P. 185–188.
- Máthé O., Batáry P.*, 2015. Insectivorous and open-cup nester bird species suffer the most from urbanization // *Bird Study*. V. 62. № 1. P. 78–86.
- McCance E., Baydack R.K.*, 2018. Spatial and temporal use of an urban landscape by White-tailed Deer // *Environmental Analysis & Ecology Studies*. V. 3. № 1. EAES.000553.2018. <https://doi.org/10.31031/EAES.2018.03.000553>
- McDonnell M.J.*, 2011. The history of urban ecology: an ecologist's perspective // J. Niemelä, J.H. Breuste, T. Elmqvist, G. Guntenspergen, P. James, N.E. McIntyre (eds). *Urban Ecology: Patterns, Processes and Applications*. Oxford: Oxford University Press. P. 5–13.
- 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.
- McKinney M.L.*, 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation // *BioScience*. V. 52. № 10. P. 883–890.
- Mebis T., Schmidt D.*, 2006. *Die Greifvögel Europas, Nordafrikas und Vorderasiens*. Stuttgart: Franckh-Kosmos Verlag. 496 s.
- Meillère A., Brischoux F., Parenteau C., Angelier F.*, 2015. Influence of urbanization on body size, condition, and physiology in an urban exploiter: a multi-component approach // *PLoS ONE*. V. 10. № 8. P. e0135685. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135685>
- Monaghan P.*, 1979. Aspects of the breeding biology of Herring Gulls *Larus argentatus* in urban colonies // *Ibis*. V. 121. № 4. P. 475–481.
- Monaghan P., Coulson J.C.*, 1977. Status of large gulls nesting on buildings // *Bird Study*. V. 24. № 2. P. 89–104.
- Morozov N.S.*, 2009. A city as an object for synecological studies: a search for density compensation among birds breeding in urban woodland // S.I. Golovatch, O.L. Makarova, A.B. Babenko, L.D. Penev (eds). *Species and Communities in Extreme Environments*. Sofia-Moscow: Pensoft Publishers & KMK Scientific Press. P. 459–520.
- Møller A.P.*, 2009. Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic // *Oecologia*. V. 159. № 4. P. 849–858.
- Møller A.P.*, 2011. Song post height in relation to predator diversity and urbanization // *Ethology*. V. 117. № 6. P. 529–538.
- Møller A.P.*, 2012. Urban areas as refuges from predators and flight distance of prey // *Behavioral Ecology*. V. 23. № 5. P. 1030–1035.
- Møller A.P.*, 2014. Behavioural and ecological predictors of urbanization // D. Gil, H. Brumm (eds). *Avian Urban Ecology: Behavioural and Physiological Adaptations*. Oxford: Oxford University Press. P. 54–68.
- Møller A.P., Erritzøe J.*, 2015. Brain size and urbanization in birds // *Avian Research*. V. 6. № 8. P. 1–7.
- Møller A.P., Díaz M., Flensted-Jensen E., Grim T., Ibáñez-Alamo J.D. et al.*, 2012. High urban population density of birds reflects their timing of urbanization // *Oecologia*. V. 170. № 3. P. 867–875.
- Møller A.P., Jokimäki J., Skorka P., Tryjanowski P.*, 2014. Loss of migration and urbanization in birds: a case study of the Blackbird (*Turdus merula*) // *Oecologia*. V. 175. № 3. P. 1019–1027.
- Mueller J.C., Carrete M., Boerno S., Kuhl H., Tella J.L. et al.*, 2020. Genes acting in synapses and neuron projections are early targets of selection during urban colonization // *Molecular Ecology*. V. 29. № 18. P. 3403–3412.
- Mueller J.C., Kuhl H., Boerno S., Tella J.L., Carrete M. et al.*, 2018. Evolution of genomic variation in the burrowing owl in response to recent colonization of urban areas // *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. V. 285. № 1878. Article ID: 20180206.
- 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.
- Newton I.*, 1993. Predation and limitation of bird numbers // D.M. Power (ed.). *Current Ornithology*. V. 11. New York–London: Plenum Press. P. 143–198.
- Newton I.*, 1998. *Population limitation in birds*. London: Academic Press. 597 p.
- Newton I.*, 2004. Population limitation in migrants // *Ibis*. V. 146. № 2. P. 197–226.
- Nice M.M.*, 1957. Nesting success in altricial birds // *Auk*. V. 74. № 3. P. 305–321.
- Nilsson S.G.*, 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition // *Ornis Scandinavica*. V. 15. № 3. P. 167–175.
- Orell M.*, 1989. Population fluctuations and survival of Great Tits *Parus major* dependent on food supplied by man in winter // *Ibis*. V. 131. № 1. P. 112–127.
- Pačlík M., Misík J., Weidinger K.*, 2009. Nest predation and nest defence in European and North American wood-

- peckers: a review // *Annales Zoologici Fennici*. V. 46. № 5. P. 361–379.
- Pagh S., 2008. The history of urban foxes in Aarhus and Copenhagen, Denmark // *Lutra*. V. 51. № 1. P. 51–55.
- Palacio F.X., 2020. Urban exploiters have broader dietary niches than urban avoiders // *Ibis*. V. 162. № 1. P. 42–49.
- Papp S., 2011. Breeding of Eurasian Sparrowhawks (*Accipiter nisus*) in two Hungarian towns // *Aquila*. V. 118. P. 49–54.
- Partecke J., Gwinner E., Bensch S., 2006. Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? // *Journal of Ornithology*. V. 147. № 4. P. 549–552.
- Pedersén O., Sinclair P.J.J., Hein I., Andersson J., 2010. Cities and urban landscapes in the ancient Near East and Egypt with special focus on the city of Babylon // P.J.J. Sinclair, G. Nordquist, F. Herschend, C. Isendahl (eds). *The Urban Mind: Cultural and Environmental Dynamics*. Uppsala: Uppsala University Press. P. 113–147.
- Pieron M.R., Rohwer F.C., 2010. Effects of large-scale predator reduction on nest success of upland nesting ducks // *Journal of Wildlife Management*. V. 74. № 1. P. 124–132.
- Plesník J., 1992. Početnost, hnízdní úspěšnost a potrava poštolky obecné (*Falco tinnunculus*) v městských a přirozených stanovištích. PhD thesis. Praha: PřF UK.
- Podgórski T., Baś G., Jędrzejewska B., Sönnichsen L., Śnieżko S. et al., 2013. Spatiotemporal behavioral plasticity of wild boar (*Sus scrofa*) under contrasting conditions of human pressure: primeval forest and metropolitan area // *Journal of Mammalogy*. V. 94. № 1. P. 109–119.
- Pollock C.J., Capilla-Lasheras P., McGill R.A.R., Helm B., Dominoni D.M., 2017. Integrated behavioural and stable isotope data reveal altered diet linked to low breeding success in urban-dwelling blue tits (*Cyanistes caeruleus*) // *Scientific Reports*. V. 7. Article number 5014. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-04575-y1>
- Quinn J.L., Ueta M., 2008. Protective nesting associations in birds // *Ibis*. V. 150. Suppl. 1. P. 146–167.
- Raptors in Human Landscapes: Adaptations to Built and Cultivated Environments, 1996 / D. Bird, D. Varland, J.J. Negro (eds). London: Academic Press. 396 p.
- Rebolo-Ifrán N., Tella J.L., Carrete M., 2017. Urban conservation hotspots: predation release allows the grassland-specialist burrowing owl to perform better in the city // *Scientific Reports*. V. 7. Article number 3527. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03853-z>
- Rejt Ł., 2001. Peregrine Falcon and Kestrel in urban environment – the case of Warsaw // E. Gottschalk, A. Barkow, M. Mühlenberg, J. Settele (eds). *Naturschutz und Verhalten*. UFZ-Bericht 2. Leipzig: UFZ Leipzig-Halle. P. 81–85.
- Richner H., 1989. Habitat-specific growth and fitness in Carrion Crows (*Corvus corone corone*) // *Journal of Animal Ecology*. V. 58. № 2. P. 427–440.
- Ricklefs R.E., 1969. An analysis of nesting mortality in birds // *Smithsonian Contributions to Zoology*. № 9. P. 1–48.
- Riegert J., Dufek A., Fainová D., Mikeš V., Fuchs R., 2007. Increased hunting effort buffers against vole scarcity in an urban kestrel *Falco tinnunculus* population // *Bird Study*. V. 54. № 3. P. 353–361.
- Riegert J., Fainová D., Bystřická D., 2010. Genetic variability, body characteristics and reproductive parameters of neighbouring rural and urban common kestrel (*Falco tinnunculus*) populations // *Population Ecology*. V. 52. № 1. P. 73–79.
- Robb G.N., McDonald R.A., Chamberlain D.E., Reynolds S.J., Harrison T.J.E. et al., 2008. Winter feeding of birds increases productivity in the subsequent breeding season // *Biology Letters*. V. 4. № 2. P. 220–223.
- Robinson S.K., Thompson F.R. III, Donovan T.M., Whitehead D.R., Faaborg J., 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds // *Science*. V. 267. № 5206. P. 1987–1990.
- Rock P., 2005. Urban gulls: problems and solutions // *British Birds*. V. 98. P. 338–355.
- Rodewald A.D., Arcese P., 2017. Reproductive contributions of cardinals are consistent with a hypothesis of relaxed selection in urban landscapes // *Frontiers in Ecology and Evolution*. V. 5. Article 77. P. 1–7.
- 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., Shustack D.P., 2008. Consumer resource matching in urbanizing landscapes: are synanthropic species over-matching? // *Ecology*. V. 89. № 2. P. 515–521.
- 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.
- Rosenfield R.N., Madden K.K., Bielefeldt J., Curtis O.E., 2019. Cooper's Hawk (*Accipiter cooperii*), version 3.0 // *The Birds of North America Online*.
- Runge J.P., Runge M.C., Nichols J.D., 2006. The role of local populations within a landscape context: defining and classifying sources and sinks // *American Naturalist*. V. 167. № 6. P. 925–938.
- Rutkowski R., Rejt Ł., Tereba A., Gryczyńska-Sięmiątkowska A., Janic B., 2010. Population genetic structure of the European kestrel *Falco tinnunculus* in Central Poland // *European Journal of Wildlife Research*. V. 56. № 3. P. 297–305.
- 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., 2008. The establishment of an urban bird population // *Journal of Animal Ecology*. V. 77. № 5. P. 1008–1019.
- 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.
- Salvati L., Manganaro A., Fattorini S., Piatella E., 1999. Population features of Kestrels *Falco tinnunculus* in ur-

- ban, suburban and rural areas in Central Italy // *Acta Ornithologica*. V. 34. № 1. P. 53–58.
- Samoilov B.L., Morozova G.V., Galushin V.M., Voronina T.V., 1995. Raptor population in Moscow // Bird Monitoring for Conservation. International Conference and 13th Meeting of the European Bird Census Council. Abstracts. Bird Numbers 1995. 25–30 September 1995. Parnu, Estonia. P. 43.
- Scott D.M., Berg M.J., Tolhurst B.A., Chauvenet A.L.M., Smith G.C. et al., 2014. Changes in the distribution of Red Foxes (*Vulpes vulpes*) in urban areas in Great Britain: findings and limitations of a media-driven nationwide survey // *PLoS ONE*. V. 9. № 6. P. e99059.
- 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., Hammer T., Bókonyi 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Sol D., Duncan R.P., Blackburn T.M., Cassey P., Lefebvre L., 2005. Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. V. 102. № 15. P. 5460–5465.
- Sol D., Lapedra O., González-Lagos C., 2013. Behavioural adjustments for a life in the city // *Animal Behaviour*. V. 85. № 5. P. 1101–1112.
- Sol D., González-Lagos C., Lapedra O., Díaz M., 2017. Why are exotic birds so successful in urbanized environments? // E. Murgui, M. Hedblom (eds). *Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments*. Cham, Switzerland: Springer. P. 75–89.
- Solaro C., 2018. Costs and benefits of urban living in raptors // J.H. Sarasola, J.M. Grande, J.J. Negro (eds). *Birds of Prey: Biology and Conservation in the XXI Century*. Cham, Switzerland: Springer. P. 177–196.
- Solonen T., 2001. Breeding of the Great Tit and Blue Tit in urban and rural habitats in southern Finland // *Ornis Fennica*. V. 78. № 2. P. 49–60.
- Solonen T., 2008. Larger broods in the Northern Goshawk *Accipiter gentilis* near urban areas in southern Finland // *Ornis Fennica*. V. 85. № 4. P. 118–125.
- 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.
- Soulsbury C.D., Baker P.J., Iossa G., Harris S., 2010. Red foxes (*Vulpes vulpes*) // S.D. Gehrt, S.P.D. Riley, B.L. Cypher (eds). *Urban Carnivores: Ecology, Conflict, and Conservation*. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press. P. 63–75.
- Stankowich T., Blumstein B.T., 2005. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment // *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. V. 272. № 1581. P. 2627–2634.
- Stephan B., 1999. Die Amsel. Hohenwarsleben, Westarp Wissenschaften: Neue Brehm-Bücherei Band 95. 258 s.
- Stillfried M., Fickel J., Börner K., Wittstadt U., Heddergott M. et al., 2017. Do cities represent sources, sinks or isolated islands for urban wild boar population structure? // *Journal of Applied Ecology*. V. 54. № 1. P. 272–281.
- Stout W.E., Rosenfield R.N., 2010. Colonization, growth, and density of a pioneer Cooper's hawk population in a large metropolitan environment // *Journal of Raptor Research*. V. 44. № 4. P. 255–267.
- Stout W.E., Rosenfield R.N., Holton W.G., Bielefeldt J., 2007. Nesting biology of urban Cooper's Hawks in Milwaukee, Wisconsin // *Journal of Wildlife Management*. V. 71. № 2. P. 366–375.
- Stout W.E., Temple S.A., Papp J.M., 2006. Landscape correlates of reproductive success for an urban–suburban Red-tailed Hawk population // *Journal of Wildlife Management*. V. 70. № 4. P. 989–997.
- 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. No. 45. Berkeley: University of California Press. P. 49–70.
- Streby H.M., Peterson S.M., Andersen D.E., 2016. Survival and habitat use of fledgling Golden-winged Warblers in the western Great Lakes region // H.M. Streby, D.E. Andersen, D.A. Buehler (eds). *Golden-winged Warbler ecology, conservation, and habitat management*. Studies in Avian Biology. № 49. Boca Raton: CRC Press. P. 127–140.
- 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., Nemeth E., Tebb G., Krenn H.W., Gamauf A., 2014. Hard times in the city – attractive nest sites but insufficient food supply lead to low reproduction rates in a bird of prey // *Frontiers in Zoology* 11: 48. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-11-48>
- Sumasgutner P., Schulze C.H., Krenn H.W., Gamauf A., 2014a. 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.
- Suri J., Sumasgutner P., Hellard E., Koelag A., Amar A., 2017. Stability in prey abundance may buffer Black Sparrowhawks from health impacts of urbanisation // *Ibis*. V. 159. № 1. P. 38–54.
- Surov A.V., Poplavskaya N.S., Bogomolov P.L., Kropotkina M.V., Tovpinetz N.N. et al., 2016. Synurbanization of the Com-

- mon hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) // Russian Journal of Biological Invasions. V. 7. № 1. P. 69–76.
- Svihart R.K., Picone P.M., DeNicola A.J., Cornicelli L., 1995. Ecology of urban and suburban White-tailed Deer // J.B. McAninch (ed.). Urban deer: a manageable resource? Proceedings of a Symposium held at the 55th Midwest Fish and Wildlife Conference, St. Louis, Missouri, December 12–14, 1993. P. 35–44.
- Šálek M., Drahníková L., Tkadlec E., 2015. Changes in home range sizes and population densities of carnivore species along the natural to urban habitat gradient // Mammal Review. V. 45. № 1. P. 1–14.
- Šťastný 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.
- Tatner P., 1982. Factors influencing the distribution of Magpies *Pica pica* in an urban environment // Bird Study. V. 29. № 3. P. 227–234.
- The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance, 1997. E.J.M. Hagemeyer, M.J. Blair (eds). London: T & A D Poyser. 903 p.
- Thienemann A., 1939. Grundzüge einer allgemeinen Ökologie // Archiv Hydrobiologie. B. 35. H. 2. S. 267–285.
- Thompson F.R. III, 2007. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America // Ibis. V. 149. Suppl. 2. P. 98–109.
- Thornton M., Todd I., Roos S., 2017. Breeding success and productivity of urban and rural Eurasian sparrowhawks *Accipiter nisus* in Scotland // Ecoscience. V. 24. № 3–4. P. 115–126.
- Tomiałojć L., 1976. The urban population of Woodpigeon *Columba palumbus* Linnaeus, 1758, in Europe – its origin, increase and distribution // Acta Zoologica Cracoviensia. V. 21. № 18. P. 585–631.
- Tomiałojć L., 1980. The impact of predation on urban and rural Woodpigeon [*Columba palumbus* (L.)] populations // Polish Ecological Studies. V. 5. № 4. P. 141–220.
- Tomiałojć L., 1982. Synurbanization of birds and the prey-predator relations // M. Luniak, B. Pisarski (eds). Animals in Urban Environment. Wrocław: Zakład Narodowy im. Ossolińskich–Wydawnictwo. P. 131–139.
- Tomiałojć L., 1985. Urbanization as a test of adaptive potentials in birds // V.D. Ilyichev, V.M. Gavrilov (eds). Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici, Moscow, August 16–24, 1982. Vol. 2. Moscow: Nauka. P. 608–614.
- Tomiałojć L., 1993. Breeding ecology of the Blackbird *Turdus merula* studied in the primaeval forest of Białowieża (Poland). Part 1. Breeding numbers, distribution and nest sites // Acta Ornithologica. V. 27. № 2. P. 131–157.
- Tomiałojć 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.
- Tomiałojć L., 1998. Breeding bird densities in some urban versus non-urban habitats: the Dijon case // Acta Ornithologica. V. 33. № 3–4. P. 159–171.
- 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.
- Tomiałojć L., Profus P., 1977. Comparative analysis of breeding bird communities in two parks of Wrocław and in an adjacent Querco-Carpinetum forest // Acta Ornithologica. V. 16. № 4. P. 117–177.
- Tomiałojć L., Stawarczyk T., 2003. Awifauna Polski. Rozmieszczenie, Liczebność i Zmiany. Wrocław: PTPP “pro Natura”. 870 s.
- Tomiałojć L., Wesołowski T., Walankiewicz W., 1984. Breeding bird communities of primaeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) // Acta Ornithologica. V. 20. № 3. P. 241–310.
- 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.
- van Balen J.H., 1980. Population fluctuations of the Great Tits and feeding conditions in winter // Ardea. V. 68. № 1–4. P. 143–164.
- van Horne B., 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality // Journal of Wildlife Management. V. 47. № 4. P. 893–901.
- Vincze E., Seress G., Lagisz M., Nakagawa S., Dingemanse N.J. et al., 2017. Does urbanization affect predation of bird nests? A meta-analysis // Frontiers in Ecology and Evolution. V. 5. Article number 29. P. 1–12. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00029>
- Vuorisalo T., Andersson H., Hugg T., Lahtinen R., Laaksonen H. et al., 2003. Urban development from an avian perspective: causes of hooded crow (*Corvus corone cornix*) urbanisation in two Finnish cities // Landscape and Urban Planning. V. 62. № 2. P. 69–87.
- Wandeler P., Funk S.M., Largiadèr C.R., Gloor S., Breitenmoser U., 2003. The city-fox phenomenon: genetic consequences of a recent colonization of urban habitat // Molecular Ecology. V. 12. № 3. P. 647–656.
- 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>
- Wendland V., 1980. Der Waldkauz (*Strix aluco*) im bebauten Stadtgebiet von Berlin (West) // Beiträge zur Vogelkunde. B. 26. H. 3/4. S. 157–171.
- Wesołowski T., 2007. Primeval conditions – what can we learn from them? // Ibis. V. 149. Suppl. 2. P. 64–77.
- Wesołowski T., Tomiałojć L., 2005. Nest sites, nest depredation, and productivity of avian broods in a primeval temperate forest: do the generalisations hold? // Journal of Avian Biology. V. 36. № 5. P. 361–367.
- Węgrzynowicz A., 2017. Breeding parameter changes in two syntopic urban Sparrow species with contrasting population trends // Ornis Fennica. V. 94. № 3. P. 113–124.
- Wiens J.A., 1989. The Ecology of Bird Communities. Vol. 1. Foundations and Patterns. Cambridge: Cambridge University Press. 539 p.
- Wiens J.A., 1989a. The Ecology of Bird Communities. Vol. 2. Processes and Variations. Cambridge: Cambridge University Press. 316 p.

- 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.
- Ziege M., Babitsch D., Brix M., Kriesten S., Straskraba S. et al., 2016. Extended diurnal activity patterns of European rabbits along a rural-to-urban gradient // Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde. V. 81. № 5. P. 534–541.
- Ziege M., Brix M., Schulze M., Seidemann A., Straskraba S. et al., 2015. From multifamily residences to studio apartments: shifts in burrow structures of European rabbits along a rural-to-urban gradient // Journal of Zoology. V. 295. № 4. P. 286–293.

THE ROLE OF PREDATORS IN SHAPING URBAN BIRD POPULATIONS. 1. WHO SUCCEEDS IN URBAN LANDSCAPES?

N. S. Morozov*

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

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

To date, urbanization resulted in the development of peculiar, often extremely dense, urban populations in some wild bird and mammal species. However, until the beginning of the 20th century, the number of species with such populations was very small. Some of the few fully synanthropic and the very few of partially synanthropic species were the only ones to achieve high breeding densities in urban areas at the time. But later during the same century urban populations began to develop in an increasing number of species which formerly inhabited rural or natural areas and seemed to avoid urban landscapes at least in the breeding season. The roles of different types of species interactions in this process known currently as synurbization are still poorly understood. The present review is composed of four papers and it aims at summarizing information regarding the role of predators in the emergence of peculiar bird populations in urban environments. The first paper provides introductory information on the terminology used, it categorizes species based on their relationship to urbanization, and it points at some sources of uncertainty concerning criteria a species should meet to be considered synurbic. Then it mentions some of the attempts in the literature at identifying species' traits that can provide their success in colonizing urban landscapes. At last, ecological mechanisms by which extra-high breeding densities could be achieved in synurbic bird species are discussed. Among birds and mammals, morphologically and ecologically very different species from distant taxa occupying different positions in food webs succeed in urban environments. In particular, a number of predatory birds and mammals have formed synurbic populations, especially so in the last 4–5 decades. Some of them, especially specialist bird predators among birds of prey, show high breeding performance in urban/urbanizing landscapes. However, it does not mean that predation pressure on prey species has increased in cities. High densities in fully synanthropic species in cities can probably be accounted for by the availability of anthropogenic resources, combined with a competitive release in species-poor built-up patches that they prefer to inhabit. In contrast, with regard to the majority of synurbic species this explanation is inconclusive. The highest local breeding densities in synurbic populations are usually recorded in human-made, semi-natural, or natural green spaces in urban landscapes, e.g. in preserved forest fragments. Such urban green areas not infrequently support high species diversity and densities of breeding birds including many potential competitors. So there is no reason to believe that a competitive release could play an important role in the rise of synurbic birds inside these areas. Moreover, at a local scale not infrequently some congeners and ecologically similar bird species became synurbic during the same or widely overlapping periods of time. It remains unclear why the increase of their breeding densities in urban green spaces was not limited at lower levels by the same factors, especially species interactions, that seem to operate in similar habitats in more natural landscapes. A number of experts believe that, at least initially, comparatively low predation pressure in cities was one of the major factors which provided the “excess” population growth in avian prey. However, this point of view is controversial.

Keywords: birds, urbanization, synurbization, synurbic species, species interactions, predation pressure, predation paradox, ecological release