ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 12, с. 1328–1353

УДК 598.279(4/5)

РОЛЬ ХИЩНИКОВ В ФОРМИРОВАНИИ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ПТИЦ. 2. ПОНИЖЕН ИЛИ ПОВЫШЕН ПРЕССИНГ ХИЩНИКОВ В УРБОЛАНДШАФТАХ?

© 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.

Рассмотрены противоположные точки зрения на степень и результаты прессинга хищников в городах по сравнению с природными/сельскими ландшафтами. Согласно одной из этих точек зрения он ослаблен из-за отсутствия некоторых ключевых аборигенных видов хищников и обедненности их видового состава, согласно другой – повышен вследствие высокой численности синантропных и домашних хищных животных. В первое представление “хорошо вписывается” также отсутствие в современных городах некоторых форм интенсивного преследования со стороны самого человека, например охоты, хотя оно не может рассматриваться как основной привлекающий фактор для всех видов-урбанистов, поскольку большинство из них не преследуется и вне городов. Показано, что содержащиеся в мировой литературе сведения о репродуктивных потерях, обусловленных хищничеством, а это преимущественно данные о разоряемости гнезд, весьма противоречивы, в пользу каждой из гипотез свидетельствует немало работ. Разные группы жертв, например дуплогнездники и открыто гнездящиеся виды, в разной степени уязвимы перед теми или иными разорителями гнезд, поэтому в одном и том же городе потери могут быть понижены у одних видов и повышены у других. У одного вида в разные периоды времени или у разных видов-жертв единовременно могут протекать процессы, соответствующие обеим точкам зрения. Судить о правильности мнений применительно к прессингу, оказываемому хищниками на взрослых особей, пока не представляется возможным из-за острой нехватки фактических данных. Вопрос о косвенных и опосредованных эффектах присутствия хищников также ждет своих исследователей.

Ключевые слова: городская экология, урбанизация, синурбизация, синурбисты, межвидовые взаимодействия, отношения “хищник–жертва”, гнездовое хищничество, преследование людьми, экологическое высвобождение, гипотеза о безопасном местообитании, экологическая ловушка

DOI: 10.31857/S0044513421120072

Цель данной серии сообщений – проанализировать представления о роли хищников в возникновении и существовании специфических, зачастую отличающихся повышенными плотностями популяций птиц в урбанизированных ландшафтах. До начала прошлого века число видов-урбанистов среди птиц и млекопитающих оставалось незначительным. Однако со второй трети 20-го столетия городские популяции стали довольно быстро – в течение нескольких десятилетий – возникать у видов (внутри или/и за пределами их исконных ареалов), которые прежде не выказывали предпочтения урбанизированным территориям или избегали их, во всяком случае – в периоды размножения. Синэкологические аспекты этого явления, названного синурбизацией, в частности специфика отношений “хищник–жертва” в городских условиях, изучены явно недостаточно.

Первое сообщение было посвящено краткому рассмотрению категорий урбанистов, критериев синурбизации, состава видов-урбанистов и предполагаемых экологических механизмов формирования у них, особенно у синурбистов, сверхвысоких локальных плотностей гнездования (Морозов, 2021). Анализ мировой литературы показывает, что в освоении городских ландшафтов достигли успеха представители многих отрядов и семейств, очень разные “жизненные формы” птиц и млекопитающих, виды с разными уровнями высшей нервной деятельности, социальной организацией и т.п. В частности, синурбистами становится все большее число видов хищников.

Было обосновано, что 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 посреди сплошной застройки, а на природных и озелененных городских территориях, которые характеризуются внушительным набором видов, так что нет оснований объснять их успех конкурентным высвобождением. Гипотеза увеличения плотности населения "в кредит" за счет дополнительных кормов и ослабления пресса хищничества в урболандшафтах (Shochat, 2004), предсказывающая снижение "качества", в том числе внутривидовой конкурентоспособности и участия в размножении, большинства особей в переуплотненных городских популяциях, также не выглядит правдоподобной применительно к большинству урбанистов. Остается непонятным, почему появлению и длительному (со)существованию в период размножения сверхплотных поселений синурбистов, в том числе потенциальных конкурентов, не препятствуют те ценотические факторы, которые в природных ландшафтах удерживают плотность населения этих же видов на более низких уровнях.

Очевидно, в конкретной географической точке обеспеченность кормами, безопасность и наличие подходящих субстратов для размещения гнезд/нор и вождения выводков – главные условия привлекательности той или иной, в принципе пригодной для обитания вида, местности. Отсутствие или значительное снижение риска любого преследования, особенно если последнее часто завершается гибелью преследуемого животного или снижением его репродуктивного потенциала, делает местность особенно привлекательной для видов-жертв, и наоборот. Неудивительно, что многие специалисты считают ослабление прессинга хищников, а для некоторых видов и ослабление преследования со стороны человека (охоты, истребления "вредителей", бесцельного разорения гнезд и т.п.) едва ли не основной причиной, по которой локальные плотности гнездования целого ряда видов-жертв в биотопах городов выше, чем в их природных аналогах. Однако, как будет показано ниже, оснований не соглашаться с мнением об уменьшении в урболандшафтах популяционных потерь из-за хищничества также предостаточно.

Задача данного сообщения – обсудить альтернативные гипотезы об ослаблении и усилении прессинга хищников в урболандшафтах и оценить степень их обоснованности фактическими данными. Оно начинается с небольшого раздела, посвященного преследованию животных человеком. Этот прессинг допустимо, пусть с оговорками, рассматривать как своеобразную форму отношений "хищник–жертва". Вопрос о том, как развиваются события в случаях, когда синурбизация у некоторых ключевых видов хищников началась раньше, чем у большинства видов-жертв, или одновременно с ними, будет рассмотрен в следующем сообщении на примере отдельных российских городов (Морозов, 2022).

ПРЕСЛЕДОВАНИЕ ЧЕЛОВЕКОМ

Городские ландшафты успешно заселяют, в том числе, и те животные, которые традиционно являются объектами охоты или преследуются по иным мотивам. Примерами могут служить многие виды гусеобразных (Авилова и др., 2007; Avilova, 2009), голубеобразных (Смолин, 1958; Tomiałojć, 1976, 1980, 1999, 2017; Лыков, 2009; Fuller et al., 2009), врановых (Tatner, 1982; Knight et al., 1987; Kenney, Knight, 1992; Константинов, 2002; Vuorisalo et al., 2003; Ляхов, 2012; Резанов А.А., Резанов А.Г., 2017; Jokimäki et al., 2017) и хищных птиц (Galushin, 1971; Samoilov et al., 1995; Chace, Walsh, 2006; Rutz, 2008; Seress, Liker, 2015; Bildstein, Therrien, 2018; Kettel et al., 2018 Solaro, 2018 и др.). Вряд ли их урбанизация происходила бы столь быстро, как это нередко наблюдается в последние десятилетия (Tomiałojć, 2017), если бы в современных городах велись интенсивная охота, масштабный отлов для содержания в неволе или попытки размножения этих птиц слишком часто оказывались неудачными по вине людей. То же самое можно сказать о формировании в городах (часто – на территориях зоопарков) колоний цапель (Daalder, 1996; The Breeding Birds ..., 2002; Tomiałojć, Stawarczyk, 2003; Birds in European Cities, 2005; Морозов, Решетников, 2007; Roshnath, Sinu, 2017; Остапенко, 2018; Roshnath et al., 2019). Надо думать, не меньшую роль сыграли отсутствие/умеренность преследования в успешном освоении европейских, североамериканских, австралийских и японских городов/пригородов некоторыми хищными и парнокопытными млекопитающими. Иллюстрацией служат обыкновенная (*Vulpes vulpes*) и серая (*Urocyon cinereoargenteus*) лисицы, европейский барсук (*Meles meles*), енотполоскун (*Procyon lotor*), койот (*Canis latrans*), рыжая рысь (*Lynx rufus*), белохвостый олень (*Odocoileus virginianus*) и др. (Swihart et al., 1995; Gehrt, 2004; Adams et al., 2005; Ditchkoff et al., 2006; Urban carnivores ..., 2010; Gehrt et al., 2011; Bateman, Fleming, 2012; Scott et al., 2014; Šálek et al., 2015; Walter et al., 2018 и др.).

Яркий пример негативного воздействия человека на успешность размножения птиц – массовые сбор яиц и разорение гнезд, которые широко практиковались в отношении отдельных групп или многих видов в некоторых странах, в частности, в некоторых областях России и в Финляндии

до середины или второй половины 20-го века (Благосклонов, 1949; Кисленко, 1989; Vuorisalo et al., 2003; Ляхов, 2012). В отечественной литературе высказывалось мнение, согласно которому коммерческий, массовый отлов певчих птиц для клеточного содержания являлся одним из факторов, сдерживавших освоение городов некоторыми видами, такими как большая синица (*Parus major*) (Паровщиков, 1941; Благосклонов, 1950; Климик, Строков, 1960). Например, в 50-километровой зоне вокруг Москвы такой отлов был официально запрещен, наряду с продажей местных видов, лишь в конце 1950-х гг., на территории самой столицы – раньше (до 1950 г.). Однако на протяжении ряда последующих десятилетий эти запреты, конечно, постоянно нарушались. К этому можно добавить бесцельное разорение гнезд, отстрел из рогаток и т.п. (Кротов, 1941; Благосклонов, 1949; Королькова, 1977 и др.).

Вместе с тем, вполне вероятно, что охота и другие формы преследования человеком в загородных ландшафтах, в сочетании с отсутствием преследования внутри городов, при определенных обстоятельствах могут даже способствовать процессу формирования городских группировок (см. Галушин, 1982; Knight et al., 1987; Chace, Walsh, 2006; Rutz, 2008; Preininger et al., 2019). Многие мигрирующие виды птиц, в том числе те из них, которые практически не преследуются человеком в областях гнездования, например в Северной Евразии, ежегодно в значительных количествах добываются на путях миграций и в районах зимовок. Как известно, до сих пор даже мелкие воробьиные птицы являются объектом интенсивного, зачастую нелегального промысла в ряде стран Южной Европы, Северной Африки и Азии (McCulloch et al., 1992; Паевский и др., 2004; Назаренко, 2008; Kamp et al., 2015). Резонно предположить, что особи таких видов, проводящие в этот опасный период больше времени в городах, останавливающиеся во время миграций и зимующие в них, рискуют меньше остальных. Данное обстоятельство может способствовать заселению ими урболандшафтов и в областях гнездования.

Однако в любом случае при освоении городов диким животным приходится преодолевать неофобию, в частности страх перед человеком как хищником (Божко, 1971; Благосклонов, 1981; Галушин, 1982; Резанов, 2006; Ditchkoff et al., 2006; Møller, 2008, 2010, 2010a, 2012; Гришанов, 2011; Carrete, Tella, 2011; Carrete et al., 2016; Stillfried et al., 2017a; Solaro, 2018). Возможно, именно этим обстоятельством объясняется сравнительно позднее освоение городов активно преследуемыми видами птиц (объектами охоты и т.п.), а также преобладание у птиц среди самых первых урбанистов некрупных видов воробьиных и “всеядных падальщиков”, отношение к которым людей во многих странах издавна было безразличным или позитивным (см. Galushin, 1971; Tomiałojć, 1985; Bildstein, Therrien, 2018). В некоторых случаях, наряду с отсутствием преследования, ключевую роль в преодолении неофобии сыграли преднамеренная (ре)интродукция и непреднамеренные выпуски в городе (Tomiałojć, 2017), иногда с последующей подкормкой и установкой искусственных гнездовий, как это происходило с гусеобразными птицами, в частности, на водоемах Москвы в прошлом веке (Калецкий, 1960; Авилова и др., 2007). Все же у многих видов животных, например у хищных и всеядных млекопитающих средних и крупных размеров, обитающих в населенных пунктах или рядом с ними, даже после привыкания к соседству с людьми страх перед ними и объектами их жизнедеятельности существенно влияет на кормовое поведение и ценотическую роль (Ditchkoff et al., 2006; Gehrt et al., 2011; Smith J.A. et al., 2015; Stillfried et al., 2017a и др.).

Антропотолерантность (части) особей представляется одним из исходных условий успешного продвижения процесса освоения видом городской среды (Божко, 1971; Гришанов, 2011). Страх перед людьми, который на практике обычно оценивают как расстояние, на которое животное подпускает человека, в некоторых исследованиях – автомобиль, перед тем, как отбежать или взлететь (flight initiation distance, FID), у птиц в городах в среднем ниже и варьирует в более узком диапазоне, чем в сельских/природных ландшафтах (Møller, 2008, 2010, 2010a; Carrete, Tella, 2011, 2017; Díaz et al., 2013; Møller et al., 2015; Rebolo-Ifrán et al. 2015; Samia et al., 2015; Roshnath, Sinu, 2017; Solaro, 2018 и др., но см. Valcarcel, Fernández-Juricic, 2009). Тот факт, что эта особенность присуща недавно образовавшимся городским популяциям, вероятнее всего, объясняется наличием значительной межфенотипической изменчивости поведения или/и его трансформацией, привыканием на протяжении жизни, у отдельных особей из природных популяций. Формирование таких раличий между городскими и природными группировками может происходить как за счет фенотипической пластичности, так и в результате микроэволюции, т.е. направленного изменения генных частот, причем первая способна ускорять собственно микроэволюционные процессы. Потенциальная возможность быстрой – до нескольких десятилетий и даже нескольких поколений – эволюции некоторых параметров физиологии, морфологии, годового цикла и поведения птиц подтверждается результатами лабораторных экспериментов и полевых исследований (Berthold et al., 1992; Yeh, 2004; Pulido, 2006; Badyaev et al., 2008; Atwell et al., 2012; Mueller et al., 2013; Johnson, Munshi-South, 2017; Бурский, 2020).

Даже хищные и врановые птицы, которые во многих странах до недавнего времени подвергались значительному преследованию, уже через

несколько десятилетий после начала освоения города демонстрируют повышенную “храбрость” по отношению к человеку (Knight et al., 1987; Kenney, Knight, 1992; Воробьев, 1998; Boal, Mannan, 1999; Матус, 2003; Vuorisalo et al., 2003; Papp, 2011; Kunca, Yosef, 2016 и др.). Иногда она проявляется в усилении агрессии вблизи гнезд. В новых условиях их поведение возле гнезд отличается от типичного поведения особей, обитающих вне города, где риск попасть под выстрел в любое время года или навлечь опасность на потомство, по всей вероятности, выше. Так, контактные нападения, с нанесением ударов ногами и клювом, некоторых особей серой вороны (*Corvus cornix*) на людей, оказавшихся вблизи гнезд с птенцами или слетков, характерны именно для урболандшафтов (Константинов, 2001, 2002; Vuorisalo et al., 2003; Москвичев и др., 2011 и др.). Другим примером могут служить городские и негородские пары номинативного подвида тетеревятника (*Accipiter gentilis*). Имеются сообщения из разных европейских городов, с одной стороны, об атаках взрослыми птицами (как правило – без “прямого контакта”) подобравшегося к их гнезду человека (Матус, 2003), а с другой стороны, о необычно спокойной их реакции на людей, оказавшихся вблизи гнездовых деревьев и на самих гнездах при кольцевании птенцов (Rutz et al., 2006). Обе эти особенности контрастируют с поведением тетеревятников в природных ландшафтах.

Для хищных и других птиц, способных жестко оборонять свои гнезда, снижение в городе пугливости перед людьми, толерантность к их присутствию представляется, помимо прочего, важнейшим условием противостояния другим хищникам-урбанистам, особенно разорителям гнезд, если таковые имеются. Например, имеются основания предполагать, что гнезда тетеревятника, часто и надолго оставляемые взрослыми птицами без защиты из-за беспокойства человеком, сильнее страдают от нападений таких разорителей, как серая ворона, чем гнезда толерантных к человеку пар (Калякин, 2011).

Уменьшение FID в городах может происходить в результате (Carrete, Tella, 2011, 2017; Rebolo-Ifrán et al. 2015; Carrete et al., 2016; Tomiałojć, 2017; Solaro, 2018): (1) инициации заселения городских биотопов в первую очередь наименее пугливыми (от рождения или, в некоторых случаях, вследствие их предшествующего содержания в неволе, см.: Tomiałojć, 2017) особями из природных популяций, а в дальнейшем сохранения этой особенности поведения у городских птиц и ее копирования новыми иммигрантами из природных популяций; (2) постепенного, на протяжении одного или нескольких поколений, ослабления пугливости (привыкания к присутствию людей, транспорта и др.) особей вследствие их первоначального обитания в исходных ландшафтах/биотопах рядом с населенными пунктами и другими зонами антропогенной трансформации; (3) обоих процессов.

Есть основания считать, что внутри- и межпопуляционная изменчивость FID в значительной мере контролируется генетически. Так, на примере городской и загородной группировок кроличьего сыча (*Athene cunicularia*) в Аргентине показано, что величина FID, которая в городе в среднем гораздо меньше (особи, сидящие на присадах вблизи своих гнездовых нор, подпускают человека ближе, чем их загородные сородичи), мало изменяется на протяжении жизни отдельных взрослых особей и имеет высокий коэффициент наследуемости (Carrete, Tella, 2009, 2013; Carrete et al. 2016). Примечательно, что вблизи гнезд птицы этих двух популяций в среднем поразному реагируют на человека и на “настоящих” хищников (Cavalli et al., 2016; Carrete, Tella, 2017). В городе человек воспринимается как меньшая опасность, чем человек в сопровождении собаки. Вне города, завидев приближающихся человека и собаку, сычи взлетают на большем расстоянии и ведут себя менее агрессивно, чем в городе. При этом, судя по величинам FID, негородские сычи воспринимают человека и собаку как сопоставимые угрозы (Cavalli et al. 2016).

Более того, городские кроличьи сычи, несмотря на повышенную толерантность к человеку, в среднем оперативнее загородных сородичей реагировали на муляжи аборигенных хищников, сапсана (*Falco peregrinus*) и парагвайской лисицы (*Pseudalopex gymnocercus*), выставленные в порядке эксперимента в 1 м от входов в их гнездовые норы (Carrete, Tella, 2017). Налицо нарастание дифференциации реакций на человека (ослабление) и на “природных” хищников (ускорение) в городской популяции по сравнению с загородной. Помимо прочего, это означает, что FID-расстояние, на которое птицы подпускают человека, не следует использовать в качестве прямого показателя реагирования на хищников “вообще”, особенно при изучении городских популяций, как нередко делается. Кроме того, у городских сычей, в отличие от загородных, выявлена некоторая положительная связь между скоростью подлета к непривычной добыче, а именно к живой белой мыши в садке́, установленном в 1 м от входа в гнездовую нору, и скоростью реагирования на муляжи сапсана и лисицы. Не исключено, что меньшая неофобия городских особей при добывании корма или/и более благоприятная кормовая обстановка в городе оставляют больше времени для контроля за безопасностью гнезд.

Из-за (возобновления) интенсивного преследования, особенно если оно сочетается с другими негативными воздействиями, городские популяции некоторых видов позвоночных могут сильно

сокращаться в численности. Так, в прошлом веке многочисленные популяции сизого голубя (*Columba livia*) в Москве и Ленинграде катастрофически уменьшались, вплоть до почти полного исчезновения, в годы Гражданской и Великой Отечественной войн (Смолин, 1958; Мальчевский, Пукинский, 1983). По всей видимости, эти спады были вызваны не только ухудшением кормовых условий для птиц, но и резким возрастанием объемов добычи голубей людьми для употребления в пищу.

С другой стороны, последствия умеренного преследования человеком отдельных видов птиц и млекопитающих в городах, если таковое имеет место, не следует переоценивать, особенно когда истребительные мероприятия проводятся на поздних стадиях образования городских популяций. Например, попытки таким способом снизить численность обыкновенных лисиц в Лондоне, которые предпринимались вплоть до начала 1980-х гг., не давали ощутимого результата (Harris, Baker, 2001). Не похоже, что кабаны (*Sus scrofa*) стремятся покинуть освоенный ими Берлин, несмотря на ежегодные регламентированные отстрелы в городе и его окрестностях большого числа этих зверей (Stillfried et al., 2017, 2017a). Факты свидетельствуют о том, что истребление даже значительной части особей не способно подорвать не только уже сложившиеся, но и, в некоторых случаях, едва начавшие формироваться городские группировки. Как показал анализ истории освоения городов Хельсинки и Турку серой вороной, интенсивное преследование горожанами (отстрелы, разорение гнезд и т.п.) было, по всей видимости, главным фактором, который на протяжении нескольких десятилетий сдерживал синурбизацию вида, но не смог пресечь ее полностью. В итоге в 1960–1970-е гг. начался рост численности, предположительно обусловленный ослаблением этих “гонений” (Vuorisalo et al., 2003).

Отсутствие преследования человеком хорошо вписывается в систему представлений о городах как об “островах безопасности” (в смысле пониженного, в целом, прессинга хищников), обсуждаемую в следующем разделе. Вместе с тем ослабление преследования не может рассматриваться как основной привлекающий в города фактор для всех видов-урбанистов ввиду того, что многие из них на протяжении всего года практически не преследуются и за пределами городов. Среди синурбистов действительно немало видов, которые вне городов служат объектами охоты или истребляются по иным причинам, но много и тех, кто не подвергается и в обозримом прошлом вряд ли подвергался значительному прессингу подобного рода.

ОСЛАБЛЕН ЛИ ПРЕССИНГ ХИЩНИКОВ В ГОРОДАХ?

Разброс мнений сводится к двум гипотезам (Tomiałojć, 1982; Gering, Blair, 1999; Shochat, 2004; Ryder et al., 2010; Rodewald et al. 2011; Stracey, 2011; Fischer et al., 2012; Stracey, Robinson, 2012, 2012a; Seress, Liker, 2015; Vincze et al., 2017; Eötvös et al., 2018), которые на первый взгляд кажутся альтернативными.

Города как “острова безопасности”

Согласно этой гипотезе (safe zones/habitat hypothesis или predatory relaxation), в городах видовой состав аборигенных видов хищников, как разорителей гнезд, так и тех, что охотятся на взрослых птиц, как правило, в той или иной мере обеднен, причем отсутствуют или малочисленны (некоторые) ключевые виды хищников. “Домашние”, в том числе бродячие хищные животные – кошка (*Felis catus*) и собака (*Canis familiaris*) – уступают основным аборигенным видам хищников в силе и эффективности давления на популяции большинства видов-жертв. В некоторых городах такое положение дел существовало многие десятилетия, если не века, вплоть до второй трети или середины 20-го столетия (Tomiałojć, 1982). Благодаря ему городские популяции видов-жертв, на протяжении многих поколений, вероятно, отличались повышенными успешностью гнездования, продуктивностью размножения (числом выращенных молодых, приходящихся в среднем на одну самку за год) и выживаемостью взрослых особей. В результате там, где позволял запас экологической емкости городских биотопов, у ряда видов формировалась сверхвысокая плотность населения (Беляев, 1937; Tomiałojć, Profus, 1977; Tomiałojć, 1980, 1982, 1994, 1998, 1999; Gering, Blair, 1999; Kosiński, 2001; Luniak, 2004; Ibáñez-Álamo, Soler, 2010; Fischer et al., 2012; Stracey, Robinson, 2012; Rebolo-Ifrán et al., 2015, 2017 и др.). В пользу гипотезы косвенно свидетельствуют, хотя и не являются ее доказательством, работы, подтверждающие (1) обедненность видового состава и/или пониженную плотность населения основных видов хищников в городах; (2) снижение прессинга хищников в городах, в том числе в случаях их высокого видового богатства и количественного изобилия: необычно низкие/пониженные по сравнению с негородскими ландшафтами удельные потери из-за хищников или снижение таких потерь с нарастанием степени урбанизированности территории. Владышевский (1975) высказал не столь однозначное предположение, согласно которому в населенных пунктах изъятие хищниками взрослых особей видов-жертв значительно уменьшается, а яиц и птенцов, из-за их уязвимости перед многочисленными не-

специализированными хищниками, напротив, возрастает.

Обедненность видового состава и/или пониженная плотность населения основных видов хищников. Действительно, в европейских городах по сравнению с природными ландшафтами либо отсутствуют/малочисленны, либо были таковыми вплоть до второй половины прошлого или начала текущего веков, когда и у них самих начали возникать городские группировки, многие виды куньих, сонь, соколообразных, врановых (Tomiałojć, 1980, 1982, 1994, 1998, 1999, 2011). Из них важными хищниками/разорителями гнезд для тех или иных групп птиц можно считать, например, лесную куницу (*Martes martes*), лесную соню (*Dryomys nitedula*), тетеревятника, перепелятника (*Accipiter nisus*), сойку (*Garrulus glandarius*).

В целом ряде областей Земного шара одной из главных групп разорителей птичьих гнезд являются змеи (Weatherhead, Blouin-Demers, 2004; DeGregorio et al., 2014, 2016; Lin et al., 2015 и др.). Примером могут служить многие регионы Северной Америки, в которых змеи, в первую очередь серый лазающий полоз (*Elaphe obsoleta*), играют большую, местами ведущую роль как хищники-разорители (Thompson, 2007; Reidy et al., 2008; Reidy, Thompson, 2012; DeGregorio et al., 2014, 2016). Даже кое-где в европейской части России среди животных, хищничающих на низко расположенных гнездах мелких видов птиц, одну из первых позиций может занимать обыкновенная гадюка (*Vipera berus*) (Samsonov et al., 2018; Самсонов и др., 2020). Жертвами нападения некоторых видов змей становятся не только яйца и птенцы, но и сидящие на гнездах взрослые птицы (Reidy et al., 2009), а также слетки (Anders et al., 1997; Streby et al., 2016 и др.). Обычно в городской застройке змеи либо отсутствуют, либо немногочисленны и представлены главным образом мелкими видами, не представляющими угрозы для птиц (Fischer et al., 2012). Впрочем, серому лазающему полозу удается занимать ведущие позиции среди разорителей птичьих гнезд и в некоторых урболандшафтах (Reidy et al., 2008).

Успешность гнездования многих видов воробьиных птиц могут значительно снижать не только хищники, но и облигатные гнездовые паразиты – представители кукушковых (Cuculidae, Cuculiformes) и коровьи трупиалы (род *Molothrus*, Icteridae, Passeriformes). Иногда ущерб, наносимый гнездовыми паразитами, сопоставим с ущербом от деятельности хищников, несмотря на различия в функциях их поведения. Откладывая свои яйца в гнезда других видов, самки коровьих трупиалов зачастую, как бы в обмен, выбрасывают из гнезда или повреждают на месте, а самки кукушек иногда и поедают одно или несколько яиц хозяев. Характер действий зависит, в том числе, от вида паразита. Сверх того, некоторые гнезда потенциальных воспитателей разоряются гнездовыми паразитами полностью, точнее все их содержимое – яйца или птенцы – уничтожается, что побуждает потерпевших гнездиться повторно (Arcese et al., 1996; Нумеров, 2003; Guppy et al., 2017). Самки блестящего коровьего трупиала (*M. bonariensis*), обитающего в Южной Америке и заселившего также Вест-Индию и южную часть Флориды, часто прокалывают клювом яйца в гнездах птиц вне связи с собственной овуляцией (Friedmann, 1963; Nakamura, Cruz, 2000; Astie, Reboreda, 2009 и др.). Есть указания, что иногда таким “вредительством” занимаются и самцы этого вида (Friedmann, 1963).

Скорее всего, “хищническое” поведение облигатных гнездовых паразитов многофункционально, но относительная значимость разных функций варьирует между видами. Потомство в некоторых гнездах уничтожается полностью, вероятно, для того чтобы вызывать появление у видов-хозяев повторных свежих кладок, в которые гнездовые паразиты могли бы своевременно – на стадии откладки – подкладывать свои яйца (farming behavior). Кроме того, функцией этого поведения может быть “наказание” тех пар потенциальных воспитателей, которые отвергают, например, выбрасывают из гнезда, яйца или птенцов гнездового паразита. Иными словами, такое поведение могло сформироваться и как поведенческая контрадаптация, делающая рискованным, невыгодным для видов-воспитателей уничтожение подкладываемых яиц (mafia behavior) (Arcese et al., 1996; Hoover, Robinson, 2007). Однако у кукушек, во всяком случае у обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*), поедание яиц и птенцов видов-воспитателей приобрело и дополнительную, трофическую, функцию (Нумеров, 2003).

В Северной Америке основным гнездовым паразитом является буроголовый коровий трупиал (*Molothrus ater*), в ее южной части паразитируют также красноглазый (*M. aeneus*) и недавно вселившийся блестящий коровьи трупиалы (Carter, 1986; Donovan et al., 1995; Robinson et al., 1995; Arcese et al., 1996; Smith J.N.M. et al., 2002; Нумеров, 2003; Phillips et al., 2005; Hoover, Robinson, 2007; Thompson, 2007; Rodewald, Kearns, 2011; Rodewald et al., 2011; Reidy, Thompson, 2012; DeGregorio et al., 2016 и др.). Первый вид изучен лучше других (Martin, 1992; Ecology ..., 2000; Нумеров, 2003 и др.). Фрагментация лесов в прошлом веке весьма способствовала общему росту численности, более чем на порядок, и расширению ареала буроголового коровьего трупиала. Благодаря ей список его основных хозяев пополнился лесными видами, преимущественно – тропическими мигрантами, оказавшимися не готовыми, в плане поведения и экологии, к подобному ходу

событий (Brittingham, Temple, 1983; Donovan et al., 1995; Robinson et al., 1995; Ecology ..., 2000; Newton, 2004; Rodewald, Shustack, 2008a).

В пригородах, например, на участках расположения отдельных строений среди лесной растительности и на небольших природных территориях, окруженных застройкой, виды-хозяева могут нести большие репродуктивные потери из-за деятельности буроголового коровьего трупиала (Smith J.N.M. et al., 2002; Phillips et al., 2005; Rodewald, Shustack, 2008a; Chamberlain et al., 2009; Rodewald, Kearns, 2011; Rodewald et al., 2011). Однако собственно в городах буроголовые коровьи трупиалы паразитируют и, соответственно, разоряют гнезда птиц, судя по всему, не так часто (Emlen, 1974; Middleton, 1977; Buxton, Benson, 2015), хотя используют некоторые городские биотопы в период размножения для кормежки и ночевок (Chace, Walsh, 2006).

В целом избегает городов и большинство видов кукушек, в частности обыкновенная кукушка. Впрочем, уже известны случаи довольно широкого заселения ею отдельных городов, например природных территорий и садово-огородных участков в Калининграде, где основным видом-воспитателем является серая славка (*Sylvia communis*) (Лыков, Гришанов, 2018). В последние годы наметилось освоение не только обыкновенной, но и глухой (*Cuculus optatus*) кукушками Екатеринбурга (Мещерягина, Галишева, 2020). Первая лидирует в этом процессе, предположительно, благодаря внушительной численности в городе одного из ее воспитателей – зяблика (*Fringilla coelebs*). Проникновение глухой кукушки, вероятно, сдерживается немногочисленностью в Екатеринбурге ее видов-воспитателей, в частности, теньковки (*Phylloscopus collybita*) и зеленой пеночки (*Ph. trochiloides*).

Ослабление прессинга хищников. Сведений о снижении в урболандшафтах потерь, обусловленных деятельностью хищников, в литературе немало, но почти все они характеризуют потери в период гнездования, в основном – гибель потомства в гнездах: успешность гнездования жертв, разорение хищниками гнезд (Tomiałojć, 1980, 1982, 1994, 1998, 1999; Gehlbach, 1996; Gering, Blair, 1999; Kosiński, 2001; Куранов, 2009, 2009a; Ibáñez-Álamo, Soler, 2010; Ryder et al., 2010; Fischer et al., 2012; Buxton, Benson, 2015; Lin et al., 2015; Minias, 2016; Rebolo-Ifrán et al., 2017; Eötvös et al., 2018; Roshnath et al., 2019 и др.).

Очевидно, что повышенная смертность молодняка в первое время после вылета из гнезда может свести на нет результаты высокой продуктивности (успеха и нескольких циклов) гнездования, а пониженная – наоборот, отчасти компенсировать гнездовые потери. Исследований в городах/пригородах пока слишком мало для обобщений (Whittaker, Marzluff, 2009; Ausprey, Rodewald, 2011; Balogh et al., 2011; Shipley et al., 2013; Cox et al., 2014; Bartos Smith et al., 2016), но ясно, что (более) урбанизированные/граничащие с застройкой участки могут быть местами пониженного пресса хищничества в одних случаях/для одних видов (Ausprey, Rodewald, 2011) и повышенного в/для других (Shipley et al., 2013; Bartos Smith et al., 2016). Так, сравнительное исследование в столичной зоне Колумбуса (штат Огайо, северо-восточная часть США) на красном кардинале (*Cardinalis cardinalis*), которого можно назвать синурбистом, и на восточном эмпидонаксе (*Empidonax virescens*), являющемся урбофобом, не выявило увеличения смертности слетков в приречных лиственных лесах по мере нарастания степени урбанизированности территории в радиусе 1 км. Более того, у кардинала в первые три дня после вылета, когда смертность максимальна, она была ниже на “более урбанизированных” участках (Ausprey, Rodewald, 2011). При этом у эмпидонакса плотность и продуктивность гнездования, а в некоторые годы и “выживаемость” гнезд были гораздо выше на участках с незначительной относительной площадью застройки (Bakermans, Rodewald, 2006; Rodewald, Shustack, 2008a).

Оценок смертности “взрослых” особей, в том числе первогодков после обретения ими самостоятельности, в популяциях птиц, гнездящихся в городах/пригородах, в литературе не так уж мало (например, Hõrak, Lebreton, 1998; Lieske et al., 2000; Rodewald, Shustack, 2008, 2008a; Chamberlain et al., 2009; Balogh et al., 2011; Fischer et al., 2012; Stracey, Robinson, 2012; Evans et al., 2015; Rebolo-Ifrán et al., 2015; Minias, 2016; Bartos Smith et al., 2016), для небольшого числа видов птиц проведены сравнения оценок годовой выживаемости между городскими и не городскими ландшафтами (например, Chamberlain et al., 2009). Однако вклад хищничества в эти общие потери, как правило, остается неизвестным (Fischer et al., 2012; Seress, Liker, 2015). В некоторых случаях имеются веские основания считать его большим. Так, в Аргентине выживаемость взрослых особей кроличьего сыча в городе оказалась в два раза выше, чем за городом. По мнению авторов этого многолетнего исследования, различия объясняются гораздо более высоким прессингом хищников в сельской местности. Наблюдения за индивидуально маркированными сычами показали, что обмен взрослыми особями между городской и загородной гнездящимися популяциями практически отсутствует (Rebolo-Ifrán et al., 2015). Однако у многих других, особенно у мигрирующих видов птиц, первогодки и особи старших возрастов из городских популяций проводят значительную часть года – в периоды дисперсии, миграций, зимовки – вне урболандшафтов. Это осложняет оценку даже общей смертности, по всем причи-

нам, не говоря уже о дифференцировании хищничества, отдельно за те периоды, которые были проведены ими собственно в городах.

В Испании для степной пустельги (*Falco naumanni*) были получены сравнительные оценки вклада хищничества в потери потомства и взрослых особей в гнездовых колониях (Tella et al., 1996). Правда, исследованные городские колонии находились в одной, и сельские – в другой части страны, в 700 км друг от друга, так что различия могли объясняться и региональными факторами. Гибель и потомства, и взрослых соколов из-за хищников наблюдалась в городе значительно реже, чем в сельской местности, где она к тому же абсолютно лидировала среди предполагаемых причин потерь. Однако в городе фиксировалось больше смертей взрослых птиц, обусловленных, прямо или косвенно, человеческой деятельностью, в том числе и отстрелом. Среди предполагаемых причин отхода птенцов абсолютно преобладала смерть от голода, не наблюдавшаяся в сельских колониях. В городе она случалась часто – очевидно, из-за недостаточного количества приносимого корма, за которым родителям приходилось летать на большие расстояния. В итоге количество птенцов незадолго до вылета в городских выводках было достоверно ниже, чем в сельских.

Некоторые специалисты полагают, что снижение средней дистанции вспугивания человеком FID в городах по сравнению с негородскими ландшафтами, свойственное многим видам (см. раздел “Преследование человеком”), свидетельствует не только о большей антропотолерантности, но и о пониженном риске нападения хищников вообще (Møller, 2008, 2010, 2012; Díaz et al., 2013; Møller, Tryjanowski, 2014 и др.). Это мнение и использование FID как индикатора риска нападения “настоящих” хищников вызывает определенный скепсис (Seress, Liker, 2015). Например, многолетние наблюдения в московской популяции рябинника (*Turdus pilaris*) (Морозов, Худяков, 2016 и др.) не оставляют никаких сомнений в том, что гнездящиеся особи этого дрозда не воспринимают незнакомых им людей как опасных хищников. Их антропотолерантность отнюдь не переносится на подлинных хищников, например на серую ворону. Однако в ответ на проверки исследователями содержимого гнезда у пары проявляется набор действий, в норме адресуемых настоящим разорителям: пикирование с обливанием пометом, ударами и т.п. При этом рябинники, несомненно, запоминают “обидчика” в лицо и при его последующих появлениях обороняют окрестности своего гнезда персонально от него, не распространяя, за некоторыми не всегда понятными исключениями, своего активного недовольства на других людей.

Города как экологические ловушки

Противоположная точка зрения заключается в том, что урболандшафты являются местами изобилия целого ряда хищников. В городах многочисленны некоторые как местные, так и чужеродные синантропные виды хищников (синантропы “широкого профиля” и синурбисты), а также кошки и собаки, та или иная часть которых ведет бродячий образ жизни. Места их высокой плотности или временных скоплений могут представлять собой, по сути, экологическую ловушку для видов-жертв (Groom, 1993; Russo, Young, 1997; Gering, Blair, 1999; Jokimäki et al., 2005; van Heezik et al., 2010; Fischer et al., 2012; Shipley et al., 2013; Bonnington et al., 2015; Seress, Liker, 2015; Bartos Smith et al., 2016; Vincze et al., 2017 и др.).

В урболандшафтах, помимо прочего, зачастую повышено количество чужеродных видов растений. Многие экзоты привлекательны для тех или иных видов птиц в качестве мест расположения гнезд (Stinson, Pejchar, 2018; Reynolds et al., 2019). Между тем некоторые чужеродные растения (или сообщества с их участием) в ряде случаев, например в какие-то периоды гнездового сезона, могут фактически становиться экологической ловушкой: размещенные на них гнезда почему-либо разоряются хищниками чаще других (Schmidt, Whelan, 1999; Remeš, 2003; Borgmann, Rodewald, 2004; Rodewald et al., 2010; Stinson, Pejchar, 2018; Reynolds et al., 2019 и др.).

При размножении в населенных пунктах и их окрестностях, многие виды птиц, в том числе открытогнездящиеся, регулярно используют при строительстве гнезд антропогенные материалы (Reynolds et al., 2019). Резонно предположить, что некоторые материалы, например вата, фрагменты изделий из белых и ярко окрашенных полимерных пленок, бумага и фольга, демаскируют открыто расположенные гнезда некрупных видов птиц, повышая вероятность их обнаружения и разорения хищниками.

Теоретически, если городской ландшафт или какие-то из его биотопов представляют собой экологическую ловушку, для поддержания внутри них “стоковых” локальных популяций (sink populations) видов-жертв требуется регулярный приток особей извне – из благополучных (частей) (цено)популяций с высокой продуктивностью размножения, служащих “источниками” (source populations). В пользу представления о городах как о зонах повышенного прессинга хищников свидетельствуют работы, подтверждающие (1) изобилие в них хищников; (2) усиление прессинга хищников в городах: повышенные по сравнению с негородскими ландшафтами удельные потери из-за хищников или увеличение таких потерь с нарастанием степени урбанизированности территории.

Изобилие хищников в городах. Десятки научных публикаций посвящены численности, распределению и хищничеству кошек в населенных пунктах (Barratt, 1998; Koenig et al., 2002; Мерзликин, 2003; Lepczyk et al., 2003; Baker et al., 2010; van Heezik et al., 2010; Balogh et al., 2011; Gehrt et al., 2013; Loss et al., 2013; Loyd et al., 2013; Shipley et al., 2013; Bartos Smith et al., 2016; Loss, Marra, 2017; Malpass et al., 2018 и др.). Особенно озабочены этими вопросами британские исследователи (Fitzgerald, 1988; Woods et al., 2003; Baker et al., 2008; Beckerman et al., 2007; Sims et al. 2008; Thomas et al., 2012, 2014; Bonnington et al., 2013; Aegerter et al. 2017 и др.). Действительно, в английских городах много домашних, имеющих хозяев, кошек, причем их плотность варьирует более чем на порядок: значения свыше 200 особей/км^2 – обычное дело, а максимальные могут превышать 2500 особей/км^2 (Baker et al., 2008; Sims et al., 2008; Thomas et al., 2012; Aegerter et al. 2017). Например, в прошлом десятилетии в Бристоле в Юго-Западной Англии на 10 модельных участках (один – площадью 4.2 км^2, остальные девять – по 1 км^2) были получены оценки от 229 до 523 особей/км^2 (Baker et al., 2008), в Рединге в 16 квадратах по 1 км^2 – от 230 до 1012 особей (Thomas et al., 2012). Из птиц жертвами этого хищника в британских городах особенно часто становятся домовый воробей (*Passer domesticus*), зарянка (*Erithacus rubecula*), лесная завирушка (*Prunella modularis*), лазоревка (*Parus caeruleus*), черный дрозд (*Turdus merula*) и ряд др. (Baker et al., 2008; Thomas et al., 2012 и др.). Сопоставление плотностей населения мелких птиц, кошек и числа их жертв позволяет предполагать, что в некоторых случаях кошки могут значительно снижать численность видов, преобладающих в их добыче (Baker et al., 2008; van Heezik et al., 2010; Thomas et al., 2012; Loss, Marra, 2017 и др.).

Помимо непосредственного уничтожения и травмирования птиц, само присутствие кошек может оказывать так называемые сублетальные и опосредованные летальные воздействия на популяции жертв (Beckerman et al., 2007; Bonnington et al., 2013). Как показали эксперименты с установкой на 15 мин чучел кошки, каролинской белки (*Sciurus carolinensis*) и дикого кролика (*Oryctolagus cuniculus*) на земле ~в 2 м от гнезд черного дрозда в Шеффилде в центральной части Англии, появление кошки сильно, по сравнению с белкой и тем более с кроликом, нервировало взрослых птиц и сопровождалось снижением частоты приносов корма. Последнее воздействие было настолько внушительным (более чем на треть на протяжении как минимум 1.5 ч после исчезновения чучела), что могло вызвать значительное замедление роста птенцов. Предъявление чучела белки сопровождалось гораздо более слабым, не всегда достоверным снижением частоты кормления. Запугивание чучелом кошки, кроме того, повышало вероятность разорения гнезда на протяжении ближайших 24 ч другими хищниками, предположительно, в первую очередь врановыми птицами, внимание которых могли привлекать тревожные позывки и оборонительные действия взрослых дроздов (Bonnington et al., 2013).

Информация, касающаяся воздействия собак на позвоночных животных, особенно на птиц, более скудна (Yanes, Suárez, 1996; Koenig et al., 2002; Banks, Bryant, 2007; Lenth et al. 2008; Baker et al., 2010; Young et al., 2011; Ritchie et al., 2014; Weston, Stankowich, 2014; Cavalli et al. 2016 и др.), чем аналогичные сведения о кошках. Вероятно, при определенных условиях домашние и бездомные собаки способны уничтожить немалое количество доступных им кладок, птенцов и слетков, а может быть и взрослых птиц некоторых видов (например, Taborsky, 1988; Yanes, Suárez, 1996), а также оказывать сублетальное и опосредованное летальное влияние на те виды, которые гнездятся и/или водят выводки на земле и низко над землей (Banks, Bryant, 2007; Lenth et al. 2008; Weston, Stankowich, 2014; Cavalli et al. 2016 и др.). Однако насколько часто подобные условия складываются в урболандшафтах, неизвестно. В городах некоторых стран количество собак, по меньшей мере, столь же велико, как и кошек. Например, в Великобритании максимальные оценки плотности домашних, имеющих владельцев собак также могут превышать 2500 особей/км^2 (Aegerter et al. 2017).

Как уже отмечалось выше, в ряде западноевропейских городов сформировались довольно плотные или сверхплотные “популяции” диких хищных млекопитающих: каменной куницы (*Martes foina*), обыкновенной лисицы и даже барсука, а в ряде североамериканских городов – полосатого скунса (*Mephitis mephitis*), енота-полоскуна, койота, обыкновенной лисицы, рыжей рыси и др. (Harris, Baker, 2001; Prange, Gehrt, 2004; Gehrt, 2004; Urban carnivores ..., 2010; Gehrt et al., 2011; Bateman, Fleming, 2012; Scott et al., 2014; Šálek et al., 2015; Walter et al., 2018 и др.). Некоторые из этих видов были интродуцированы на другие континенты и острова, например обыкновенная лисица – в Австралию (Marks, Bloomfield, 2006; Soulsbury et al., 2010), а енот-полоскун – в Японию (Ikeda et al., 2004), где они также освоили урболандшафты. Плотные городские популяции у диких хищных млекопитающих сформировались относительно недавно, большей частью – во 2-й половине прошлого века или уже в текущем столетии, хотя, например, первые недвусмысленные сообщения об обитании обыкновенной лисицы в крупных британских и австралийских городах появились в 1930-е гг. (Marks, Bloomfield, 2006; Soulsbury et al., 2010).

Максимальные значения локальной плотности населения, зафиксированные в городских популяциях, у рыжей рыси составляют 0.6–0.8 особей/км^2, у обыкновенной лисицы – 37, у койота – 3–3.5, у полосатого скунса – 36, у енота-полоскуна – 333 особи/км^2, у каменной куницы – 5–8 взрослых особей/км^2, у барсука – 32–33 взрослых особей/км^2 (Iossa et al., 2010; Gehrt et al., 2011; Šálek et al., 2015). Фоновые показатели (гораздо) ниже, но очевидно, что, например, пусть не сотни, а десятки енотов на квадратный километр (Riley et al., 1998; Smith, Engeman, 2002; Prange et al., 2003) – это все равно очень много, учитывая значимость данного вида как разорителя птичьих гнезд (Thompson, 2007; Hadidian et al., 2010; Rodewald, Kearns, 2011; DeGregorio et al., 2016).

Очень высоких локальных плотностей в городских биотопах достигают некоторые грызуны, среди которых есть и полные синантропы, например серая крыса (*Rattus norvegicus*), и (предполагаемые) синурбисты, например полевая мышь (*Apodemus agrarius*), каролинская, обыкновенная (*Sciurus vulgaris*) и черная (*S. niger*) белки. Почти все они в той или иной мере опасны для гнезд и слетков некрупных видов птиц, а некоторые виды белок (Королькова, 1977; Moller, 1983; Ковалев, Кривицкий, 1984; Захарова, Яковлева, 1999; Bayne, Hobson, 2002; Grégoire et al., 2003; Hewson, Fuller, 2003; Thompson, 2007; Weidinger, 2009; Rodewald, Kearns, 2011; DeGregorio et al., 2016 и др.) и крыс (Major, 1991; Tella et al., 1996; Matthews et al., 1999; Сметанин, 2007; Smith H.M. et al., 2016 и др.) можно причислить к нередким разорителям гнезд.

Из птиц частыми разорителями гнезд считаются многие виды врановых (Благосклонов, 1949; Кисленко, 1989; Andrén, 1992; Haskell et al., 2001; Thompson, 2007; Reidy et al., 2008; Курдюков, 2014; Madden et al., 2015; DeGregorio et al., 2016; Roshnath et al., 2019 и др.). В Северной Евразии примерами могут служить серая ворона (Благосклонов, 1949; Slagsvold, 1980; Москвитин, Блинов, 1981; Tomiałojć, 1982, 1999, 2011; Шутенко, 1983; Шурупов, 1984; Родимцев и др., 1989; Захарова, Яковлева, 1999; Нумеров, Бардин, 2013; Samsonov et al., 2018; Самсонов и др., 2020 и др.), сорока (*Pica pica*) (Благосклонов, 1949; Бондарев, Реуцкий, 1989; Леонович, 1989; Groom, 1993; Samsonov et al., 2018; Самсонов и др., 2020) и сойка (Ковалев, Кривицкий, 1984; Schaefer, 2004; Stevens et al., 2008; Weidinger, 2009), которые в последние десятилетия в отдельных областях или на большей части своего ареала достигают максимальной плотности именно в урболандшафтах. Однако значимое воздействие врановых птиц на успешность гнездования видов-жертв подтверждается далеко не во всех целенаправленных исследованиях, а влияние этих хищников на численность потенциальных жертв в подавляющем большинстве случаев не находит подтверждений (Madden et al., 2015).

Среди облигатных гнездовых паразитов, повреждающих часть яиц в кладках видов-хозяев, предпочтение антропогенным ландшафтам выказывает блестящий коровий трупиал, широко распространенный в Южной и Центральной Америке. Так, в Центральной Бразилии в 1980-е гг. он был наиболее обычен на сельскохозяйственных землях и, местами, посреди городского ландшафта, например, в центральной части столицы страны на территории университетского кампуса внутри нарушенного массива коренной тропической саванны серраду (Cavalcanti, Pimentel, 1988).

Урбанистов немало не только среди разорителей гнезд, но и среди охотников за взрослыми особями, в том числе – преимущественно орнитофагов. Яркие примеры – (реинтродуцированный) сапсан в Северной Америке и Западной Европе (Cade, Bird, 1990; Luniak, 1995; Cade et al., 1996; Drewitt, Dixon, 2008; Drewitt, 2014; Gahbauer et al., 2015; Kettel et al., 2018, 2019; Pagel et al., 2018), тетеревятник (Samoilov et al., 1995; Rutz et al., 2006, Rutz, 2008; Красная книга города Москвы, 2011) и перепелятник (McGrady, 1991; Šťastný et al., 2005; Bell et al., 2010; Красная книга города Москвы, 2011; Seress, Liker, 2015; Kunca, Yosef, 2016; Thornton et al., 2017 и др.) в Европе, ястреб Купера (*Accipiter cooperii*) (Boal, Mannan, 1998; Stout, Rosenfield, 2010; McCabe et al., 2018; Rosenfield et al., 2019 и др.) и дербник (*Falco columbarius richardsonii*) (Sodhi et al., 1992; James et al., 1998; Lieske et al., 2000) в Северной Америке, хохлатый ястреб (*Accipiter trivirgatus formosae*) на Тайване (Lin et al., 2015), черно-белый ястреб (*Accipiter melanoleucus*) в Южной Африке (Suri et al., 2017). На взрослых птиц разных видов, размерами до сизого голубя и крупнее, время от времени или систематически охотятся некоторые (Благосклонов, 1981; Рахилин, 2002; Нумеров, Бардин, 2013; Курдюков, 2014; Резанов А.А., Резанов А.Г., 2017 и др.), причем не только крупные, виды врановых. Например, такое поведение зафиксировано у сороки в лесопарках Мадрида в период гнездования (Fernández-Juricic et al., 2004). Очевидно, одни особи склонны к такому хищничеству больше, чем другие.

Мало того, у некоторых видов дневных хищных птиц и сов при обитании в урбанизированных ландшафтах наблюдаются “сдвиги” в сторону (еще большей) орнитофагии (Boal, 2018; Dykstra, 2018). Например, в Западной Палеарктике эта тенденция отмечена у обыкновенной пустельги (*Falco tinnunculus*) (Yalden, 1980; Piattella et al., 1999; Salvati et al., 1999; Rejt, 2001; Kübler et al., 2005; Šťastný et al., 2005; Charter et al., 2007; Riegert, Fuchs, 2011; Sumasgutner et al., 2013, 2014, 2014a

и др.) и серой неясыти (*Strix aluco*) (Bogucki, 1967; Glue, 1972; Wendland, 1980; Петриньш, 1986; Galeotti et al., 1991; Goszczyński et al., 1993; Zalewski, 1994; Grzędzicka et al., 2013; Gryz, Krauze-Gryz, 2019 и др.), в Северной Америке – у ястреба Купера (Estes, Mannan, 2003) и полосатой неясыти (*Strix varia*) (Bierregaard, 2018), в Европе и Новом Свете – у сипухи (*Tyto alba*) (Campbell et al., 1987; Salvati et al., 2002; Milchev et al., 2006; Teta et al., 2012). Примечательно, что такие "сдвиги" наблюдаются и у тех, кто предпочитает добывать мелких млекопитающих (обыкновенная пустельга, сипуха), и у хищников, известных большей пластичностью в предпочтениях разных групп животных (серая и полосатая неясыти), и у видов, считающихся, несмотря на пластичность, преимущественно орнитофагами (ястреб Купера).

Правда, в европейских городах увеличение общей доли птиц, вплоть до абсолютного их преобладания, в добыче некоторых (частичных) мышеедов – обыкновенной пустельги, серой неясыти, сипухи, иногда даже ушастой совы (*Asio otus*) – в большинстве случаев произошло преимущественно за счет домового воробья (Yalden, 1980; von Dathe, 1988; Goszczyński et al., 1993; Zalewski, 1994; Kübler et al., 2005; Milchev et al., 2006 и др.). В последние десятилетия в разных регионах Европы численность домового воробья в урболандшафтах существенно снизилась (De Laet, Summers-Smith, 2007; Shaw et al., 2008; Bell et al., 2010; De Coster et al., 2015 и др.), и уже имеются примеры изменения рационов городских хищников, вследствие уменьшения доли этого вида, в обратном направлении – увеличения значимости мелких млекопитающих (Milchev et al., 2006; Gryz, Krauze-Gryz, 2019).

Усиление прессинга хищников. Как и в случае альтернативной гипотезы (см. предыдущий раздел), повышенные, по сравнению с негородскими ландшафтами, или необычно высокие потери из-за хищников в городах подтверждаются результатами немалого числа исследований. Однако так же практически все эти работы посвящены гнездовым потерям (Groom, 1993; Sasvári et al., 1995; Russo, Young, 1997; Jokimäki, Huhta, 2000; Thorington, Bowman 2003; Jokimäki et al., 2005; Bakermans, Rodewald, 2006 и др.). Важное отличие заключается в том, что большая часть этих исследований – это не исследования разоряемости гнезд реальных видов, а эксперименты по установке искусственных гнезд с яйцами (Sasvári et al., 1995; Russo, Young, 1997; Jokimäki, Huhta, 2000; Thorington, Bowman 2003; Jokimäki et al., 2005; Vincze et al., 2017). Такие работы неоднократно критиковались за неадекватность получаемых с их помощью оценок, в том числе – сведений об относительной роли разных видов хищников (Matthews et al., 1999; Haskell et al., 2001; Weidinger, 2001; Faaborg, 2004; Thompson, Burhans, 2004 и др.). Кроме того, в большинстве из них искусственные гнезда размещали на земле или на небольшой высоте, т.е. пытались оценивать потери только у наземно- и низко гнездящихся видов.

Например, авторы одной из работ задействовали материалы собственного исследования в трех городских и двух пригородных лесных массивах Нью-Йорка и весьма разнородные в методическом плане литературные данные по негородским ландшафтам из Северной Америки и Европы. Они построили обобщенный график изменения средней суточной разоряемости размещенных на земле искусственных кладок вдоль условного градиента с четырьмя градациями территорий: городские (urban), пригородные (suburban), загородные (ex-urban) и сельские (rural) (Russo, Young, 1997). Если судить по нему, доля уничтожаемых за сутки искусственных гнезд максимальна (87%) в пригородных лесах (вблизи опушек – не дальше 100 м в глубь леса), несколько ниже (67%) – в городских лесах (вблизи опушек), в то время как "за городом" (не более 43%), особенно в сельской местности (от 1–2 до 28%), наземные гнезда разоряются в среднем гораздо медленнее, реже. Однако на это обобщение, несомненно, повлияло отсутствие, на момент построения графика, данных по городским и пригородным территориям из других мест. Как явствует из приведенных выше значений, в лесных массивах Нью-Йорка и его пригородов скорость уничтожения "кладок" была чрезвычайно высокой. Сами авторы отметили, что там иногда американские вороны (*Corvus brachyrhynchos*) начинали поедать куриные яйца, а белки – грецкие орехи, еще до того, как раскладывавший их прямо в лесную подстилку исследователь покидал пробную площадь.

Представление об урболандшафтах как об "островах безопасности", казалось бы, опровергается результатами сравнения разоряемости наземных искусственных гнезд – чашеобразных углублений в земле с одним перепелиным яйцом – в населенных пунктах разной величины и на загородных природных территориях в Финляндии, Италии и Испании (Jokimäki et al., 2005). Полевые материалы были собраны по единой схеме, а затем сравнивались в трех пространственных масштабах: в целом между разными странами, внутри страны (в населенных пунктах разной величины и на природных территориях) и на локальном уровне. Последний был представлен, в каждой стране, одним городом значительной величины, радиусом 2–5 км с 35–50 тысячами жителей, и его окрестностями. Разоряемость за двухнедельный период составила 29% в Италии, 51% в Финдяндии и 66% в Испании. Несмотря на различия в составе и численности потенциальных разорителей между странами и между разными ландшафтны-

ми выделами внутри стран, на региональном и локальном уровнях разоряемость в центральных частях и жилых кварталах городов оказалась, в зависимости от страны и масштаба, либо выше, либо приблизительной такой же, как в деревнях и/или на загородной природной территории.

Впрочем, имеются и работы на настоящих гнездах. Например, в 1988–1990 гг. доля успешных гнезд, из которых вылетело хотя бы по одному птенцу, у черного дрозда в трех парках Манчестера, где основным разорителем была признана сорока (плотность ее гнездования 2.5–4.9 пар/10 га), составляла всего лишь 2–8%, в целом менее 5%. Это очень низкий показатель, в том числе и по сравнению с другими урбанизированными территориями Великобритании (Groom, 1993). Низкой (10%), главным образом по вине хищников, оказалась успешность гнездования (относительное количество слетков) у черного дрозда и в одном из двух обследованных парков в г. Щецин в северо-западной части Польши во 2-й половине 1990-х–начале 2000-х гг. Этот парк расположен в периферической зоне города и входит в состав более обширной парковой территории, которая переходит в пригородный лес. Однако в другом парке, находящемся в центральной части города, успешность составила 33%. Состав врановых птиц в парках был сходным, но во втором не было серой неясыти и, в большинство лет, обыкновенной белки (Wysocki et al., 2004; Wysocki, 2005, 2005a).

В 2001–2002 гг. в столичной зоне Колумбуса в штате Огайо на северо-востоке США у восточного эмпидонакса (урбофоба) и еще у некоторых обычных видов птиц, населяющих подлесок, “выживаемость” гнезд и продуктивность гнездования были сильно понижены на урбанизированных участках приречных лесов, главным образом из-за хищничества. Фактически на участках с более чем 12% городского покрытия в радиусе 1 км все попытки размножения восточного эмпидонакса пресекались до стадии вылета птенцов из гнезд (Bakermans, Rodewald, 2006). Однако более продолжительное исследование (до 2006 г.) позволило заключить, что в целом суточная “выживаемость” гнезд данного вида не коррелировала со степенью урбанизированности территорий, окружающих тот или иной лес. Вместе с тем с увеличением последнего показателя продуктивность гнездования восточного эмпидонакса все же снижалась. Вероятно, отчасти это происходило из-за повышения частоты случаев паразитирования гнезд буроголовым коровьим трупиалом, а также из-за уменьшения числа повторных попыток размножения, предпринимавшихся отдельными парами эмпидонакса, по мере увеличения площади застройки вокруг леса (Rodewald, Shustack, 2008a).

Наконец, в конце 2000-х гг. там же было установлено, что смертность слетков из-за хищников у восточного эмпидонакса с возрастанием городского покрытия не увеличивалась (Ausprey, Rodewald, 2011). Как уже отмечалось в предыдущем разделе, обзор немногочисленных исследований смертности слетков, а также молодых особей до их ухода из района рождения (Whittaker, Marzluff, 2009; Ausprey, Rodewald, 2011; Balogh et al., 2011; Shipley et al., 2013; Bartos Smith et al., 2016) позволяет утверждать, что потери из-за хищников в этих возрастных группах возрастают вблизи застройки лишь в некоторых случаях. Пример – результаты изучения пятнистого тауи (*Pipilo maculatus*) в лесопарках площадью 24 га в северо-западной части штата Орегон (Shipley et al., 2013). Напротив, у красного кардинала в столичной зоне Колумбуса в первые три дня после вылета отмечено уменьшение смертности с увеличением доли городского покрытия в ландшафте (Ausprey, Rodewald, 2011). Ясно также, что потери молодняка из-за хищников могут довольно широко варьировать между разными территориями одного урбанизированного района или между разными зонами одной небольшой территории, например могут быть гораздо выше там, где особенно много кошек (Balogh et al., 2011; Shipley et al., 2013; Bartos Smith et al., 2016). Так, между тремя участками в пригородах Вашингтона на территории штата Мэриленд у кошачьего пересмешника (*Dumetella carolinensis*) были обнаружены более чем трехкратные различия в выживаемости молодых особей в период после их вылета из гнезда до ухода из района рождения спустя примерно девять недель (Balogh et al., 2011).

Какая гипотеза “ближе к истине”?

Репродуктивные потери. Как мы видим, сведения о репродуктивных, главным образом, гнездовых, потерях из-за хищников на урбанизированных территориях по сравнению с сельскими/природными ландшафтами выглядят весьма противоречивыми. Против каждой из двух гипотез и в ее пользу свидетельствует значительное число работ. Одни исследования подтверждают снижение разоряемости гнезд, повышение успешности/продуктивности гнездования на городских/пригородных территориях, другие – обратное, а в каких-то случаях (например, Haskell et al., 2001; Leston, Rodewald, 2006; Reidy et al., 2008, 2009a; Rodewald, Shustack, 2008; Stracey, 2011; Rodewald et al., 2013; Rodewald, Arcese, 2017) различия между менее и более урбанизированными участками местности практически отсутствовали, по крайней мере – в некоторые годы.

Исследований на воробьиных птицах, в которых не выявлено существенных различий в гнездовых потерях (не только из-за хищничества, а по

всем причинам) между городскими и негородскими ландшафтами, формально – большинство (Chamberlain et al., 2009). Однако Фисчер с соавторами (Fischer et al., 2012), согласившись с данным обстоятельством, обратили внимание на то, что приблизительно половина этих работ выполнена во фрагментах природных биотопов, находящихся посреди урболандшафтов. Если же ограничиться теми работами, в которых антропогенные преобразования затронули сами места исследований, свидетельств повышения выживаемости гнезд на более урбанизированных участках почти в два раза больше, чем случаев отсутствия различий.

Мета-анализ опубликованных данных подтвердил тенденцию к расхождению результатов исследований на настоящих и искусственных гнездах (Vincze et al., 2017), которая была заметна и до его проведения. Наблюдения за настоящими гнездами несколько чаще свидетельствуют о снижении, а эксперименты по размещению искусственных кладок – о повышении их разоряемости на (более) урбанизированных территориях.

Потери потомства у вида-жертвы в городских условиях по сравнению с природными местообитаниями могут варьировать весьма широко в зависимости от региона и конкретного места. Например, у черного дрозда в древесных насаждениях городов фиксировались как пониженные, так и повышенные, в том числе – исключительно высокие, потери по сравнению с загородными лесами. В предыдущем разделе уже упоминалась очень высокая разоряемость гнезд, наблюдавшаяся на протяжении ряда лет в парках Манчестера в Англии (доля успешных гнезд – 2–8%) (Groom, 1993) и одном из парков Щецина в Польше (успешность гнездования – 10%) (Wysocki et al., 2004; Wysocki, 2005, 2005a). В Андалузии на юге Испании, напротив, из-за деятельности хищников доля успешных гнезд у черного дрозда в 2007 г. в дубраве национального парка “Сьерра-Невада” составила лишь 17%, тогда как в апельсиновых рощах в сельской местности – 46%, а в г. Гранада – 53%, при сходной плотности гнездования вида в этих трех местах – от 22 до 29 пар/10 га. Кормовые условия для выращивания птенцов, наоборот, в городе были хуже, чем в апельсиновых рощах и в лесу (Ibáñez-Álamo, Soler, 2010).

Наконец, прессинг хищников может существенно различаться в одни и те же годы на разных урбанизированных территориях, расположенных недалеко друг от друга (Balogh et al., 2011; Bartos Smith et al., 2016). Более того, одно и то же место или (микро)биотоп урбанизированной территории могут быть сравнительно благоприятными для гнездования вида и одновременно – экологической ловушкой для его слетков (Shipley et al., 2013). Видимо, для некоторых видов не исключено и обратное (см. Bakermans, Rodewald, 2006; Ausprey, Rodewald, 2011). Очевидно, одну из ключевых ролей в возникновении подобных контрастов, равно как и различий между городами одного региона или разных географических областей, играют наличие определенных видов хищников, их численность и мотивация.

Например, кошки, хищничество которых местами оказывает значимое воздействие на динамику мета-популяций некоторых видов-жертв (van Heezik et al., 2010; Balogh et al., 2011; Shipley et al., 2013; Bartos Smith et al., 2016), вряд ли часто уничтожают гнезда, расположенные высоко на деревьях и кустарниках. Отчасти поэтому некоторые специалисты высказывали сомнения в том, что их прессинг в городах может компенсировать отсутствие или малочисленность основных аборигеннных хищников (Tomiałojć, Profus, 1977; Shochat, 2004). Однако кошки, во всяком случае, когда их много, могут разорять значительное количество низко расположенных гнезд, например ниже 4–5 м (Stevens et al., 2008; Stracey, 2011; Malpass et al., 2018), причем не только с птенцами, но и с кладками (Stracey, 2011). А главное – они добывают много слетков и достигших самостоятельности молодых птиц (Balogh et al., 2011; Shipley et al., 2013; Bartos Smith et al., 2016), а также взрослых особей (Woods et al., 2003; Lepczyk et al., 2003; Baker et al., 2008; van Heezik et al., 2010; Thomas et al., 2012; Loss et al., 2013 и др.), гибель или травмирование которых в период размножения приводят и к репродуктивным потерям. Кроме того, само присутствие кошек оказывает сублетальные и опосредованные летальные воздействия на репродуктивный успех некоторых видов птиц (Beckerman et al., 2007; Bonnington et al., 2013). По некоторым сведениям, в урболандшафтах городские домашние, имеющие хозяев, кошки предпочитают проводить больше времени на озеленных участках с неплотной застройкой, нежели в собственно городских “биотопах” (например, Thomas et al., 2014). Однако вместе с тем, они избегают внутренних частей крупных озелененных и природных территорий (см. Беляев, 1937; van Heezik et al., 2010; Shipley et al., 2013; Malpass et al., 2018).

Иногда при проведении целенаправленных исследований в конкретных местах/регионах выясняется, что виды, имеющие в целом репутацию значимых разорителей гнезд, в действительности не наносят там существенного урона популяциям потенциальных жертв. Например, на некоторых, в том числе урбанизированных, территориях влияние сороки на продуктивность размножения и/или численность мелких видов воробьиных птиц, несмотря на ее высокую плотность, оказалось незначительным (Witt, 1989; Gooch et al., 1991; Thomson et al., 1998; Chiron, Julliard, 2007;

Madden et al., 2015; но см. противоположные суждения: Леонович, 1989; Groom, 1993).

Поскольку разные виды и экологические группы в разной степени уязвимы перед теми или иными разорителями гнезд, например дуплогнездники и открыто гнездящиеся виды, репродуктивные потери из-за хищничества, по сравнению с загородными территориями, в одном и том же городе могут быть пониженными у одних видов, повышенными у других и одинаковыми у третьих. Так, по результатам исследований в Томске к первым видам относились обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus*), мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*), большая синица и садовая камышевка (*Acrocephalus dumetorum*), а ко вторым – сорока, потери которой в городе были выше, видимо, главным образом из-за хищничества серой вороны (Куранов, 2009, 2009а). На различия между городом и "контролем" в количестве вылетевших птенцов, приходящихся в среднем на одну попытку гнездования, помимо хищничества существенно влияли и иные составляющие, такие как средняя величина кладки, эмбриональная смертность, гибель части птенцов по иным причинам и др. Например, у садовой камышевки в городе "выигрыш", получаемый благодаря ослаблению прессинга хищников, в итоге почти уравновешивался гибелью гнезд в результате деятельности человека, а именно выкашивания и вытаптывания травостоя, а у большой синицы – из-за снижения среднего числа яиц в кладке. У горихвостки в городе, напротив, эффект от снижения потерь из-за хищничества усиливался за счет пониженной эмбриональной и частичной птенцовой смертности, а также увеличения среднего числа яиц в кладке.

Потери среди взрослых птиц. Судить о правильности двух гипотез применительно к прессингу, оказываемому хищниками на "взрослых" особей, в том числе на первогодков после их ухода с территории рождения, пока не представляется возможным из-за острой нехватки фактических данных. Примеры снижения таких потерь в городе по сравнению с сельской местностью – степная пустельга в Испании (Tella et al., 1996) и кроличий сыч в Аргентине (Rebolo-Ifrán et al., 2015).

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Итак, если исходить из имеющихся в литературе сведений, не так просто отдать предпочтение какой-либо из альтернативных гипотез, согласно одной из которых популяционные потери из-за хищников у птиц в городах должны быть понижены по сравнению с природными/сельскими ландшафтами, а согласно другой – повышены. Первая гипотеза логически обосновывается неоспоримым фактом отсутствия или низкой численности в городах некоторых ключевых аборигенных видов хищников, вторая – столь же неоспоримым фактом высокой численности синантропных и домашних хищных животных. Сведения о репродуктивных потерях, обусловленных хищничеством, а это большей частью оценки разоряемости настоящих или искусственных гнезд, весьма противоречивы. Разные группы видов-жертв в разной степени уязвимы перед теми или иными хищниками. Поэтому в одном и том же городе потери могут быть понижены у одних видов и повышены у других. Что касается прессинга, оказываемого хищниками на взрослых особей, судить о нем пока невозможно из-за крайнего дефицита адекватных данных.

Следует отметить, что сторонники представления о (первоначально) слабом прессинге хищников в городах, собственно говоря, никогда не отрицали того, что в урболандшафтах, например, одновременно в разных городах или в одном и том же городе в разные годы, могут протекать процессы, соответствующие обеим гипотезам. Вероятно, именно последним обстоятельством отчасти объясняется противоречивость результатов разных работ. Так, Томялойц (Tomiałojć, 1982, 1994, 1999, 2011, 2012, 2017) неоднократно подчеркивал, что одной из главных причин больших различий в плотностях и успешности размножения городских популяций видов-жертв может быть асинхронность процессов синурбизации хищников в разных городах. Например, в Западной и Центральной Европе многие сверхплотные городские популяции черного дрозда и вяхиря (*Columba palumbus*) возникали, а затем длительное время существовали в отсутствие ключевых хищников, особенно разорителей гнезд. И именно в такие периоды, а не "вообще", их репродуктивные потери были сравнительно невелики. По мере того как в некоторых городах эта "идиллия" заканчивалась из-за урбанизации сороки, вороны, а кое-где также каменной и лесной куниц, оттуда стали поступать сведения о больших гнездовых потерях, иногда бóльших, чем в природных биотопах. Аналогичные предположения высказывались и относительно хищничества на взрослых птицах (например, Bell et al., 2010).

Впрочем, как можно видеть на примере черного дрозда в г. Щецин в северо-западной части Польши (Wysocki, 2005, 2005а), высокие показатели локальных гнездовых потерь не всегда вызывают быстрое снижение плотности гнездования вида-жертвы. Это может объясняться разной ситуацией в разных местах/биотопах города (высокие потери, зафиксированные на одной или немногих модельных площадях, не обязательно повсеместны) или/и переходным характером ситуации – отставанием реакции на уровне локальных популяций (Tomiałojć, 2011). Как бы то ни было, в городских популяциях проявляется нор-

мальное стремление защититься от хищников, например, в условиях парков, понизить заметность гнезд, уменьшив их размеры и располагая в наиболее укромных местах в зависимости от состава пород деревьев, сроков появления и роста листвы, ярусной структуры, распределения подроста и т.п. (Wysocki, 2005a; Wysocki et al., 2015). Однако предпочтения при выборе мест расположения гнезд в итоге могут оказываться ошибочными и могут приводить не к сокращению, а к росту потерь (Wysocki et al., 2004; Wysocki, 2005a). У видов с бицикличным размножением, таких, как черный дрозд, может возрастать доля пар, откладывающих вторую кладку в успешное старое, построенное для первой кладки гнездо, уже "доказавшее" относительную безопасность своего местоположения (Wysocki, 2004). Пожалуй, в урболандшафтах мы зачастую сталкиваемся с более динамичными взаимоотношениями видов и менее предсказуемыми их последствиями, чем в природных ландшафтах. Томялойц заключил, что без учета истории развития событий в конкретном городе результаты кратковременных исследований вряд ли могут быть интерпретированы адекватно, особенно если при анализе они механически объединяются с аналогичными данными из других городов и регионов (Tomiałojć, 1994, 1998, 2012).

Выше обсуждались, главным образом, прямые потери у видов-жертв. Однако за последние три десятилетия появилось немало данных по разным макротаксонам животных о нелетальных эффектах присутствия хищников, обусловленных страхом перед ними, о большой значимости косвенных потерь из-за этого страха, особенно – репродуктивных потерь (Lima, 1998; Cresswell, 2008; Clinchy et al., 2013; Zanette et al., 2014 и др.). Выше упоминались две британские статьи, касающиеся непрямого влияния кошек на успешность гнездования птиц в городах (Beckerman et al., 2007; Bonnington et al., 2013). Еще раньше, в разделе "Преследование человеком", приводились работы, авторы которых увязывают снижение пугливости перед человеком в городских популяциях наземных позвоночных, по сравнению с загородными, с уменьшением риска нападения "подлинных" хищников в урболандшафтах (Møller, Ibáñez-Álamo, 2012; Díaz et al., 2013; Møller et al., 2015 и др.) или, гораздо реже, наоборот (Valcarcel, Fernández-Juricic, 2009). Однако в остальном большинство изысканий на тему "экология страха птиц перед хищниками" выполнено в природных ландшафтах, а не в городах. Вопрос о косвенных потерях из-за хищничества в городских поселениях птиц по сравнению с негородскими популяциями ждет своих исследователей.

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 также 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".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авилова К.В., Поповкина А.Б., Сметанин И.С., 2007. Роль Московского зоопарка в поддержании городской группировки гусеобразных птиц // Орнитологические исследования в зоопарках и питомниках. Вып. 2. М.: Московский зоопарк. С. 21–30.

Беляев М.М., 1937. 15-летние наблюдения над орнитофауной Сокольнической рощи // Природа. № 7. С. 110–112.

Благосклонов К.Н., 1949. Охрана и привлечение птиц полезных в сельском хозяйстве. М.: Учпедгиз. 224 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 Общества 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.

Бондарев Д.В., Реуцкий Н.Д., 1989. Сорока в дельте Волги // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах. Мат. II Всесоюз. совещания. Часть 3. Липецк: Липецкий гос. пед. ин-т. С. 9–11.

Бурский О.В., 2020. Смещение сроков гнездования птиц в Центральной Сибири в связи с потеплением климата: фенотипическая пластичность или генетический сдвиг? // Журнал общей биологии. Т. 81. № 3. С. 208–222.

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.

Галушин В.М., 1982. Адаптации хищных птиц к современным антропогенным воздействиям // Зоологический журнал. Т. 61. № 7. С. 1088–1096.

Гришанов Г.В., 2011. Дифференциация и классификация городских популяций птиц // Вестник Татарского государственного гуманитарно-педагогического университета. № 3 (25). С. 55–60.

Захарова Л.С., Яковлева М.В., 1999. Сезонная изменчивость величины кладки и успешности размножения рябинника *Turdus pilaris* в заповеднике "Кивач",

Карелия // Русский орнитологический журнал. Т. 8. Экспресс-выпуск 71. С. 3–8.

Калецкий А.А., 1960. Содержание птиц на водоемах Москвы // Орнитология. Вып. 3. С. 420–424.

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.

Кисленко Г.С., 1989. Воздействие врановых на певчих птиц в антропогенных ландшафтах Кубани // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах. Мат. II Всесоюзн. совещания. Ч. 3. Липецк: Липецкий гос. пед. ин-т. С. 63–65.

Климик Е.Б., Строков В.В., 1960. Опыт привлечения насекомоядных птиц в парки Москвы // Охрана природы и озеленение. Вып. 2. С. 102–108.

Ковалев В.А., Кривицкий И.А., 1984. Характер формирования урбанизированных популяций птиц в городах Центральной Украины // Птицы и урбанизированный ландшафт. Каунас. С. 70–71.

Константинов В.М., 2001. Закономерности формирования авифауны урбанизированных ландшафтов // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Казань: Изд-во “Магариф”. С. 449–461.

Константинов В.М., 2002. Врановые птицы как модель синантропизации и урбанизации // Экология врановых птиц в антропогенных ландшафтах. Саранск: Мордовский гос. пед. ин-т им. М.Е. Евсевьева. С. 9–12.

Королькова Г.Е., 1977. Некоторые особенности поведения животных в лесопарках г. Москвы // Управление поведением животных. М.: Наука. С. 148–149.

Красная книга города Москвы. 2-е издание, 2011 / Отв. ред. Самойлов Б.Л., Морозова Г.В. М.: Департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы. 928 с.

Кротов А., 1941. Фауна окрестностей Москвы (Птицы Останкина) // Природа и социалистическое хозяйство. Сб. 8. Ч. 2. С. 349–354.

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.

Курдюков А.Б., 2014. О случаях активного хищничества большеклювой вороны *Corvus macrorhynchos mandshuricus* и сороки *Pica pica jankowskii* в Южном Приморье // Русский орнитологический журнал. Т. 23. Экспресс-выпуск 992. С. 1257–1265.

Леонович В.В., 1989. Хищничество сорок в период размножения мелких воробьиных птиц // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах. Материалы II Всесоюз. совещания. Часть 3. Липецк: Липецкий гос. пед. ин-т. С. 73–75.

Лыков Е.Л., 2009. Биология гнездования вяхиря в условиях города (на примере Калининграда) // Беркут. Т. 18. № 1–2. С. 54–68.

Лыков Е.Л., Гришанов Г.В., 2018. Атлас гнездящихся птиц Калининграда. Калининград: Смартбукс. 320 с.

Ляхов А.Г., 2012. Врановые птицы Екатеринбурга // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Вып. 17. С. 98–110.

Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Т. 1. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. 480 с.

Матус А.А., 2003. Ястреб-тетеревятник в Киеве // Беркут. Т. 12. № 1–2. С. 66–69.

Мерзликин И.Р., 2003. Домашняя кошка как хищник в условиях среднего города // Животные в городе. Материалы Второй научно-практической конференции. М.: ИПЭЭ РАН, МСХА. С. 131–133.

Мещерягина С.Г., Галишева М.С., 2020. Системы “гнездовой паразит – хозяин” и “хищник – жертва” как основные регуляторы численности кукушек в условиях мегаполиса // Орнитологические исследования в странах Северной Евразии. Тезисы XV Международной орнитологической конференции Северной Евразии, посвященной памяти академика М.А. Мензбира (165-летию со дня рождения и 85-летию со дня смерти). Минск: Беларуская навука. С. 306–307.

Морозов Н.С., 2021. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 1. Кто преуспевает в освоении урболандшафтов? // Зоологический журнал. Т. 100. № 11. С. 1236—1261.

Морозов Н.С., 2022. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 3. Хищники в российских городах – препятствие для синурбизации видов-жертв? // Зоологический журнал. Т. 101. № 1.

Морозов Н.С., Решетников Ф.Ю., 2007. Прецедент возникновения колонии серой цапли *Ardea cinerea* в небольшом городе на юго-востоке Новгородской области // Русский орнитологический журнал. Т. 16. Экспресс-выпуск 369. С. 971–977.

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.

Москвитин С.С., Блинов В.Н., 1981. Взаимоотношения серой вороны и дрозда-рябинника на территории подтаежной зоны Западной Сибири // Экология и биоценотические связи перелетных птиц Западной Сибири. Новосибирск: Наука. С. 127–137.

Москвичев А.Н., Бородин О.В., Корепов М.В., Корольков М.А., 2011. Птицы города Ульяновска: видовой состав, распространение, лимитирующие факторы и меры охраны. Ульяновск: Изд-во “Корпорация технологий продвижения”. 280 с.

Назаренко А.А., 2008. Великое в малом: нетривиальная динамика популяции, ареала и направленность сезонных миграций у буробокой белоглазки в XIX–XX столетиях (о коллизии региональное разнообразие – хозяйственная деятельность) // Орнитология. Вып. 35. С. 31–47.

Нумеров А.Д., 2003. Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц. Воронеж: ФГУП ИПФ Воронеж. 517 с.

Нумеров А.Д., Бардин А.В., 2013. О хищническом поведении серой вороны *Corvus cornix* // Русский орнитологический журнал. Т. 22. Экспресс-выпуск 942. С. 3173–3181.

Остапенко В.А., 2018. Влияние зоопарков на процессы синантропизации у цапель // Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 января–4 февраля 2018 г.). Тезисы докладов. Тверь. С. 251–252.

Паевский В.А., Высоцкий В.Г., Шаповал А.П., 2004. Демографические параметры и размещение мигрирующих популяций дроздов, подверженных прессу охоты // Зоологический журнал. Т. 83. № 3. С. 342–354.

Паровщиков В., 1941. Очерк фауны Тимирязевской с.-х. академии // Природа и социалистическое хозяйство. Сб. 8. Ч. 2. М.: Издание ВООП. С. 304–310.

Петриньш А.Я., 1986. О зимнем гнездовании обыкновенной неясыти в городах Латвии // Орнитология. Вып. 21. С. 167.

Рахилин В.К., 2002. Хищническое поведение врановых птиц // Экология врановых птиц в антропогенных ландшафтах. Саранск: Мордовский гос. пед. ин-т им. М.Е. Евсевьева. С. 98–99.

Резанов А.А., 2006. Антропотолерантность как один из критериев синантропизации птиц // Орнитологические исследования в Северной Евразии. Тезисы XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Ставрополь, 31 января–5 февраля 2006 г.). Ставрополь: Изд-во Ставропольского Гос. ун-та. С. 431–433.

Резанов А.А., Резанов А.Г., 2017. Особенности поведения индийской домовой вороны (*Corvus splendens*) при наземной охоте // Экология врановых птиц в естественных и антропогенных ландшафтах Северной Евразии. Казань: ООО "Олитех". С. 185–188.

Родимцев А.С., Ваничева Л.К., Якушев Ю.А., Родимцев П.Г., 1989. Взаимоотношения серых ворон и сорок в период размножения // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах. Мат. II Всесоюз. совещания. Ч. 3. Липецк: Липецкий гос. пед. ин-т. С. 47–48.

Самсонов С.В., Грабовский А.В., Грудинская В.А., Макарова Т.В., Шитиков Д.А., 2020. Оценка влияния разорителей гнезд на успешность размножения луговых воробьиных // Орнитологические исследования в странах Северной Евразии. Тезисы XV Международной орнитологической конференции Северной Евразии, посвященной памяти академика М.А. Мензбира (165-летию со дня рождения и 85-летию со дня смерти). Минск: Беларуская навука. С. 412–413.

Сметанин И.С., 2007. О гнездовании речных крачек (*Sterna hirundo*) на прудах Московского зоопарка // Орнитологические исследования в зоопарках и питомниках. Вып. 2. М.: Московский зоопарк. С. 39–43.

Смолин П., 1958. Московские сизари // Голуби. Сборник статей. М.: Изд-во Министерства сельского хозяйства СССР. С. 23–29.

Шурупов И.И., 1984. Влияние серой вороны на успешность гнездования воробьиных птиц в Подмосковье // Экология, биоценотическое и хозяйственное значение врановых птиц. Материалы I совещания по экологии, биоценотическому и хозяйственному значению врановых птиц, 24–27 января 1984 г. М.: Наука. С. 164–167.

Шутенко Е.В., 1983. Серая ворона – *Corvus cornix* L. // Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Т. 2. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. С. 439–449.

Adams L.W., VanDruff L.W., Luniak M., 2005. Managing urban habitats and wildlife // C.E. Braun (ed.). Techniques for Wildlife Investigations and Management, 6th ed. Bethesda, MD: The Wildlife Society. P. 714–739.

Aegerter J., Fouracre D., Smith G.C., 2017. A first estimate of the structure and density of the populations of pet cats and dogs across Great Britain // PLoS ONE. V. 12. № 4. e0174709. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174709

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.

Andrén H., 1992. Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective // Ecology. V. 73. № 3. P. 794–804.

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.

Astie A.A., Reboreda J.C., 2009. Function of egg punctures by Shiny Cowbirds in parasitized and nonparasitized Creamy-bellied Thrush nests // Journal of Field Ornithology. V. 80. № 4. P. 336–343.

Atwell J.W., Cardoso G.C., Whittaker D.J., Campbell-Nelson S., Robertson K.W. et al., 2012. Boldness behavior and stress physiology in a novel urban environment suggest rapid correlated evolutionary adaptation // Behavioral Ecology. V. 23. № 5. P. 960–969.

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.

Avilova K.V., 2009. The urban waterfowl fauna of Moscow in comparison with some other European cities // Avocetta. V. 33. P. 1–8.

Badyaev A.V., Young R.L., Oh K.P., Addison C., 2008. Evolution on a local scale: developmental, functional, and genetic bases of divergence in bill form and associated changes in song structure between adjacent habitats // Evolution. V. 62. № 8. P. 1951–1964.

Baker P.J., Molony S.E., Stone E., Cuthill I.C., Harris S., 2008. Cats about town: is predation by free-ranging pet cats *Felis catus* likely to affect urban bird populations? // Ibis. V. 150. Suppl. 1. P. 86–99.

Baker P.J., Soulsbury C.D., Iossa G., Harris S., 2010. Domestic cat (*Felis catus*) and domestic dog (*Canis familiaris*) // S.D. Gehrt, S.P.D. Riley, B.L. Cypher (eds). Urban Carnivores: Ecology, Conflict, and Conservation. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press. P. 157–172.

Bakermans M.H., Rodewald A.D., 2006. Scale-dependent habitat use of Acadian Flycatcher (*Empidonax virescens*) in central Ohio // Auk. V. 123. № 2. P. 368–382.

Balogh A.L., Ryder T.B., Marra P.P., 2011. Population demography of Gray Catbirds in the suburban matrix:

sources, sinks and domestic cats // Journal of Ornithology. V. 152. № 3. P. 717–726.

Banks P.B., Bryant J.V., 2007. Four-legged friend or foe? Dog walking displaces native birds from natural areas // Biology Letters. V. 3. № 6. P. 611–613.

Barratt D.G., 1998. Predation by house cats, *Felis catus* (L.), in Canberra, Australia. II. Factors affecting the amount of prey caught and estimates of the impact on wildlife // Wildlife Research. V. 25. № 5. P. 475–487.

Bartos Smith S., McKay J.E., Richardson J.K., Shipley A.A., Murphy M.T., 2016. Demography of a ground nesting bird in an urban system: are populations self-sustaining? // Urban Ecosystems. V. 19. № 2. P. 577–598.

Bateman P.W., Fleming P.A., 2012. Big city life: carnivores in urban environments // Journal of Zoology. V. 287. № 1. P. 1–23.

Bayne E.M., Hobson K.A., 2002. Effects of Red Squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) removal on survival of artificial songbird nests in boreal forest fragments // American Midland Naturalist. V. 147. № 1. P. 72–79.

Beckerman A.P., Boots M., Gaston K.J., 2007. Urban bird declines and the fear of cats // Animal Conservation. V. 10. № 3. P. 320–325.

Bell C.P., Baker S.W., Parkes N.G., Brooke M.D.L., Chamberlain D.E., 2010. The role of the Eurasian Sparrowhawk (*Accipiter nisus*) in the decline of the House Sparrow (*Passer domesticus*) in Britain // Auk. V. 127. № 2. P. 411–420.

Berthold P., Helbig A.J., Mohr G., Querner U., 1992. Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species // Nature. V. 360. № 6405. P. 668–670.

Bierregaard R.O., 2018. Barred Owls: a nocturnal generalist thrives in wooded, suburban habitats // Boal C.W., Dykstra C.R. (eds). Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities. Washington: Island Press. P. 138–151.

Bildstein K.L., Therrien J.-F., 2018. Urban birds of prey: a lengthy history of human-raptor cohabitation // Boal C.W., Dykstra C.R. (eds). Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities. Washington: Island Press. P. 3–17.

Birds in European Cities, 2005 / J.G. Kelcey, G. Rheinwald (eds). St. Katharinen: Ginster Verlag. 450 p.

Boal C.W., 2018. Urban raptor communities: why some raptors and not others occupy urban environments // Boal C.W., Dykstra C.R. (eds). Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities. Washington: Island Press. P. 36–50.

Boal C.W., Mannan R.W., 1998. Nest-site selection by Cooper's Hawks in an urban environment // Journal of Wildlife Management. V. 62. № 3. P. 864–871.

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.

Bogucki Z., 1967. O pokarmie puszczyka (*Strix aluco* L.) gnieżdżącego się w śródmieściu Poznania // Przegląd Zoologiczny. T. 11. № 1. S. 71–74.

Bonnington C., Gaston K.J., Evans K.L., 2013. Fearing the feline: domestic cats reduce avian fecundity through trait-mediated indirect effects that increase nest predation by other species // Journal of Applied Ecology. V. 50. № 1. P. 15–24.

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.

Borgmann K.L., Rodewald A.D., 2004. Nest predation in urbanizing landscapes: the role of exotic shrubs // Ecological Applications. V. 14. № 6. P. 1757–1765.

Brittingham M.C., Temple S.A., 1983. Have cowbirds caused forest songbirds to decline? BioScience. V. 33. № 1. P. 31–35.

Buxton V.L., Benson T.J., 2015. Do natural areas in urban landscapes support successful reproduction by a group of conservation priority birds? // Animal Conservation. V. 18. № 5. P. 471–479.

Cade T.J., Bird D.M., 1990. Peregrine falcons, *Falco peregrinus*, nesting in an urban environment: a review // Canadian Field-Naturalist. V. 104. № 2. P. 209–218.

Cade T.J., Martell M., Redig P., Septon G., Tordoff H., 1996. Peregrine Falcons in urban North America // D. Bird, D. Varland, J.J. Negro (eds). Raptors in Human Landscapes: Adaptations to Built and Cultivated Environments. London: Academic Press. P. 3–13.

Campbell R.W., Manuwal D.A., Harestad A.S., 1987. Food habits of the Common Barn-Owl in British Columbia // Canadian Journal of Zoology. V. 65. № 3. P. 578–586.

Carrete M., Tella J.L., 2009. Individual consistency in flight initiation distances in burrowing owls: a new hypothesis on disturbance-induced habitat selection // Biological Letters. V. 6. № 2. P. 167–170.

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.

Carrete M., Tella J.L., 2013. High individual consistency in fear of humans throughout the adult lifespan of rural and urban burrowing owls // Scientific Reports. V. 3. Article number 3524.
https://doi.org/10.1038/srep03524

Carrete M., Tella J.L., 2017. Behavioral correlations associated with fear of humans differ between rural and urban Burrowing Owls // Frontiers in Ecology and Evolution. V. 5. Article 54. P. 1–9.

Carrete M., Martínez-Padilla J., Rodríguez-Martínez S., Rebolo-Ifrán N., Palma A. et al., 2016. Heritability of fear of humans in urban and rural populations of a bird species // Scientific Reports. V. 6. Article number 31060.
https://doi.org/10.1038/srep31060

Carter M.D., 1986. The parasitic behavior of the Bronzed Cowbird in South Texas // Condor. V. 88. № 1. P. 11–25.

Cavalcanti R.B., Pimentel T.M., 1988. Shiny Cowbird parasitism in Central Brazil // Condor. V. 90. № 1. P.40–43.

Cavalli M., Baladrón A.V., Isacch J.P., Biondi L.M., Bó M.S., 2016. Differential risk perception of rural and urban Burrowing Owls exposed to humans and dogs // Behavioural Processes. V. 124. P. 60–65.

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.

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.

Chiron F., Julliard R., 2007. Responses of songbirds to magpie reduction in an urban habitat // Journal of Wildlife Management. V. 71. № 8. P. 2624–2631.

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.

Cox W.A., Thompson F.R. III, Cox A.S., Faaborg J., 2014. Post-fledging survival in passerine birds and the value of post-fledging studies to conservation // Journal of Wildlife Management. V. 78. № 2. P. 183–193.

Cresswell W., 2008. Non-lethal effects of predation in birds // Ibis. V. 150. Suppl. 1. P. 3–17.

Daalder R., 1996. Blauwe reiger *Ardea cinerea* // M. Melchers, R. Daalder (eds). Sijsjes en Drijfsijsjes. De vogels van Amsterdam. Haarlem. P. 34–35.

De Coster G., De Laet J., Vangestel C., Adriaensen F., Lens L., 2015. Citizen science in action – evidence for long-term, region-wide House Sparrow declines in Flanders, Belgium // Landscape and Urban Planning. V. 134. P. 139–146.

De Laet J., Summers-Smith J.D., 2007. The status of the urban house sparrow *Passer domesticus* in north-western Europe: a review // Journal of Ornithology. V. 148. Suppl. 2. P. S275–S278.

DeGregorio B.A., Chiavacci S.J., Weatherhead P.J., Willson J.D., Benson T.J. et al., 2014. Snake predation on North American bird nests: culprits, patterns, and future directions // Journal of Avian Biology. V. 45. № 4. P. 325–333.

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.

Drewitt E.J.A., Dixon N., 2008. Diet and prey selection of urban-dwelling Peregrine Falcons in southwest England // British Birds. V. 101. № 2. P. 58–67.

Dykstra C.R., 2018. City lifestyles: behavioral ecology of urban raptors // Boal C.W., Dykstra C.R. (eds). Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities. Washington: Island Press. P. 18–35.

Ecology and Management of Cowbirds and Their Hosts:: Studies in the Conservation of North American Passerine Birds, 2000 / Smith J.N.M., Cook T.L., Rothstein S.I., Robinson S.K., Sealy S.G. (eds). Austin: University of Texas Press. 400 p.

Emlen J.T., 1974. An urban bird community in Tucson, Arizona: derivation, structure, regulation // Condor. V. 76. № 2. P. 184–197.

Eötvös C.B., Magura T., Lövei G.L., 2018. A meta-analysis indicates reduced predation pressure with increasing urbanization // Landscape and Urban Planning. V. 180. P. 54–59.

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 B.S., Ryder T.B., Reitsma R., Hurlbert A.H., Marra P.P., 2015. Characterizing avian survival along a rural-to-urban land use gradient // Ecology. V. 96. № 6. P. 1631–1640.

Faaborg J., 2004. Truly artificial nest studies // Conservation Biology. V. 18. № 2. P. 369–370.

Fernández-Juricic E., Jokimäki J., McDonald J.C., Melado F., Toledano A. et al., 2004. Effects of opportunistic predation on anti-predator behavioural responses in a guild of ground foragers // Oecologia. V. 140. № 1. P. 183–190.

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.

Fitzgerald B.M., 1988. Diets of domestic cats and their impact on prey populations // D.C. Turner, P. Bateson (eds). The Domestic Cat: the Biology of its Behaviour. Cambridge: Cambridge University Press. P. 123–147.

Friedmann H., 1963. Host relations of the parasitic cowbirds. United States National Museum Bulletin 233. Washington, D.C.: Smithsonian Institution. 276 p.

Fuller R.A., Tratalos J., Gaston K.J., 2009. How many birds are there in a city of half a million people? // Diversity and Distributions. V. 15. № 2. P. 328–337.

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.

Galeotti P., Morimando F., Violani C., 1991. Feeding ecology of the Tawny Owls (*Strix aluco*) in urban habitats (northern Italy) // Bolletino di Zoologia. V. 58. № 2. P. 143–150.

Galushin V.M., 1971. A huge urban population of birds of prey in Delhi, India (Preliminary note) // Ibis. V. 113. № 4. P. 522.

Gehlbach F.R., 1996. Eastern Screech Owls in suburbia: a model of raptor urbanization // D. Bird, D. Varland, J.J. Negro (eds). Raptors in Human Landscapes: Adaptations to Built and Cultivated Environments. London: Academic Press. P. 69–74.

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 Coexistnce. Washington, DC: Island Press. P. 81–104.

Gehrt S.D., Brown J.L., Anchor C., 2011. Is the urban coyote a misanthropic synanthrope? The case from Chicago // Cities and the Environment (CATE). V. 4. Iss. 1. Article 3.

Available at:
http://digitalcommons.lmu.edu/cate/vol4/ iss1/3

Gehrt S.D., Wilson E.C., Brown J.L., Anchor C., 2013. Population ecology of free-roaming cats and interference competition by coyotes in urban parks // PLoS ONE. V. 8. № 9. P. e75718.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075718

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.

Glue D.E., 1972. Bird prey taken by British owls // Bird Study. V. 19. № 2. P. 91–96.

Gooch S., Baillie S.R., Birkhead T.R., 1991. Magpie *Pica pica* and songbird populations. Retrospective investigation of trends in population density and breeding success // Journal of Applied Ecology. V. 28. № 3. P. 1068–1086.

Goszczyński J., Jabłoński P., Lesiński G., Romanowski J., 1993. Variation in diet of Tawny Owl *Strix aluco* L. along an urbanization gradient // Acta Ornithologica. V. 27. № 2. P. 113–123.

Grégoire A., Garnier S., Dréano N., Faivre B., 2003. Nest predation in Blackbirds (*Turdus merula*) and the influence of nest characteristics // Ornis Fennica. V. 80. № 1. P. 1–10.

Groom D.W., 1993. Magpie *Pica pica* predation on Blackbird *Turdus merula* nests in urban areas // Bird Study. V. 40. № 1. P. 55–62.

Gryz J., Krauze-Gryz D., 2019. Changes in the tawny owl *Strix aluco* diet along an urbanisation gradient // Biologia. V. 74. № 3. P. 279–285.

Grzędzicka E., Kus K., Nabielec J., 2013. The effect of urbanization on the diet composition of the Tawny Owl (*Strix aluco* L.) // Polish Journal of Ecology. V. 61. № 2. P. 391–400.

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.

Hadidian J., Prange S., Rosatte R., Riley S.P.D., Gehrt S.D., 2010. Raccoons (*Procyon lotor*) // Gehrt S.D., Riley S.P.D., Cypher B.L. (eds). Urban Carnivores: Ecology, Conflict, and Conservation. Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. 36–47.

Harris S., Baker P., 2001. Urban foxes. Suffolk: Whittet Books. 152 p.

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.

Hewson C.M., Fuller R.J., 2003. Impacts of grey squirrels on woodland birds: an important predator of eggs and young? // BTO Research Report No. 328. Thetford: British Trust for Ornithology. 29 p.

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.

Hõrak 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.

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.

Ikeda T., Asano M., Matoba Y., Abe G., 2004. Present status of invasive alien raccoon and its impact in Japan // Global Environmental Research. V. 8. № 2. P. 125–131.

Iossa G., Soulsbury C.D., Baker P.J., Harris S., 2010. A taxonomic analysis of urban carnivore ecology // Gehrt S.D., Riley S.P.D., Cypher B.L. (eds). Urban Carnivores: Ecology, Conflict, and Conservation. Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. 173–180.

James P.C., Warkentin I.G., Oliphant L.W., 1998. Turnover and dispersal in urban Merlins *Falco columbarius* // Ibis. V. 131. № 3. P. 426–429.

Johnson M.T.J., Munshi-South J., 2017. Evolution of life in urban environments // Science. V. 358. № 6363. eaam8327.
https://doi.org/10.1126/science.aam8327

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., 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.

Kamp J., Oppel S., Ananin A.A., Durnev Yu.A., Gashev S.N. et al., 2015. Global population collapse in a superabundant migratory bird and illegal trapping in China // Conservation Biology. V. 29. № 6. P. 1684–1694.

Kenney S.P., Knight R.L., 1992. Flight distances of Black-billed Magpies in different regimes of human density and persecution // Condor. V. 94. № 2. P. 545–547.

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.

Knight R.L., Grout D.J., Temple S.A., 1987. Nest-defense behavior of the American Crow in urban and rural areas // Condor. V. 89. № 1. P. 175–177.

Koenig J., Shine R., Shea G., 2002. The dangers of life in the city: patterns of activity, injury and mortality in suburban lizards (*Tiliqua scinoides*) // Journal of Herpetology. V. 36. № 1. P. 62–68.

Kosiński Z., 2001. Effects of urbanization on nest site selection and nesting success of the Greenfinch *Carduelis chloris* in Krotoszyn, Poland // Ornis Fennica. V. 78. № 4. P. 175–183.

Kunca T., Yosef R., 2016. Differential nest-defense to perceived danger in urban and rural areas by female Eurasian sparrowhawk (*Accipiter nisus*) // PeerJ 4:e2070; https://doi.org/10.7717/peerj.2070

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.

Lenth B.E., Knight R.L., Brennan M.E., 2008. The effects of dogs on wildlife communities // Natural Areas Journal. V. 28. № 3. P. 218–227.

Lepczyk C.A., Mertig A.G., Liu J., 2003. Landowners and cat predation across rural-to-urban landscapes // Biological Conservation. V. 115. № 2. P. 191–201.

Leston L.F.V., Rodewald A.D., 2006. Are urban forests ecological traps for understory birds? An examination using Northern cardinals // Biological Conservation. V. 131. № 4. P. 566–574.

Lieske D.J., Warkentin I.G., James P.C., Oliphant L.W., Espie R.H.M., 2000. Effects of population density on survival in Merlins // Auk. V. 117. № 1. P. 184–193.

Lima S.L., 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions: What are the ecological effects of anti-predator decision-making? // BioScience. V. 48. № 1. P. 25–34.

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.

Loss S.R., Marra P.P., 2017. Population impacts of free-ranging domestic cats on mainland vertebrates // Frontiers in Ecology and the Environment. V. 15. № 9. P. 502–509.

Loss S.R., Will T., Marra P.P., 2013. The impact of free-ranging domestic cats on wildlife of the United States // Nature Communications 4 (1): 1396. https://doi.org/10.1038/ncomms2380

Loyd K.A.T., Hernandez S.M., Carroll J.P., Abernathy K.J., Marshall G.J., 2013. Quantifying free-roaming domestic cat predation using animal-borne video cameras // Biological Conservation. V. 160. P. 183–189.

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. Vandruff (eds). Proceedings of the 4th International Symposium on Urban Wildlife Conservation. Tucson: Univ. of Arizona. P. 50–55.

Madden C.F., Arroyo B., Amar A., 2015. A review of the impacts of corvids on bird productivity and abundance // Ibis. V. 157. № 1. P. 1–16.

Major R.E., 1991. Identification of nest predators by photography, dummy eggs, and adhesive tape // Auk. V. 108. № 1. P. 190–195.

Malpass J.S., Rodewald A.D., Matthews S.N., Kearns L.J., 2018. Nest predators, but not nest survival, differ between adjacent urban habitats // Urban Ecosystems. V. 21. № 3. P. 551–564.

Marks C.A., Bloomfield T.E., 2006. Home-range size and selection of natal den and diurnal shelter sites by urban red foxes (*Vulpes vulpes*) in Melbourne // Wildlife Research. V. 33. № 4. P. 339–347.

Martin T.E., 1992. Breeding productivity considerations: what are the appropriate habitat features for management? // Hagan J.M. III, Johnston D.W. (eds). Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Land Birds. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. P. 455–473.

Matthews A., Dickman C.R., Major R.E., 1999. The influence of fragment size and edge on nest predation in urban bushland // Ecography. V. 22. № 4. P. 349–356.

McCabe J.D., Yin H., Cruz J., Radeloff V., Pidgeon A. et al., 2018. Prey abundance and urbanization influence the establishment of avian predators in a metropolitan landscape // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 285. № 1890. P. 20182120. https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2120

McCulloch M.N., Tucker G.M., Baillie S.R., 1992. The hunting of migratory birds in Europe: a ringing recovery analysis // Ibis. V. 134. Supplement 1. P. 55–65.

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.

Middleton A.L.A., 1977. Effect of Cowbird parasitism on American Goldfinch nesting // Auk. V.94. № 2. P. 304–307.

Milchev B., Boev Z., Georgiev V., 2006. Birds in the diet of Barn Owl *Tyto alba* in SE Bulgaria // Acrocephalus. V. 27. № 128–129. P. 59–63.

Minias P., 2016. Reproduction and survival in the city: which fitness components drive urban colonization in a reed-nesting waterbird? // Current Zoology. V. 62. № 2. P. 79–87.

Moller H., 1983. Foods and foraging behaviour of Red (*Sciurus vulgaris*) and Grey (*Sciurus carolinensis*) squirrels // Mammal Review. V. 13. № 2–4. P. 81–98.

Møller A.P., 2008. Flight distance of urban birds, predation, and selection for urban life // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 63. № 1. P. 63–75.

Møller A.P., 2010. Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds // Behavioral Ecology. V. 21. № 2. P. 365–371.

Møller A.P., 2010a. The fitness benefit of association with humans: elevated success of birds breeding indoors // Behavioral Ecology. V. 21. № 5. P. 913–918.

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., Ibáñez-Álamo J.D., 2012. Escape behaviour of birds provides evidence of predation being involved in urbanization // Animal Behaviour. V. 84. № 2. P. 341–348.

Møller A.P., Tryjanowski P., 2014. Direction of approach by predators and flight initiation distance of urban and rural populations of birds // Behavioral Ecology. V. 25. № 4. P. 960–966.

Møller A.P., Tryjanowski P., Díaz M., Kwieciński Z., Indykiewicz P. et al., 2015. Urban habitats and feeders both contribute to flight initiation distance reduction in birds // Behavioral Ecology. V. 26. № 3. P. 861–865.

Mueller J.C., Partecke J., Hatchwell B.J., Gaston K.J., Evans K.L., 2013. Candidate gene polymorphisms for behavioural adaptations during urbanization in blackbirds // Molecular Ecology. V. 22. № 13. P. 3629–3637.

Nakamura T.K., Cruz A., 2000. The ecology of egg puncture behavior by the Shiny Cowbird in southwestern Puerto Rico // Smith J.N.M., Cook T.L., Rothstein S.I., Robinson S.K., Sealy S.G. (eds). Ecology and Management of Cowbirds and Their Hosts: Studies in the Conservation of North American Passerine Birds. Austin: University of Texas Press. P. 178–186.

Newton I., 2004. Population limitation in migrants // Ibis. V. 146. № 2. P. 197–226.

Pagel J.E., Anderson C.M., Bell D.A., Deal E., Kiff L. et al., 2018. Peregrine falcons: the neighbors upstairs // Boal C.W., Dykstra C.R. (eds). Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities. Washington: Island Press. P. 180–195.

Papp S., 2011. Breeding of Eurasian Sparrowhawks (*Accipiter nisus*) in two Hungarian towns // Aquila. V. 118. P. 49–54.

Phillips J., Nol E., Burke D., Dunford W., 2005. Impacts of housing developments on Wood Thrush nesting success in hardwood forest fragments // Condor. V. 107. № 1. P. 97–106.

Piattella E., Salvati L., Manganaro A., Fattorini S., 1999. Spatial and temporal variations in the diet of the Common Kestrel (*Falco tinnunculus*) in urban Rome, Italy // Journal of Raptor Research. V. 33. № 2. P. 172–175.

Prange S., Gehrt S.D., 2004. Changes in mesopredator-community structure in response to urbanization // Canadian Journal of Zoology. V. 82. № 11. P. 1804–1817.

Prange S., Gehrt S.D., Wiggers E.P., 2003. Demographic factors contributing to high raccoon densities in urban landscapes // Journal of Wildlife Management. V. 67. № 2. P. 324–333.

Preininger D., Schoas B., Kramer D., Boeckle M., 2019. Waste disposal sites as all-you-can eat buffets for Carrion Crows (*Corvus corone*) // Animals. V. 9 (5). 215. P. 1–15.

Pulido F., 2006. Adaptation and adaptability of migratory behavior // Acta Zoologica Sinica. V. 52. Suppl. P. 350–353.

Rebolo-Ifrán N., Carrete M., Sanz-Aguilar A., Rodríguez-Martínez S., Cabezas S. et al., 2015. Links between fear of humans, stress and survival support a non-random distribution of birds among urban and rural habitats // Scientific Reports. V. 5. Article number 13723. https://doi.org/10.1038/srep13723

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

Reidy J.L., Thompson III F.R., 2012. Predatory identity can explain nest predation patterns // Ribic C.A., Thompson F.R. III, Pietz P.J. (eds). Video Surveillance of Nesting Birds / Studies in Avian Biology. No. 43. Berkely and Los Angeles: University of California Press. P. 135–148.

Reidy J.L., Stake M.M., Thompson III F.R., 2008. Golden-cheeked Warbler nest mortality and predators in urban and rural landscapes // Condor. V. 110. № 3. P. 458–466.

Reidy J.L., Stake M.M., Thompson III F.R., 2009. Nocturnal predation of females on nests: an important source of mortality for Golden-cheeked Warblers? // Wilson Journal of Ornithology. V. 121. № 2. P. 416–421.

Reidy J.L., Thompson III F.R., Peak R.G., 2009a. Factors affecting Golden-cheeked Warbler nest survival in urban and rural landscapes // Journal of Wildlife Management. V. 73. № 3. P. 407–413.

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.

Remeš V., 2003. Effects of exotic habitat on nesting success, territory density, and settlement patterns in the Blackcap (*Sylvia atricapilla*) // Conservation Biology. V. 17. № 4. P. 1127–1133.

Reynolds S.J., Ibáñez-Álamo J.D., Sumasgutner P., Mainwaring M.C., 2019. Urbanisation and nest building in birds: a review of threats and opportunities // Journal of Ornithology. V. 160. P. 841–860.

Riegert J., Fuchs R., 2011. Fidelity to roost sites and diet composition of wintering male urban Common Kestrels *Falco tinnunculus* // Acta Ornithologica. V. 46. № 2. P. 183–189.

Riley S.P.D., Hadidian J., Manski D.A., 1998. Population density, survival, and rabies in raccoons in an urban national park // Canadian Journal of Zoology. V. 76. № 6. P. 1153–1164.

Ritchie E.G., Dickman C.R., Letnic M., Vanak A.T., 2014. Dogs as predators and trophic regulators // Gompper M.E. (ed.). Free-Ranging Dogs and Wildlife Conservation. New York: Oxford University Press. P. 55–68.

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.

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., Kearns L.J., 2011. Shifts in dominant nest predators along a rural-to-urban landscape gradient // Condor. V. 113. № 4. P. 899–906.

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., Shustack D.P., 2008a. Urban flight: understanding individual and population-level responses of Nearctic–Neotropical migratory birds to urbanization // Journal of Animal Ecology. V. 77. № 1. P. 83–91.

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.

Rodewald A.D., Kearns L.J., Shustack D.P., 2013. Consequences of urbanizing landscapes to reproductive performance of birds in remnant forests // Biological Conservation. V. 160. № 1. P. 32–39.

Rodewald A.D., Shustack D.P., Hitchcock L.E., 2010. Exotic shrubs as ephemeral ecological traps for nesting birds // Biological Invasions. V. 12. № 1. P. 33–39.

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.

Roshnath R., Sinu P.A., 2017. Are the heronry birds adapting to urbanization? // Bird-o-soar #008. Zoo's Print. V. 32. № 12. P. 27–33.

Roshnath R., Athira K., Sinu P.A., 2019. Does predation pressure drive heronry birds to nest in the urban landscape? // Journal of Asia-Pacific Biodiversity. V. 12. № 2. P. 311–315.

Russo C., Young T.P., 1997. Egg and seed removal at urban and suburban forest edges // Urban Ecosystems. V. 1. № 3. P. 171–178.

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.

Ryder T.B., Reitsma R., Evans B., Marra P.P., 2010. Quantifying avian nest survival along an urbanization gradient using citizen- and scientist-generated data // Ecological Applications. V. 20. № 2. P. 419–426.

Salvati L., Manganaro A., Fattorini S., Piatella E., 1999. Population features of Kestrels *Falco tinnunculus* in urban, suburban and rural areas in Central Italy // Acta Ornithologica. V. 34. № 1. P. 53–58.

Salvati L., Ranazzi L., Manganaro A., 2002. Habitat preferences, breeding success, and diet of the Barn Owl (*Tyto alba*) in Rome: urban versus rural territories // Journal of Raptor Research. V. 36. № 3. P. 224–228.

Samia D.S.M., Nakagawa S., Nomura F., Rangel T.F., Blumstein D.T., 2015. Increased tolerance to humans among disturbed wildlife // Nature Communications. V. 6. Article number 8877.

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.

Samsonov S.V., Makarova T.V., Shitikov D.A., 2018. Nest predator species of open nesting songbirds of abandoned fields in "Russky Sever" National Park (Russia) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. V. 3. № 2. P. 100–103.

Sasvári L., Csörgő T., Hahn I., 1995. Bird nest predation and breeding density in primordial and man-made habitats // Folia Zoologica. V. 44. № 4. P. 305–314.

Schaefer T., 2004. Video monitoring of shrub-nests reveals nest predators // Bird Study. V. 51. № 2. P. 170–177.

Schmidt K.A., Whelan C.J., 1999. Effects of exotic *Lonicera* and *Rhamnus* on songbird nest predation // Conservation Biology. V. 13. № 6. P. 1502–1506.

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.

Shaw L.M., Chamberlain D., Evans M., 2008. The House Sparrow *Passer domesticus* in urban areas: reviewing a possible link between post-decline distribution and human socioeconomic status // Journal of Ornithology. V. 149. № 3. P. 293–299.

Shipley A.A., Murphy M.T., Elzinga A.H., 2013. Residential edges as ecological traps: postfledging survival of a ground-nesting passerine in a forested urban park // Auk. V. 130. № 3. P. 501–511.

Shochat E., 2004. Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds // Oikos. V. 106. № 3. P. 622–626.

Sims V., Evans K.L., Newson S.E., Tratalos J.A., Gaston K.J., 2008. Avian assemblage structure and domestic cat densities in urban environments // Diversity and Distributions. V. 14. № 2. P. 387–399.

Slagsvold T., 1980. Egg predation in woodland in relation to the presence and density of breeding Fieldfares *Turdus pilaris* // Ornis Scandinavica. V. 11. № 2. P. 92–98.

Smith H.M., Dickman C.R., Banks P.B., 2016. Nest predation by commensal rodents in urban bushland remnants // PLos ONE 11(6): e0156180. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156180

Smith H.T., Engeman R.M., 2002. An extraordinary raccoon, *Procyon lotor*, density at an urban park // The Canadian Field-Naturalist. V. 116. P. 636–639.

Smith J.A., Wang Y., Wilmers C.C., 2015. Top carnivores increase their kill rates on prey as a response to human-induced fear // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 282. № 1802: 20142711.

Smith J.N.M., Taitt M.J., Zanette L., 2002. Removing brown-headed cowbirds increases seasonal fecundity and population growth in song sparrows // Ecology. V. 83. № 11. P. 3037–3047.

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.

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.

Soulsbury C.D., Baker P.J., Iossa G., Harris S., 2010. Red foxes (*Vulpes vulpes)* // Gehrt S.D., Riley S.P.D., Cypher B.L. (eds). Urban Carnivores: Ecology, Conflict, and Conservation. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press. P. 63–75.

Stevens D.K., Anderson G.Q.A., Grice P.V., Norris K., Butcher N., 2008. Predators of Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* nests in southern England as determined by digital nest-cameras // Bird Study. V. 55. № 2. P. 179–187.

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.

Stillfried M., Gras P., Börner K., Göritz F., Painer J. et al., 2017a. Secrets of success in a landscape of fear: urban wild boar adjust risk perception and tolerate disturbance // Frontiers in Ecology and Evolution. V.5. Article 157. https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00157

Stinson L.T., Pejchar L., 2018. The effects of introduced plants on songbird reproductive success // Biological Invasions. V. 20. № 6. P. 1403–1416.

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.

Stracey C.M., 2011. Resolving the urban nest predator paradox: the role of alternative foods for nest predators // Biological Conservation. V. 144. № 5. P. 1545–1552.

Stracey C.M., Robinson S.K., 2012. Are urban habitats ecological traps for a native songbird? Season-long productivity, apparent survival, and site fidelity in urban and rural habitats // Journal of Avian Biology. V. 43. № 1. P. 50–60.

Stracey C.M., Robinson S.K., 2012a. Does nest predation shape urban bird communities? // C.A. Lepczyk, P.S. Warren (eds). Urban Bird Ecology and Conservation. Studies in Avian Biology. № 45. Berkeley: University of California Press. P. 49–70.

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 // Streby H.M., Andersen D.E., Buehler D.A. (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., Düesberg 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., Koeslag A., Amar A., 2017. Stability in prey abundance may buffer Black Sparrowhawks from health impacts of urbanisation // Ibis. V. 159. № 1. P. 38–54.

Swihart 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 // Kelcey J.G., Rheinwald G. (eds). Birds in European Cities. St. Katharinen: Ginster Verlag. P. 215–241.

Taborsky M., 1988. Kiwis and dog predation: observations in Waitangi State Forest // Notornis. V. 35. № 3. P. 197–202.

Tatner P., 1982. Factors influencing the distribution of Magpies *Pica pica* in an urban environment // Bird Study. V. 29. № 3. P. 227–234.

Tella J.L., Hiraldo F., Donázar-Sancho J.A., Negro J.J., 1996. Costs and benefits of urban nesting in the Lesser Kestrel // Bird D.M., Varland D.E., Negro J.J. (eds). Raptors in Human Landscapes: Adaptions to Built and Cultivated Environments. London: Academic Press. P. 54–60.

Teta P., Hercolini C., Cueto G., 2012. Variation in the diet of Western Barn Owls (*Tyto alba*) along an urban-rural gradient // Wilson Journal of Ornithology. V. 124. № 3. P. 589–596.

The Breeding Birds of the London area, 2002 / J. Hewlett (ed.). London: London Natural Historical Society. 294 p.

Thomas R.L., Baker P.J., Fellowes M.D.E., 2014. Ranging characteristics of the domestic cat (*Felis catus*) in an urban environment // Urban Ecosystems. V. 17. № 4. P. 911–921.

Thomas R.L., Fellowes M.D.E, Baker P.J., 2012. Spatio-temporal variation in predation by urban domestic cats (*Felis catus*) and the acceptability of possible management actions in the UK // PloS ONE. V. 7. № 11. P. e49369. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049369

Thompson F.R. III, 2007. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America // Ibis. V. 149. Suppl. 2. P. 98–109.

Thompson F.R. III, Burhans D.E., 2004. Differences in predators of artificial and real songbird nests: evidence of bias in artificial nest studies // Conservation Biology. V. 18. № 2. P. 373–380.

Thomson D.L., Green R.E., Gregory R.D., Baillie S.R., 1998. The widespread declines of songbirds in rural Britain do not correlate with the spread of their avian predators // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 265. № 1410. P. 2057–2062.

Thorington K.K., Bowman R., 2003. Predation rate on artificial nests increases with human housing density in suburban habitats // Ecography. V. 26. № 2. P. 188–196.

Thornton M., Todd I., Roos S., 2017. Breeding success and productivity of urban and rural Eurasian sparrowhawks

Accipiter nisus in Scotland // Écoscience. 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 // Luniak M., Pisarski B. (eds). Animals in Urban Environment. Wrocław: Zaklad Narodowy im. Ossolinskich–Wydawnictwo. P. 131–139.

Tomiałojć L., 1985. Urbanization // B. Campbell, E. Lack (eds). A Dictionary of Birds. Calton: T & A D Poyser. P. 616–617.

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., 1999. A long-term study of changing predation impact on breeding woodpigeons // Cowand D.P., Feare C.J. (eds). Advances in Vertebrate Pest Management. Furth: Filander Verlag. P. 205–218.

Tomiałojć L., 2011. Changes in breeding bird communities of two urban parks in Wrocław across 40 years (1970–2010): before and after colonization by important predators // Ornis Polonica. V. 52. № 1. P. 1–25.

Tomiałojć L., 2012. Changes in Tree Sparrow *Passer montanus* populations from urban parks // International Studies on Sparrows. V. 36. P. 4–17.

Tomiałojć L., 2017. Human initiation of synurbic populations of waterfowl, raptors, pigeons and cage birds // Murgui E., Hedblom M. (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 Wroclaw and in an adjacent Querco-Carpinetum forest // Acta Ornithologica. V. 16. № 4. P. 117–177.

Tomiałojc L., Stawarczyk T., 2003. Awifauna Polski. Rozmieszczenie, Liczebność i Zmiany. Wrocław: PTPP "pro Natura". 870 s.

Urban Carnivores: Ecology, Conflict, and Conservation, 2010. Gehrt S.D., Riley S.P.D., Cypher B.L. (eds). Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 284 p.

Valcarcel A., Fernández-Juricic E., 2009. Antipredator strategies of house finches: are urban habitats safe spots from predators even when humans are around? // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 63. № 5. P. 673–685.

van Heezik Y., Smyth A., Adams A., Gordon J., 2010. Do domestic cats impose an unsustainable harvest on urban bird populations? // Biological Conservation. V. 143. № 1. P. 121–130.

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

von Dathe H., 1988. Über die Ernährung einer Waldohreule, *Asio otus*, inmitten der Großstadt Berlin // Beiträge zur Vogelkunde. B. 34. H. 1. S. 41–46.

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.

Walter T., Zink R., Laaha G., Zaller J.G., Heigl F., 2018. Fox sightings in a city are related to certain land use classes and sociodemographics: results from a citizen science project // BMC Ecology. V. 18: Article number 50. https://doi.org/10.1186/s12898-018-0207-7

Weatherhead P.J., Blouin-Demers G., 2004. Understanding avian nest predation: why ornithologists should study snakes // Journal of Avian Biology. V. 35. № 3. P. 185–190.

Weidinger K., 2001. How well do predation rates on artificial nests estimate predation on natural passerine nests? // Ibis. V. 143. № 3. P. 632–641.

Weidinger K., 2009. Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe // Ibis. V. 151. № 2. P. 352–360.

Wendland V., 1980. Der Waldkauz (*Strix aluco*) im bebauten Stadtgebiet von Berlin (West) // Beiträge zur Vogelkunde. B. 26. H. 3/4. S. 157–171.

Weston M.A., Stankowich T., 2014. Dogs as agents of disturbance // Gompper M.E. (ed.). Free-Ranging Dogs and Wildlife Conservation. New York: Oxford University Press. P. 94–116.

Whittaker K.A., Marzluff J.M., 2009. Species-specific survival and relative habitat use in an urban landscape during the postfledging period // Auk. V. 126. № 2. P. 288–299.

Witt K., 1989. Haben Elstern (*Pica pica*) einen Einfluß auf die Kleinvogelwelt einer Großstadt? // Vogelwelt. B. 110. H. 4. S. 142–150.

Woods M., McDonald R.A., Harris S., 2003. Predation of wildlife by domestic cats *Felis domesticus* in Great Britain // Mammal Review. V. 33. № 2. P. 174–188.

Wysocki D., 2004. Nest re-use by Blackbirds – the way for safe breeding? // Acta Ornithologica. V. 39. № 2. P. 164–168.

Wysocki D., 2005. Does corvid abundance affect the breeding success of urban populations of European Blackbird (*Turdus merula*)? // Jerzak L., Kavenagh B.P., Tryjanowski P. (eds). Ptaki krukowate Polski. Poznań: Bogucki Wydawnictwo Naukowe. P. 181–187.

Wysocki D., 2005a. Nest site selection in the urban population of Blackbirds *Turdus merula* of Szczecin (NW Poland) // Acta Ornithologica. V. 40. № 1. P. 61–69.

Wysocki D., Adamowicz J., Kościów R., Śmietana P., 2004. The size of breeding territory in an urban population of the Blackbird (*Turdus merula*) in Szczecin (NW Poland) // Ornis Fennica. V. 81. № 1. P. 1–12.

Wysocki D., Jankowiak Ł, Greño J.L., Cichocka A., Sondej I. et al., 2015. Factors affecting nest size in a population of Blackbirds *Turdus merula* // Bird Study. V. 62. № 2. P. 208–216.

Yalden D.W., 1980. Notes on the diet of urban Kestrels // Bird Study. V. 27. № 4. P. 235–238.

Yanes M., Suárez F., 1996. Incidental nest predation and lark conservation in an Iberian semiarid shrubsteppe // Conservation Biology. V. 10. № 3. P. 881–887.

Yeh P.J., 2004. Rapid evolution in a sexually selected trait following population establishment in a novel habitat // Evolution. V. 58. № 1. P. 166–174.

Young J.K., Olson K.A., Reading R.P., Amgalanbaatar S., Berger J., 2011. Is wildlife going to the dogs? Impacts of feral and free-roaming dogs on wildlife populations // BioScience. V. 61. № 2. P. 125–132.

Zalewski A., 1994. Diet of urban and suburban Tawny Owls (*Strix aluco*) in the breeding season // Journal of Raptor Research. V. 28. № 4. P. 246–252.

Zanette L.Y., Clinchy M., Suraci J.P., 2014. Diagnosing predation risk effects on demography: can measuring physiology provide the means? // Oecologia. V. 176. № 3. P. 637–651.

THE ROLE OF PREDATORS IN SHAPING URBAN BIRD POPULATIONS. 2. IS PREDATION PRESSURE INCREASED OR DECREASED IN URBAN LANDSCAPES?

N. S. Morozov*

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

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

Two ideas. seemingly opposite, but not necessarily irreconcilable, are emphasized when predation pressure in urban *vs* more natural landscapes is discussed. The first one is that predator assemblages in urban areas are often impoverished in species compositions. The most important thing is that some of the main natural predators, both nest predators and predators on fledglings and adults, are absent from or rare in cities, whereas domestic cats and dogs are much less "efficient" as predators of wild birds. As a result, before the synurbization of the main predators, many generations in a number of bird species could have had comparatively high breeding success, annual productivity, and adult survival. In turn, this could have resulted in the development of extremely high breeding densities in habitats rich in resources, e.g. in some human-made, semi-natural or natural green spaces in an urban matrix. For some groups of species, the lack of direct persecution by humans (e.g., intense hunting pressure) in cities in contrast to non-urban areas seems to complement this safe habitat hypothesis. The second idea is based on the observations that in many urban and urbanizing areas some synanthropic (native and/or exotic) and domestic predatory animals can permanently occur or temporarily crowd at extremely high densities. As a result, these areas can operate as ecological traps. Predation is known as the leading cause of nest failure in most bird species. That is why a number of studies have compared nest predator assemblages, avian breeding success and nest losses due to predation between urban and non-urban areas. The results are heterogeneous across and sometimes within studies. Both ideas, as well as the lack of considerable differences in nest predation pressure between urban and non-urban landscapes are supported by a number of studies. There is a contrast in the overall results of studies that used either natural or artificial nests. According to these studies, the nest predation rate tended either to decrease or to increase with growing urbanization, respectively. Since different ecological groups, e.g. hole- and open-nesting species, are vulnerable to different predators to a varying degree, the nest predation pressure on different species in an urban area can probably be either higher or lower compared to surrounding non-urban areas. It also seems reasonable to surmise this pressure changing in a given city with time, e.g. across decades, along with the synurbization of some predator and prey species. Comparative results regarding fledgling mortality due to predation are also contradictory, even though published information is still scant. It is impossible to draw generlizations concerning predation pressure on adults, since very few data still exist in the literature permitting to distinguish between the effect of predation and the effects of other sources of adult mortality in prey species. Besides this, non-lethal and indirect lethal effects of predation on bird nests, as well as on young and adult birds in urban *vs* non-urban environments are poorly documented.

Keywords: urban ecology, urbanization, synurbization, synurbic species, species interactions, predator-prey relationships, nest predation, human persecution, ecological release, safe habitat hypothesis, ecological trap