



УДК 575.8, 598.2, 57.026 DOI 10.21685/2500-0578-2024-4-2

УРБАНИЗАЦИЯ ПРЕОБРАЗУЕТ ЖИЗНЕННЫЕ СТРАТЕГИИ «ДИКИХ» ВИДОВ ПТИЦ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В. С. Фридман¹, В. В. Суслов²¹Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Москва, Россия²Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия¹vl.friedmann@gmail.com, ²valya@bionet.nsc.ru

Аннотация. Обсуждаются изменения жизненной стратегии при урбанизации, особенно связанные с изменением положения в *r-K*-континууме. В новообразованных городских популяциях самых разных видов стратегия движется к «более *K*» за счет комплекса изменений, взаимно обуславливающих и усиливающих друг друга: размножаемость особей падает, но рост популяций поддерживается превосходящим эффектом удлинения среднеожидаемой продолжительности жизни. Это сближает их демографию с таковой *Homo sapiens*; примат будущего размножения в лучших условиях, с направленным перемещением для их поиска «вслед» за динамикой урбосреды, над максимизацией репродуктивного усилия «здесь и сейчас»; большая «дробность» реализации репродуктивного потенциала «городских» особей: они делят ее на большее число попыток размножения, при большей «подвижности» и контекстуальности каждой из них, если сравнивать с исходной («лесной») популяцией. Показана универсальность таких изменений, их приложимость к популяциям, успешно осваивающим другие измененные человеком ландшафты (при меньших выраженности и специфичности).

Ключевые слова: урбанизация, городские популяции, эволюционная биология, экология города, интеллект животных, микроэволюция, жизненные стратегии, альтернативные стратегии, аллометрия

Финансирование: исследование частично поддержано: FWNR-2022-0020.

Для цитирования: Фридман В. С., Суслов В. В. Урбанизация преобразует жизненные стратегии «диких» видов птиц и млекопитающих // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024. Vol. 9 (4). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-4-2>

URBANIZATION TRANSFORM THE LIFE STRATEGIES OF «WILD» BIRD AND MAMMAL SPECIES

V.S. Friedmann¹, V.V. Suslov²¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia²Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia¹vl.friedmann@gmail.com, ²valya@bionet.nsc.ru

Abstract. Changes in the life strategy during urbanization are discussed, especially those associated with a change in position in the *r-K* continuum. In newly formed urban populations of various species, the strategy moves towards "more *K*" due to a set of changes that reinforce each other. 1) The number of offsprings per breeding attempt falls, but population growth is maintained due to a more significant effect of lengthening the average life expectancy. This brings their demographics closer to that of *Homo sapiens*. 2) Preference for future reproduction in the best conditions compared to the efforts invested in the reproduction «here and now», for which a directed movement is carried out to search for them, «following» the dynamics of the urban environment. 3) «Urban» individuals make more breeding attempts, «splitting» the realization of their reproductive potential more than «forest» ones. At the same time, «urban» individuals are more plastic, both in terms of variability in the timing and size of the clutch, and in terms of fidelity to the territory, depending on the situation around, on whether the biotope remains unchanged or its disturbances occur. We show the universality of such changes in relation to different urbanizing species, their applicability also to populations that develop other landscapes modified by man.

Keywords: urbanisation, urbanised populations, evolutionary biology, urban ecology, animal cognition, microevolution, life strategies, alternative strategies, pace-of-life syndrome, allometry

Financing: the research is partially supported by: FWNR-2022-0020.

For citation: Friedmann V.S., Suslov V.V. Urbanization transform the life strategies of «wild» bird and mammal species. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024;9(4). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-4-2>

Постановка проблемы

Цель работы – обзор изменений жизненных стратегий при урбанизации «диких» видов птиц (отчасти и млекопитающих), так же как морфэкологических и/или поведенческих изменений особей, зависящих от преобразования жизненной стратегии на уровне популяции. Успешная урбанизация в одном направлении изменяет демографию городских птиц и пространственно-этологическую структуру их популяций вопреки громадному разнообразию форм, освоивших урболандшафт, крайне различных морфозэкологически, по филогенетической близости и таксономической принадлежности. Эти универсальные трансформации – рост среднеожидаемой продолжительности жизни (СОПЖ), «обменивающийся» на падение размножаемости индивидов и рост доли нерамножающихся особей в «подвижном резерве» популяции [1].

Практически у всех видов, изученных в этом отношении, первое превосходит второе и третье, обеспечивая больший репродуктивный выход городских популяций сравнительно с исходными, и больший, чем у последних, биологический успех – быстрый рост численности, по завершении которого плотность населения в городе поддерживается на уровне, невозможном в исходных местообитаниях (более продуктивных!), а внутригородской ареал расширяется не только по площади, но и (главное) по спектру занятых биотопов [4]. Начав с гнездования на крупнейших, наименее измененных «островах» исходных местообитаний вида, «захваченных» внутрь урболандшафтов, успешная урбанизация «движет» городских птиц заселять все более измененные, более изолированные, меньшие площадью их участки, с большей долей застройки, запечатанных поверхностей и т.п. [1, 5].

Скажем, вяхирь *Columba palumbus* первые «шаги» на пути урбанизации показывает в Орле, Туле [6] или Челябинской области¹. [7], конечно – в Калининграде и других городах области, особенно Светлогорске [8]. Предел подобной экспансии по спектру трансформированности исходных ландшафтов, природных или сельскохозяйственных, внутри города – гнездование в городской застройке, на балко-

нах, крышах, иных элементах зданий, в растущих вокруг деревьях с кустарниками, как мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca* в Томске, певчий дрозд *Turdus philomelos* в Лубнах, ястреба *Accipiter nisus* в Праге, Будапеште, Люблине, Лодзи и пр., *A. trivirgatus* в Тайчунге, *A. melanoleucos* в Кейптауне. У дневных хищных птиц, освоивших «острова» природных территорий в урболандшафте, в ряде случаев продуктивность размножения обратно пропорциональна дистанции до ближайших участков застройки, благодаря успешной охоте там. Это верно даже для крупных видов, вроде орлов-могильников *Aquila heliaca*, виргинских *Bubo virginianus* и обыкновенных филинов *B. bubo* [1, 3, 9].

Застройка в городском центре как предел урбанизации достигается не везде, часть видов остановится на некой промежуточной стадии, но все они, вопреки исходным различиям, «движутся» в данном направлении. И наоборот, в отсутствие такого «движения» и таких изменений урбанизация не идет: вид годы или десятки лет гнездится на «островах» подходящих биотопов внутри урболандшафта, но численность в городе не растет, птицы не пробуют заселить даже ближайшие подходящие территории, имеющиеся в изобилии, хотя размножение вполне успешно. Таковы изолированные поселения бормотушки (*Hippolais calligata*), садовой овсянки (*Emberiza hortulana*), соловьиного сверчка (*Locustella luscinioides*) и желтоголовой трясогузки (*Motacilla citreola*), существующие в Москве с 1960–1970-х гг. [10].

Названная универсалия урбанизации позволяет описывать связанные с ней микроэволюционные изменения в терминах континуума *r-K*-стратегий, сравнивая городскую популяцию каждого вида с исходной. Дихотомия *r*- и *K*-стратегов, общепризнанная в эволюционной экологии [11–13], требует сравнительного подхода и относительного оценивания, виды и популяции могут быть «более *r*» или «более *K*». Сравнить следует по одному основанию, это правило логики. Последнее в нашем случае – общность «арены» микроэволюционных процессов, современного урболандшафта, и его интегральных характеристик, делающих урбосреду экстремальной для «диких» видов: резко повышенные нестабильность, гетерогенность и изменчивость городских местообитаний любого вида в сравнении с однотипными внегородскими (исходной популяции), даже сельскими населенными пунктами, сельскохозяйственными угодьями, перелесками и другими антропогенно трансформированными ландшафтами [2].

¹ Интересно, что здесь урбосреда осваивается через зеленые насаждения СНТ или застройки сельского типа в городах и поселках, на фоне резкого снижения численности вида в последние 20–30 лет (стал редким в лесной зоне и немногочисленным – в лесостепной).

Далее, *r*- и *K*-стратегии противопоставляются друг другу по многим признакам, но лишь названные особенности демографии представляют собой собственную характеристику тех и других. «Более *K*» виды или популяции при прочих равных дольше живут, медленнее размножаются (=в каждый момент больше ресурсов идет на витальные потребности вместо воспроизводства), и менее уязвимы для факторов риска, присущих среде обитания. Прочие характеристики, упоминаемые в связи с противопоставлением *r*-*K*-стратегий (размеры тела, изменчивость численности и потенциал ее роста, скорость расселения, устойчивость к средовым флюктуациям, и пр.), характеризуют не субъектов микроэволюции, виды и популяции, но условия существования, со свойственной им средовой и демографической стохастичностью.

Здесь нужно методологическое замечание. Субъекты эволюционных изменений отнюдь не особи, а характеристики биологической формы, в которых появляется новое: морфоструктуры, модели поведения, жизненные стратегии и пр. Особи здесь – просто «семафоронты», носители признаков, реализующие эти *видовые* характеристики в собственных онтогенезах, включая перемещения и взаимодействия друг с другом. Или, иначе, они «сырье» и расходный материал для статистических испытаний, в массе повторностей «производимых» отбором: какой из вариантов биологической формы, жизненных стратегий, моделей поведения и прочих альтернатив, присутствующих в популяции, окажется адаптивнее здесь и сейчас, при наличных условиях экологической и социальной среды? «Сравнивая» особей по приспособленности, отбор оценивает альтернативы и/или отдельные признаки, влияющие на выражение каждой из них, одни элиминирует, другие распространяет [14, 15]. Приспособленность оценивается отбором «на финише» жизненного пути, а не в каждый отдельный сезон размножения, почему часто эволюция ко снижению размера выводков [16–18].

Статья представляет обзор изменений жизненной стратегии при урбанизации «диких» видов птиц и млекопитающих, с описанием их «отражения» на уровне особей (в изменении жизненных стратегий, и вызванных ими преобразований поведения, экологии, морфоструктур), и анализом значимости того и другого для успешного освоения урбосреды.

Примат будущих размножений над текущими в городских популяциях

Когда сезонов размножения за жизнь несколько, а их даты варьируют, отбор сообразно им оптимизирует распределение репродуктивного усилия во времени, что изменяет «место»

данной популяции в *r*-*K*-континууме. Он как бы решает проблему: как в условиях, данных здесь и сейчас, «разделить» репродуктивный потенциал индивидов между последовательными попытками размножения, чтобы:

а) успешно реализовать выбранные ими формы поведения ухаживания, гнездостроения, заботы о потомстве и пр. (при наличии альтернатив), что в конечном счете ведет к росту приспособленности;

б) репродуктивный выход всей популяции был наибольшим, и при этом устойчивым к демографической стохастичности внутри нее и средовой вовне?

Виды и популяции «выбирают» варианты, различающиеся СОПЖ, скоростью развития до половозрелости и «вкладом» в каждую отдельную попытку размножения, т.е. «длиной» дистанции до «финиша» жизненного цикла и разной величиной репродуктивного усилия на каждом «шаге» к нему. «Пространство возможностей» этого выбора описывается двумя способами: оба «конкретизируют» универсальную дихотомию *r*- и *K*-видов (или «отбора»), исходя из общего для позвоночных трейд-оффа между размножением и самосохранением [19]. Активное участие в размножении (и шире, в социальной конкуренции, обеспечивающей его эффективность) опасно для жизни. Реализующее его поведение увеличивает уязвимость для хищников и конкурентов, снижает иммунитет, создает и иные риски для выживания, возрастающие пропорционально успешности в монополизации территорий, брачных партнеров и другим проявлениям конкурентоспособности¹. Зато оно увеличивает приспособленность

¹ Так получается потому, что в подобной активности перемещения и действия особей в отношении конкурентов осуществляются не напрямую, но опосредованы ритуализованными демонстрациями с сигнальным эффектом – территориальными, брачными и иными. Форма их видоспецифична, но риск употребления универсален – у всех видов и во всех контекстах общения он прямо пропорционален эффективности использования демонстраций. Это касается всех категорий риска, связанных с демонстрированием: стать жертвой хищника вследствие исполнения вычурных, неестественных телодвижений, образующих демонстрации: они снижают ловкость действий и скорость ухода в укрытие; получить рану или травму вследствие прямых действий оппонента или партнера по взаимодействию, в то время как данная особь демонстрирует; проиграть взаимодействие, если партнер или оппонент лучше использует информацию, переданную демонстрациями данной особи, точнее – или быстрее – среагирует на нее, изменив поведение на следующих этапах процесса [20].

напрямую, если (и только если) верно выбраны место, время, потенциальные партнеры для этого.

Напротив, поведение самосохранения обеспечивает витальные потребности, «страдающие» от совмещения с размножением: усиливает иммунитет, поднимает его «качество», увеличивает ресурсобеспеченность, т.е. улучшает обстоятельства будущего размножения. Поэтому оба аспекта активности разделены во времени: на каждой стадии годового цикла один ведущий, другой – ведомый, оптимизация жизненной стратегии особей усиливает то или другое сообразно среде обитания [19]. Средовой стресс, в диапазоне от загрязнения, жары и засухи до паразитов, не говоря уже о быстрой антропогенной трансформации местообитаний¹, сокращает репродуктивное усилие животного (затраты на текущее размножение и реализующее их поведение ухаживания, территориальности и пр.) здесь и сейчас, что облегчает перенесение неблагоприятных условий, повышает шанс «дотянуть» до размножения в лучшие дни, с меньшими тратами и большим успехом. А урбосреда с ее максимумом гетерогенности, нестабильности, быстрыми направленными изменениями ландшафтной мозаики в разных масштабах – максимальный стрессор сравнительно с прочими видами HIREC [3].

Большая гетерогенность урболандшафтов сравнительно с внегородскими фиксируется во всех использованных шкалах пространства. Различия значимы при любых значениях буферного радиуса (окружности вокруг реперных точек, в которых определяли гетерогенность ландшафтных мозаик), они максимальны при буферном радиусе 750–2500 м [21].

Максимальная вариативность условий, «подлежащих оценке» в городе (сроки, место, биотоп, беспокойство людьми, прочие факторы окружения, их возможные изменения в этом сезоне) проблематизирует выбор, образующий названный выше трейд-офф – между размножением здесь и сейчас и отказом от него, нацеленным на лучшее размножение в будущем (при «вложениях» в выживание и часто – в переселения внутри города на более подходящие «острова» местообитаний). Первое требует больших затрат времени/энергии, возможных лишь в качественных местообитаниях, требующихся в том числе для купирования выросших рисков. Второе «сохраняет» птицу для размножения в условиях, лучших в плане ре-

сурсов, иммунного ответа, прочих витальных характеристик и пр. Именно в городах возможна выживаемость особей (даже повышенная) при худшем их состоянии [2, 22].

Так, делаварские чайки *Larus delawarensis* исходно питались в море кормом, богатым омега-3 жирными кислотами, включая цервоновую (считаются улучшающими когнитивные способности). Как и иные чайки, они успешно освоили город и перешли на антропогенные корма, бедные омега-3 кислотами. Однако городские чайки значимо лучше решают проблемную задачу: нужно достать корм из ящичка, потянув за нить, но не пробовать совать клюв в открытое окошко, через которое данный корм виден [23]. Это укладывается в общее правило когнитивных «достижений» в «городских» популяциях птиц, млекопитающих и даже ящериц [3].

Отсюда естественно ждать в городских популяциях сравнительно с исходными:

а) большей гибкости выбора поведения, делающегося ситуативным, контрастирующим с инерционным, жестко присущим разным вариантам индивидуальности особей или альтернативам жизненных стратегий [1] в исходных популяциях;

б) большей «переключаемости» птиц между образующими выбор противоположностями (при появлении новизны продолжить кормление, исследовать ее и, определив ее как «опасность», бежать прочь) в ответ на изменения окружения; а)-б) означает лабильзацию прежней жизненной стратегии в городских и, шире, любых динамических популяциях вида²;

² Они возникают в других «рукотворных» ландшафтах вне города (лесополосы, плодовые сады, с/х угодья и пр.), как приспособления к их экспансии в исходные местообитания видов. Характеризуются теми же особенностями, что и «городские» популяции (обычно слабее выраженными и с меньшей специфичностью изменений), и в первую очередь динамизмом по С. С. Москвитину (1977): способностью птиц (большей у одних, меньшей у других видов) «дистанционно оценивать ландшафтную картину больших пространств, в совершенстве ориентироваться, своевременно и направленно реагировать на конкретную климатическую, экологическую и антропогенную ситуацию и высокоэффективно пользоваться ими для себя» (цит. по [1]). См. примеры динамических популяций редких и уязвимых видов староосвоенных регионов, «разворачивающихся» к освоению «рукотворных ландшафтов» в их центре [26] или обзор микроэволюционных последствий «расщепления» региональных популяций вида на динамические и консервативные, со все более разной динамикой, жизнеспособностью, и прекращающимся обменом особями между ними [3].

¹ Англ. HIREC, Human-Induced Rapid Environmental Change. Ее ярчайшее проявление – урбанизация населения и территорий, приспособление к тому и другому анализируются в данной статье.

в) сам выбор «сдвигается» к преобладанию лучшего выживания над большим репродуктивным успехом в каждый данный момент времени, т.е. к «более - K » [2]. Этим поддерживается приоритет будущего размножения (возможно, в лучших условиях) над текущим [24, 25], т.е. сильно «замедленной» реализации репродуктивного потенциала на протяжении жизненного цикла при большей ситуативности каждой попытки размножения. Что облегчает лабильзацию жизненной стратегии: а)-в) хорошо соответствуют данным, см. табл. 1 в работе [2].

Действительно, у 35 видов птиц, специально исследованных в этом отношении, урбанизация «раздвигает» границы репродуктивного периода и делает попытки размножения вариативнее, т.е. репродукция лабильзуется. Вариативность оценивали натуральным логарифмом разницы коэффициентов вариации репродуктивного цикла в «городских» и «негородских» популяциях вида. Он положителен для использованных параметров размножения (даты начала яйцекладки, величина кладки, число слетков) и типов варьирования (внутри сезона размножения, между сезонами и всего). Однако значимы лишь большая вариативность первого параметра внутри каждого из сезонов размножения и в выборке в целом ($P < 0,005$) [21]. Она прямо связана с гетерогенностью урбосреды: при буферных радиусах < 250 м знак связи отрицательный, > 1750 м – положительный, при наибольшей степени детерминации [21].

Лабильзация жизненной стратегии в урбанизированных популяциях в аспектах а)-в) делает их устойчивыми в урболандшафте за счет изменений стратегии к «более - K ». Что обеспечивает рост численности городских популяций, больший, чем у «материнских» в исходных местообитаниях, хотя урбанизация снижает размножаемость [21] – толь-в-точь как в истории нашего собственного вида.

Из всех животных лишь *Homo sapiens* сочетает в себе r -тип динамики популяций с K -типом их воспроизводства. Поэтому человеческое население растет за счет удлинения СОПЖ средствами общественного и научно-технического прогресса, а репродуктивное усилие индивидов, наоборот, уменьшается. Поэтому демографический взрыв – первый этап демографического перехода, стабилизирующего его численность [27]. Этим же отличаются урбани-

зированные популяции птиц/млекопитающих от исходных [3].

Жизненные стратегии разных видов и/или популяций позвоночных распределяются на r - K градиенте с полюсами «максимальный вклад в размножение» (наиболее r -) и «максимальный вклад в самосохранение» (наиболее $-K$). r - K дихотомия описываема и в терминах противоположности между:

а) альтернативой «быстрой» и «медленной» жизни (англ. *fast – slow pace of life*);

б) альтернативой «большого» и «малого» выводка», отражающей высокое и низкое репродуктивное усилие в каждой попытке размножения (англ. *Big – low brood value*), количественно оцениваемые логарифмами СОПЖ и числом попыток размножения за этот период, взятым в степени -1 [30].

а)-б) представляют противоположность r - K -стратегий, описанную в терминах индивидуального выбора поведения: это так называемый «синдром скорости жизни» (*pace of life syndrome, POLS*), новая перспективная область исследований, интегрирующая анализ жизненных стратегий популяции с разнообразием индивидуальностей (*personality*) особей [24]. Выбор «положения» на том или другом градиенте задает жизненную стратегию особи, а отбор «оценивает» соответствие выборов в среде [19, 22]. Обе оппозиции развивают известную дихотомию r - K -отбора, где возможны варианты «более r -» и «более K -» = более «быстрая» и «замедленная» жизнь [2].

Важно, что частота поведенческих инноваций¹, в том числе в городских популяциях

¹ Это новые и необычные новые формы поведения, возникшие на глазах натуралистов и контрастирующие с типичными для вида поведенческими паттернами. Скажем: нетипичные способы кормодобывания, от следования чаек, грачей, других птиц за плугом до вскрывания пакетиков с сахарными песком (украденных из открытых кафе) домовыми воробьями *Passer domesticus* в Новой Зеландии, антильскими снегиревыми овсянками *Loxigilla barbadensis* на Барбадосе, некоторыми медососами в Австралии и пр.; новые и необычные способы гнездования: нетипичное место размещения гнезда, использование антропогенных материалов для их постройки, использование окурков и других пахучих веществ для их санирования и пр.; занятие новых местообитаний антропогенной природы, радикально отличающихся от видоспецифических; новое и необычное время пения, кормления и прочей активности, чаще всего в сумеречные и ночные часы и пр. [3]. Замечательно, что рост инноваций выявлен у всех видов птиц, успешно освоивших города и другие измененные человеком ландшафты, в том числе у отнюдь «не отмеченных» интеллектом.

Собственно, городские популяции – частный случай динамических, где максимально приспособление к характерным признакам «рукотворных ландшафтов»: нестабильности, изменчивости, гетерогенности среды обитания.

положительно коррелирует с «замедлением» жизни данного вида сравнительно с близкими, с показателем его «плодовитости за жизнь», но отрицательно – со скоростью развития и репродуктивным усилием в каждый отдельный сезон, см. базу данных из 510 инноваций у 385 видов птиц [24]. И наоборот, частота инноваций растет при любых изменениях, жизнь «замедляющих», в том числе при урбанизации вида. Поэтому инновации – не фенотипическая пластичность, а эволюционная новизна, маркирующая именно динамические популяции, успешнее всего осваивающие антропогенно-трансформированные (а особенно урбо-) ландшафты.

В левой части обоих градиентов находятся *r*-виды и популяции: более скороспелые, плодовитые, с частой гибелью и недолгой жизнью. Попыток размножения здесь немного, при максимуме «использования» репродуктивного потенциала в каждой (нет смысла откладывать на будущее). В правой – их противоположность, *K*-виды и популяции, с которыми сравнивают: здесь выше выживаемость, удлинена жизнь, риск потерять кладку «распределен» на большее число попыток размножения, где репродуктивное усилие – функция обстоятельств (и в подходящих условиях может быть большим, чем у *r*-видов). Однако здесь лучшая подготовка будущего размножения приоритетнее больших вложений в текущее [24, 30].

От «места» на градиенте зависит «темп прохождения» жизненного пути. Чем «быстрее» стратегия, тем меньше попыток размножения и значительнее репродуктивное усилие в каждой; чем она «медленнее», тем сильнее птицы «берегут» репродуктивный потенциал, «делят» на большее число попыток размножения. Этим минимизируется ущерб от гибели гнезд, птенцов и других неудач, риск которых в урбосреде возрастает существенно. У более «медленных» особей, видов и популяций так возникает «примат будущего над настоящим» [25, 30]: поиск лучших условий для следующего размножения важнее максимизации репродуктивного потенциала в текущем.

Так, успешно урбанизовавшиеся молуккские ибисы *Threskiornis molucca* научились безопасной добыче ядовитейших жаб аг *Rhinella marina*. Они их подбрасывают по нескольку раз, чтобы те выделили весь яд из околоушных желез, а затем полощут в воде или трут о траву и спокойно глотают целиком [28]. Напротив, торресовы вороны *Corvus orru* хватают жаб за ноги, переворачивают на спину, оттаскивают от воды, пресекая лапой попытки перевернуться, после чего съедают внутренности и мясистые бедра [29]. До появления инновации ибисы также довольствовались лишь жабыми бедрами.

При урбанизации всех видов, даже «быстро живущих» (и шире, во всех динамических популяциях) жизнь «замедляется», в согласии со сдвигом стратегии к «более -*K*». Репродуктивный выход популяции при этом растет, хотя репродуктивное усилие особей сокращается, при большей «дробности» его разделения между попытками размножения, которых тоже больше, и каждая все ситуативнее, с меньшим репродуктивным усилием и т.д. Это стимулирует удлинение СОПЖ, т.е. закрепляет изменения в сторону «более *K*-» [25, 29].

Везде, где это специально исследовали – например, у больших синиц *Parus major* [31], белых ибисов *Eudocimus albus* [32, 33] и пр. [22] – урбанизация жизнь «замедляет». Сокращение репродуктивного усилия сопрягается с большей переключаемостью между альтернативными тактиками поведения особи: долгосрочным обитанием и размножением на постоянном участке и поиском подходящих участков (перемещения с пребыванием в «подвижном резерве»). Это «переключение» по мере урбанизации вида идет на все большей части годового цикла, в исходных же популяциях – только в короткий период перемещений.

Действительно, меньшее репродуктивное усилие – важный предиктор быстрой урбанизации. И наоборот: «замедленная» жизнь – предиктор легкости и успешности урбанизации вида, хотя при последней она «замедляется» и у «быстроживущих» видов [24, 25, 30], моделирование см. [1, с. 64; 34]. Так, по мере деградации водно-болотных местообитаний в Южной Флориде (графство Палм-Бич) белые ибисы сперва лишь используют городские биотопы во внегнездовое время, потом и гнездятся. В городе начало размножения раньше, но гнездовой сезон короче, внегнездовой – длиннее, сдвиг пропорционален доле использования урбосреды в послегнездовых перемещениях [32, 33]. Быстрый рост урбопопуляций молуккского ибиса в Сиднее (в среднем на 1,5 % в год, на отдельных участках – 1 %, 7 % и 9 %) крайне чувствителен к выживаемости взрослых, но слабо – к их продуктивности, особенно трехлетних. Выращивание >0,7 слетка/пару гнездящейся частью популяции гарантирует ее рост, сокращение требует <0,4 слетка/пару. Городские популяции также испытывают постоянный «подток» птиц из водно-болотных угодий вокруг Сиднея [35].

Изменения в сторону «более *K*-» при урбанизации контринтуитивны. Обычно считается, что «*K*-стратегам» благоприятна стабильная среда, нестабильность дает преимущество *r*-». На деле существенны не стабильность (или изменчивость) новой среды обитания как таковые,

а ее изменения «с точки зрения вида», воспринимаемые при ее освоении; выбор осваивающими ее особями стратегии приспособления к таким изменениям, т.е. не «вызов» среды, а «ответ» организации (основанный на ее сложности, способности рецептировать среду обитания, воспринимать ее изменения в сторону роста общей экстремальности генерализованно, «запуская» реакцию стресса, вместо гомеостаза в прежних условиях и пр.). При освоении урбосреды с ее экстремально высокой гетерогенностью в пространстве, сплавленной со столь же высокой изменчивостью во времени (включающей как местные флюктуации условий существования, так и общие изменения ландшафта в целом по всему городскому ареалу) возможны две альтернативы приспособительных изменений.

Первый – снижение динамической устойчивости (англ. *resilience*) популяционной системы на территории города и ее способности к саморегуляции, управлению перемещениями особей из «резерва» в поисках подходящих участков, чтобы существование каждого отдельного поселения определялось жизнью и размножением лишь местных особей, их способностью искать подходящие местообитания в данном районе, без ухода в другие при ухудшении ситуации, без постоянного и направленного подтока особей со стороны (если они появляются, то чисто случайно).

Второй – рост динамической устойчивости возникшей урбанизированной популяции до уровня, превосходящего «проблемы», создаваемые воспроизводству видовых группировок нестабильностью условий существования и гетерогенностью местообитаний, занятых в данном конкретном городе, за счет меньшей смертности, большего «подвижного резерва» популяции, заблаговременного ухода с «островов» внутригородских биотопов, оказывающихся под ударом происходящего изменения, с направленным поиском недавно возникших «островов» и пр. Все это укладывается в понятие «рост динамической устойчивости популяционной системы» за счет большей «открытости» и «проточности» группировок в городской популяции, большей эффективности саморегуляции внутри нее, т.е. как серфингист, тренируясь, увеличивает скорость и устойчивость движения на волнах, сохраняет последнее при все большем волнении.

Устойчивый «серфинг» на «волнах» изменений урбосреды, рост этой устойчивости при «движении» вида с природных территорий города на все более застроенные территории, во все более гемеробные участки урболандшафта –

лучшая метафора, показывающая характер существования городских популяций. Понятно, что первая из альтернатив приспособления к более нестабильной среде отражает изменения в сторону «более *r*-» стратегии, вторая – в сторону «более *K*-», первая характеризует урбанизацию насекомых и прочих беспозвоночных (динамика их популяций больше зависит от внешних причин, вроде корма, хищников, паразитов, чем от внутренней плотностно-зависимой регуляции, и масштабы индивидуальных участков меньше масштабов мозаичности урбосреды).

Второй вариант естественно ждать при урбанизации «диких» видов позвоночных животных, где плотностнозависимые внутренние регуляторы в общем случае значимее внешних воздействий, а индивидуальные участки, сменяемые на протяжении годового цикла, намного перекрывают масштабы отдельных «кусочков» мозаики урбосреды (сравним с их размерами в [21]).

«Закрепление» в городе требует лабилизации жизненной стратегии...

Истории успешной урбанизации» разных видов неизменно показывают разнотипные преимущества городских биотопов перед исходными [1, 36, 37]. Неслучайно практически все виды авифауны региона в годы подъема численности пробуют жить и размножаться в городах, но не все могут образовать устойчивые популяции, по крайней мере сразу [1, 3, 10, 37, 38]. Эти попытки обычно успешны, но недостаточны для закрепления в урболандшафте, тем более для обособления «городской» популяции. Последняя появляется вследствие:

а) устойчивой связанности новобразованных группировок направленными потоками птиц из «резерва» [1, 3], т.е. оптимизации переселений взрослых и расселения молодых в «архипелаге» городских биотопов, все время меняющемся размер, изолированность и конфигурацию «островов» (не говоря об изменчивости их застроенного окружения). Одна часть поселений здесь постоянно преобразуется: возникает на вновь появившихся «островах», вовремя (а то и заблаговременно) исчезая на деградирующих. Другая часть, напротив, сохраняет привязанность к стабильным «островам», а то и усиливает ее [1, 3].

Общая система переселений особей внутри городских ареалов при этом устойчива, т.е. нечувствительна к «островному эффекту». См. моделирование [1, с. 64], обзор в [1] или полевые данные о переключениях от долговременного обитания на постоянных небольших

территориях к дальним переселениям и/или кочевкам по всему городу и обратно в зависимости от ситуации в окружении особей городских популяций молуккского ибиса в Сиднее [39] или белого ибиса в южной Флориде [32, 33]. Часть птиц также посещала один и тот же кормовой район далеко за пределами основной территории (разрыв в первые десятки км). В исходных популяциях обоих видов подобная резидентность не отмечалась.

б) устойчивого воспроизводства пространственно-этологической структуры, присущей городским популяциям, в череде поколений вопреки «возмущениям». Последние вызваны средовой и демографической стохастичностью здесь и сейчас или трендами направленной эволюции урболандшафта в большем масштабе времени и пространства [1, 26].

Очевидно, а)-б) означают «замедленную» жизнь в городской популяции сравнительно с исходной, т.е. сдвиг стратегии новообразованной городской популяции к «более -К». Требования а) и б) взаимно несовместимы: «давление» движущего отбора на «среднюю» особь входит в контрапункт с «давлением» стабилизирующего на популяционную структуру в целом, на образующие ее отношения – социальные, территориальные и биотопические связи [2, 22, 26]. Противоречие разрешается большей подвижностью всех названных отношений, их большей зависимостью от значимых характеристик урбосреды в окружении особей, их сохранения или трансформаций, т.е. лабильзацией данных связей и контекстуализацией их проявлений.

При ухудшении ситуации связь «городских» птиц с территорией, биотопом или партнером слабеет или прекращается вовсе, пропорционально негативной динамике, а то и с опережением. Они уходят, отыскивая подходящие территории по всему городу, часто на вновь появившихся «островах». Однако к сохраняющимся участкам местообитаний, часто совсем небольшим, «городские» птицы привязаны много сильнее, чем в исходных популяциях. Так, «проточность» группировок с явственно обозначенным (и немногочисленным) контингентом оседлых особей зафиксирована у полевых воробьев (*Passer montanus*) в Куусково и других лесопарках Москвы [40, 41].

Основное население воробьев крайне непостоянно, перемешивание круглогодично, большинство птиц занимают территорию лишь на время одного из двух циклов репродукции. Затем прежние резиденты покидают парк, а на их территориях размножаются пришедшие со стороны. Только 10 % меченых птиц попадают повторно через полгода, 5 % – через год.

Жизненная стратегия небольшого процента оседлых особей альтернативна описанной. Вопреки многократным отловам, они привязаны к постоянным гнездовым и ночевочным убежищам, занимают небольшие и компактные участки обитания. Домовому воробью *P. domesticus* присуще столь же резкое деление на «подвижных» и «оседлых» особей, формирующих «репродуктивное ядро» гнездовых группировок. Правда, он более урбанизирован, почему выше доля птиц, постоянно (почти пожизненно) привязанных к определенным участкам и даже определенным убежищам: это 18,9–26,1 % местного населения (данные повторных отловов через год), причем их привязанность к коллективным ночевкам намного выше, чем к местам гнездования [41].

Эта «бицентрическая» структура популяции с выделением групп «сверхподвижных» и «сверхоседлых» особей, непрерывными сдвигами их соотношения сообразно динамике окружения, безусловно, приспособление общего характера к экстремально высокой нестабильности урбосреды, вовсе частная адаптация к отдельным факторам неблагоприятности, даже сильнейшим (шум, загрязнение, изоляция местообитаний, температурные изменения или трофика популяции). Действительно, столь же «проточны» группировки саксаульного воробья *P. ammodendri*, тяготеющего к закрепленным пескам под спелыми насаждениями белого саксаула – островными биотопами с сильным межгодовым варьированием условий существования [41].

Вполне аналогичны им местообитания на границе ареала или «архипелаг» лесных, луговых и болотных фрагментов, созданный антропогенной фрагментацией ранее непрерывных ландшафтов. Сходство здесь именно в фрагментированности с постоянными изменениями конфигурации «островов» и/или условий существования на них, т.е. не в характеристиках самих местообитаний (микроклимат, растительность и т.д.), но в их динамике во времени и в пространстве. Саксаульный воробей – строго территориальный вид, но с крайне непостоянной пространственной приуроченностью. Численность и распределение гнезд на каждом «острове» сильно варьируют по годам. Ни один воробей, окольцованный у гнезд, не остался на прежнем участке даже после вылета первой генерации птенцов, не то что на следующий год; их гнезда заняли другие, начавшие второй цикл репродукции. Однако большинство меченых воробьев (17,4–26,7 %), меняя места гнездования, остаются в одной и той же популяции – их видят у водопоя в поселке, служащего

единственным источником воды на десятки километров в округе [41]. Аналогичный «би-центризм», с сосуществованием противоположных стратегий в одной популяции описан и для других урбанизированных видов – больших синиц, кроличьих сычей *Athene cunicularia*, черноголовых гаичек *Parus atricapillus* и т.д. [42–44].

Поэтому освоение урболандшафтов, идущее как бы «с избытка» (на подъеме численности) часто не перерастает в урбанизацию, но «вынуждаемое» коллапсом региональных местообитаний перерастает всегда. Его «давлением» вид направленно «движется» по городскому градиенту «вверх», осваивая все сильнее фрагментированные и/или более измененные аналоги исходных местообитаний: в пределе начинается гнездование в городской застройке. Успешная урбанизация здесь – контринтуитивный ответ на коллапс местообитаний, спасающий вид от вымирания. Это произошло с крупными и/или особенно уязвимыми видами водно-болотных угодий, в первую очередь исчезающими при росте городов [26].

Кроме белого и молуккского ибисов, таковы колпица *Platalea leucorodia*, трехцветная цапля *Egretta tricolor*, американский клювач *Mycteria americana*, лебедь-кликун *Cygnus cygnus*, разные виды цапель¹ (прудовая *Ardeola grayii*, малая белая *Egretta garzetta*, египетская *Bubulcus ibis*) и малый баклан *Microcarbo niger* в штате Керала и вообще в Индии. Антропогенные корма, от личинок земноводных в придорожных подтоплениях, отходов рыбных рынков, остатков пищи в мусорных баках до уличной еды (хот-доги и пр.) стали для них полноценной заменой природным [45, 46]. Они позволяют городским популяциям увеличить репродуктивный выход сравнительно с исходными, хотя в ряде случаев менее качественны и снижают физическое состояние птенцов. Коллапс местообитаний стимулирует быструю урбанизацию хомяка *Cricetus cricetus* [48–50].

В обоих случаях долговременная связь с территорией при устойчивости местообитаний сопрягается с немедленным выселением в поисках новых при их разрушении. Этот дуализм фиксируется как в собственно городских ареалах, так и вокруг них, на землях, меняющих

назначение при «захвате» вовнутрь растущего города. И наоборот: виды, пока не начавшие урбанизацию, в градиенте нарушенности местообитаний перемещаются «себе во вред», почему сокращают сезон гнездования, попадают в «экологические ловушки» и пр., либо «отступают» от городских ареалов периферийнее [1, 3, 51].

Подвижность связей – социальных, территориальных, биотопических – неизменно присуща городским популяциям, контрастируя с постоянством и даже инерционностью этого трио в исходных. Успешность прошлого размножения там прочно «привязывает» к прежним соседям, местообитанию и прочим моментам окружения даже при их негативной динамике, делающей гнездование невозможным или опасным, т.е. в городских популяциях сила связей меняется «вслед за средой» от 0 до максимума, в исходных, напротив, поддерживается на некоем постоянном уровне [1, 26].

Данный приспособительный «ответ» на противоположные давления отбора а)-б) «решает» ключевую проблему устойчивости воспроизводства популяционной системы вопреки средней стохастичности при минимуме зависимости от успехов отдельных попыток размножения. Эта адаптация широкого значения заключается в лабилизации отношений, слагающих пространственно-этологическую структуру городской популяции. Она и «открывает дорогу» урбанизации вида: у всех форм, изученных в этом плане лабилизация популяционной структуры растет пропорционально времени от начала успешного освоения урболандшафта. Именно это изменение происходит труднее всего, не приспособление к частным факторам урбосреды (свет, шум, беспокойство людьми и т.д.). Мешает консерватизм жизненной стратегии, толкающий вид «отступать» к периферии региона под «давлением» урболандшафта, но преодолеваемый в рамках возвратной урбанизации – тем позже, чем консервативнее он исходно [26, 37].

По консерватизму-лабильности близкие виды одного рода-семейства распределены гиперболически: лабильных меньше всего, с ростом степени консерватизма число таких видов растет [26, 52, 53]. Первые урбанизируются немедленно, как только городской ареал «дробит», изолирует и преобразует их местообитания в ближних пригородах, т.е. «давление» городского «ядра» поднимет стохастичность условий существования на «островах» (средовую) и переселений особей между ними (демографическую). Это так называемая прямая урбанизация; эти же виды быстрее всего расселяются

¹ 45 % всех цапельников в Индии находится в городских парках и садах [47]. Для северной Кералы, которой посвящена работа, цифры сходные, лишь несколько больше их размещается по обочинам дорог. Быстрая урбанизация этих видов, идущая при исключительно высокой плотности городского населения – следствие коллапса водно-болотных угодий из-за роста городов.

по лесополосам и другим «рукотворным ландшафтам», по природным – существенно медленнее [54, 55]. Впрочем, и их урбанизация зависит от региона. Так, в Закарпатье галка *Corvus monedula* до 1970-х гг. была исключительным урбофобом, не селилась ни в селах, ни в городах. Дальше она освоила Ужгород, где гнездится под застрехами, в других обычных для галок местах, или подобно клинтуху – в полых опорах ЛЭП среди полей и в речных поймах [56].

Более консервативные виды сперва «отступают» от «давления» городских ареалов к периферии региона, где «кружево» видотипичных местообитаний максимально сохранно и связано. Однако через какое-то время (от нескольких до 50–80 лет, иногда до ста) они «поворачивают» на 180°: расселяются по городскому градиенту «вверх», в зоне влияния города занимают все более фрагментированные и сильнее измененные аналоги прежних биотопов, чем расширяют экологическую нишу. В пределе осваивается территория собственно города: сперва крупнейшие «острова» лесов, лугов и болот, захваченные урболандшафтом, потом фрагменты поменьше, потом вид селится на микроучастках растительности внутри застройки и пр.¹

Конечно, подобное произойдет лишь если вид не вымрет за время «отступления» на периферию региона, но продолжит гнездиться на «островах» малонарушенных природных ландшафтов, достаточно крупных и/или малодоступных. Однако чем дальше, тем больше это пресекается хозяйственным освоением «полуприродных» территорий между ними, изолирующим отдельные места гнездования [26]. В период повсеместного падения численности орлана-белохвоста *Haliaetus albicilla* и скопы *Pandion haliaetus* их сохранил Дарвинский заповедник, став главным рефугиумом в центре Нечерноземья, а с началом возвратной урбанизации обоих – источником их расселения на все более измененные территории вокруг [57, 58].

¹ Поэтому критически важно «с опережением» создать региональную сеть ООПТ, репрезентативно отражающую сохранившиеся массивы природных ландшафтов и неразрушенные «коридоры» между ними. Сохранение биоразнообразия – задача, решаемая одновременно «двумя руками»: «содействием» урбанизации «диких» видов (посредством биотехники, экообустройства техногенных аналогов природных биотопов) в наиболее измененных районах в центре региона (агломерации), и территориальной охраной видов и природных сообществ – на малонарушенной периферии. Оба аспекта равно необходимы, взаимно усиливают и дополняют друг друга [26, 37].

Подобный «поворот» мы назвали возвратной урбанизацией [1]. Он неизменно происходит тем позже, чем консервативней жизненная стратегия данного вида сравнительно с близкими, его момент независим от таксономической принадлежности, экологии вида и пр. Возвратная урбанизация потенциально возможна даже у видов, считавшихся урбофобами, находящихся под угрозой исчезновения или уязвимых к антропогенным воздействиям², лишь бы они не исчезли из фауны региона за годы (десятилетия) «отступления» к периферии. Иными словами, перманентные урбофобы отсутствуют, как минимум среди птиц [26, 37].

Урбанизации, прямой ли, возвратной, неизменно предшествует лабилизация популяционной структуры. Вариативность слагающих ее связей (или реализующей их жизненной стратегии особей, в зависимости от фокуса исследований) по ходу успешной урбанизации растет, как и ее обусловленность локально-обстановочным контекстом. Данный процесс происходит, с одной стороны, пропорционально времени от начала освоения конкретного города, с другой – по городскому градиенту «вверх», опережая рост стохастичности, демографической и средней. В таком случае жизнеспособность урбопопуляций растет, несмотря на проникновение на все более урбанизированные территории, с большим уровнем среднего стресса – опережающая лабилизация обеспечивает приспособленность вопреки росту экстремальности среды обитания. Поэтому она – ключевое эволюционное новшество, обеспечивающее освоение урболандшафта еще до проникновения в город

² Эти перечни не зря сильно пересекаются, урбофобы (англ. *Urban avoider*, противопоставляемые так называемым *Urban exploiters*) наиболее уязвимы в современном мире, где урбанизация – общепланетарный процесс и главный двигатель всех составляющих «злой четверки» Джареда Даймонда: прямого преследования, разрушения и фрагментации местообитаний, воздействия завезенных видов на данный или его биотопы, и вымирания по пищевым цепям либо другим связям в экосистеме – топическим, фарическим и фабрическим. Эти четыре фактора определяют сокращение численности обычных видов и толкают к вымиранию редкие: все они напрямую связаны с урбанизацией [59–62], особенно с идущей стихийно, вместо оптимального варианта – планового развития городов в составе агломераций, управляемого на научной основе, предполагающего создание связанной и долговременно устойчивой экосети, с поддержкой урбанизации «диких» видов, экореставрацией разрушенных участков ландшафта, вроде витализации пойм малых рек и экообустройства техногенных аналогов утрачиваемых местообитаний и пр. [37, 53, 63, 64].

как таковой, пока популяция только «испытывает» его воздействие. Она же отделяет динамические популяции вида, устойчивые и прогрессирующие при урбанизации региона, от консервативных, остающихся уязвимыми и сокращающимися [26, 37].

... а она стимулирует инновации и способствует когнитивному развитию

Этот вывод получил подтверждение, независимое от исследований популяционной структуры. Проверая предположения о большем мозге как предикторе урбанизации, F. Sayol et al. [30] выяснили, что лабилизация жизненного цикла важнее – в этом случае урбанизируются и не столь «мозговитые» виды. Анализ воздействия 27 разных городских центров на динамику популяций 629 видов птиц показал, что при относительно меньшем мозге урботолерантность связана с большей «дробностью» репродуктивного усилия, распределяемого на большее число попыток размножения. Это снижает «ценность» каждой из них, уменьшая риск неудачной оценки птицей своего окружения и расходования репродуктивного потенциала впустую, что особенно важно в городе ввиду нестабильности местообитаний и непредсказуемости изменений в них и вокруг [30]. При относительно большем мозге урботолерантность, наоборот, связана с меньшей «дробностью» репродуктивного усилия в популяции, но с большей поведенческой и экологической пластичностью индивидов, удлиняющей жизнь и ведущей к более гибким и точным оценкам предпочтительного момента размножения. Оба варианта лабилизуют выбор между размножением и самосохранением в каждый отдельный сезон, а он – важный аспект жизненной стратегии, также показывающий ее изменения к «более -К» [2, 5, 19, 22] и дополнительный к отношениям, изученным нами. При успешной урбанизации трейд-офф между самосохранением и размножением везде делается гибче и разрешается ситуативнее, увеличивая приспособленность в новой, необычной, исходно неблагоприятной среде, каковы город и иные «рукотворные ландшафты» [36, 42].

Другие работы показывают, что первое и второе – разные стороны общего процесса лабилизации жизненной стратегии. В каждый отдельный сезон она меняется ко все большему предпочтению будущего размножения в лучших условиях по сравнению с репродукцией здесь и сейчас (растет шанс «пропустить ход» и размножиться после). Большая гибкость здесь позитивно связана с появлением и накоплением

инноваций независимо от характера биотопов: однако последние чаще всего городские, так как данные изменения еще и предиктор урбанизации [24, 65]. Это увеличивает жизнеспособность популяций и все больше лабилизирует ее структуру. Последнее, в свою очередь, стимулирует поведенческие инновации и делает точнее прогноз особями средовых изменений, наиболее развитый именно в городе [1, 42, 66]: круг замыкается.

Рост численности способствует появлению инноваций, падение – наоборот, что связывает их появление с успехом урбанизации [24, 65]. У тех же видов накопление инноваций само по себе уменьшает риск вымирания от трансформации местообитаний, но не чрезмерной охоты и воздействия инвазивных видов [67]. Данные анализировали независимо от успеха/неуспеха урбанизации, так что эта зависимость особенно увеличивает жизнеспособность именно городских популяций («их» ландшафт максимально преобразован, и нет охоты). Наряду с большей гетерогенностью урболандшафтов инновации создают развивающую среду обитания, чем усиливают отбор на больший мозг. Последний присущ более оседлым видам, поэтому урбанизация усиливает оседлость, вплоть до полной (вовсе не вследствие мягкости городских зим) [30].

Те же тренды отмечены в урбанизированных популяциях млекопитающих. За 100 лет урбанизации штата Миннесота (США) у 3 видов (пенсильванская полевка *Microtus pennsylvanicus*, белоногий хомячок *Peromyscus leucopus*, масковая бурозубка *Sorex cinereus*) объем черепа значимо вырос на «городских» территориях сравнительно с «сельскими» (на 6 %). Различия между ними по данному показателю растут пропорционально размеру выводка; на уровне тенденции рост объема мозга при контроле размеров тела фиксирован у всех 10 изученных видов, с большей его изменчивостью в городах. За те же 100 лет объем черепа значимо вырос в «сельских» популяциях всех видов насекомых, видимо, как реакция на рост преобразований ландшафта, вызванных интенсификацией земледелия [68]. Отбор на больший объем черепа выявлен у «городских» пенсильванских полевок и белоногих хомячков в округе Allegheny (юго-западная Пенсильвания), быстро урбанизировавшемся в последние 100 лет. У «городских» короткохвостых бурозубок *Blarina brevicauda* он не менялся, однако уменьшился у большого бурого кожана *Eptesicus fuscus* [69].

Это же верно для птиц, освоивших иные варианты экстремальных сред обитания. Их «неблагоприятность» наиболее совокупно выражена

ростом гетерогенности ландшафтной мозаики, максимумом нестабильности и изменчивости условий существования в занятых «островах» местообитаний. Все три параметра максимальны в городах, несколько ниже у северных границ ареалов (как минимум у дендрофильной авифауны умеренной зоны), еще ниже на океанических островах. У осваивающих их видов также отмечено относительное увеличение мозга сравнительно с материковыми, их отличает самая сложная орудийная деятельность (дятловый выюрок *Camarhynchus pallidus*, новокаледонская галка *Corvus moneduloides*, гавайская ворона *C. hawaiiensis*). Как и прочие инновации, она активизируется изменением к худшему вроде засух, на островах приходящих нерегулярнее и сильнее проявляющихся, и возникает как адаптация к такой переменности [24, 25, 70, 71], а не к островной изоляции¹ *per se*.

Так, у северных популяций черноголовых гаичек *Parus atricapillus* сравнительно с южными (где климат мягче) ниже латентный период в решении двух проблемных задач: снять прозрачную, но утяжеленную крышечку с кормушки либо приблизиться к новой кормушке, сесть и начать есть. У них же и относительно больший передний мозг. Скорее всего, эти отличия врожденные: уровень кортизола не различается между популяциями, и лучшую обучаемость «северян» не объяснить материнским эффектом от стресса, переданным повышением кортизола в желтке яйца [72]. Большой мозг, лучшее решение проблемных задач и т.д. когнитивные «достижения» в трех названных экстремальных средах обитания дают их носителям большую кладку, однако связаны с «платой» – выше риск гибели гнезда от хищников и других внешних воздействий, см. данные по большим синицам, черноголовым и горным гаичкам *P. gambelli* [73]. Впрочем, следствие повышенной инновативности – поведенческие изменения в гнездовых стациях, способе расположения гнезда и т.д. [1, 3, 5, 73] снижают «плату» и увеличивают дивергенцию городских популяций от исходных. Круг замыкается.

Поэтому сдвиг жизненной стратегии в сторону «более -K» и последствия – «замедление жизни», меньший вклад в каждое отдельное размножение, приоритет будущего размножения в лучших условиях над текущим и пр. – суть адаптации широкого значения. Ее носители получают явное преимущество *везде*

в современном мире, где трансформация природных ландшафтов повсеместна, как и неустойчивость популяций даже обычных видов, быстрые изменения ареала, часты дальние завозы и заносы, гомогенизирующие разные фауны. У таких видов и популяций значимо увеличен успех инвазий – вероятность «приживания» и роста численности в чужой для вида местности. Данные опровергли прежде популярное мнение о положительной связи успеха инвазий со скоростью размножения переселенцев. Большая размножаемость («*high brood value*») отрицательно связана с выживаемостью, критически важной для новоприбывших, чтобы образовать устойчивую популяцию [74].

Анализ 2760 историй вселения 429 видов птиц из 49 семейств показал прямо противоположные корреляты успешного закрепления в новой среде (47 %). Они совпадают с предикторами урбанизации: большая выживаемость, меньшая «цена» каждой попытки размножения, т.е. лабилизация выбора между ним и самоподдержанием индивида (24 % объясненной дисперсии), относительный размер мозга (19 %) и генерализм в выборе местообитаний (6 %, слабейший эффект). При росте числа первопоселенцев с 5 до 100 успешность инвазий растет почти до максимума и почти не меняется с последующим ростом численности до 1000, 4000, 10000; данное «насыщение» не зависит от скорости размножения. Размер кладки, оппозиция *r-K*-видов и масса тела незначимы [74].

Доля успешных вселенцев в местность *X* прямо пропорциональна другим аспектам той же лабилизации: выживаемости взрослых и репродуктивному выходу за жизнь. Большой репродуктивный потенциал вида увеличивает свободный член этой регрессии, не меняя угла наклона. При освоении новых территорий, как и городов, жизнеспособность популяции как целого много важнее размножаемости особей, а лабилизация жизненной стратегии, улучшающая отреагирование непредсказуемых изменений – сходства новых биотопов с исходными [74]. Все перечисленное нетипично и неадаптивно в природных ландшафтах, в городах же наоборот, почему прогресс этих признаков в ходе урбанизации – важнейшее эволюционное новшество [37, 3]. Следовательно, большой мозг ряда «городских» видов скорее следствие, чем причина урбанизации² (облегченной

¹ *De facto* здесь везде речь идет об архипелагах, как у А. Р. Уоллеса. Напротив, уединенные острова, даже крупные (биота Мадагаскара) ничего подобного не дают, как и архипелаги из главного и множества мелких островов (биоты Англии и Новой Зеландии).

² В этом плане интересна урбанизация земноводных, группы весьма «низкоинтеллектуальной». «Дробность» репродуктивного успеха им создают многочисленные теплые водоемы, как и возможность перезимовать в них на стадии имаго или личинки (если вид вообще на это способен).

у «видов-высочек»), но лабилизация жизненной стратегии – ее общенормативная предпосылка.

Другие аспекты этих же изменений, поднимающих приспособленность городских популяций – большая «дробность» репродуктивного усилия и предпочтение будущих размножений текущему. Городской климат, его «экологический след», нарушения местообитаний, когда они не чрезмерны, создают материальную возможность для этого, увеличивая выживаемость (отчасти репродуктивный успех) и обогащая ресурсную базу вида [2, 22, 37, 75, 76].

Благодаря этому в демографическом отношении «городские» птицы и млекопитающие максимально сближаются с *Homo sapiens*. Наш вид единственный, кто увеличивает численность за счет удлинения СОПЖ средствами социального и научно-технического прогресса, но при снижении размножаемости особей (следствие удлинения времени получения образования, [27]). Все это отчасти присуще и урбанизированным популяциям птиц и млекопитающих, но достигается за счет специфических свойств урболандшафтов: обилием органического вещества и энергии, «стянутых» в города с площади «экологического следа», при максимуме экологической стохастичности [1, 2, 22].

Здесь не может быть речи об «автономизации от среды»; взаимодействие с ней интенсифицируется и у всего вида, и у отдельных особей, тем более, что лабилизация «подстегивается» гибельностью и/или неэффективностью в урболандшафте простого следования видовым стереотипам в гнездовании, кормлении, обследовании территорий. В нем слишком часто «исходные» местообитания вида сделались экологическими ловушками, а устойчивое существование и успешное размножение требуют изменений, следующих из большей «подвижности» жизненного цикла [24, 25], паттернов отношений между особями в популяции [26] или самостоятельного оценивания птицами своего окружения и ситуаций, возникающих в нем [42].

Резюмируя, разные виды птиц осваивают урболандшафт двумя способами – большей поведенческой и экологической пластичностью либо большими «дробностью» репродуктивного усилия и вариативностью жизненного цикла. Оба они *увеличивают* относительный размер мозга [30].

«Принцип Ле Шателье» при воздействии урболандшафта

Урбанизация региона идет закономерно и предсказуемо, происходящее при этом разви-

тие агломераций и их объединений (опорный каркас расселения) описывается эволюционными моделями урбанизации [26]. На всей территории сложной системы, созданной сопряженным развитием городов разного уровня иерархии, урбанизация увеличивает средовой стресс для птиц, обитающих в местообитаниях ближних пригородов. Чем дальше, тем больше они фрагментируются, теряют связность и изолируются друг от друга, преобразуются с краев, т.е. мозаика видовых биотопов, доселе довольно статичная, меняется быстро, непредсказуемо и в неблагоприятную сторону [37]. Самый вероятный ответ на такое «давление» – отступить с «архипелага» местообитаний на оставшийся периферийнее «материк». Оно тем вероятнее, чем вид специализированнее и исходная жизненная стратегия консервативнее: то и другое способствует превентивно-защитным адаптациям, ликвидирующим контакт с фактором неблагоприятности [77, 78].

Урбанизация вида, прямая или возвратная – контринтуитивный ответ, основанный на инвазии в экстремальную среду обитания и направленной перестройке сперва популяционной системы, потом (с некоторым запозданием), физиологии, морфологии и генетики индивидов в сторону приспособления к ней [3]. «Отступление» не меняет жизненной стратегии, что увеличивает уязвимость видов к изменениям местообитаний при последующей урбанизации региона. Напротив, контринтуитивный ответ лабилизует жизненную стратегию, ее изменения к «более -K» сохраняют возникшую урбанизированную популяцию вопреки данным изменениям, подтверждая сугубую адаптивность обоих урбанизаций, прямой и возвратной.

В обоих случаях исчезает угроза жизнеспособности, рожденная подъемом средового стресса. Это своего рода принцип Ле Шателье для поведения вида в локальной катастрофе, созданной «раздроблением» и «пережевыванием» природных ландшафтов растущими и соединяющимися городами: урбанизация делает вид резистентным, «отступление» к периферии – снимает проблему на время, но «на длинной дистанции» уязвимость вида растет из-за растущего островного эффекта, да и само воздействие не исчезает, но только усиливается [1]. Урбанизация видов везде «стартует» за пределами городских ареалов (хотя изучается обычно внутри)¹, и они заселяются позже, на пике

¹ Обычно это «ядра» агломераций, развившихся в данном регионе – Калининград, Москва, Санкт-Петербург, Берлин, Воронеж, Харьков, полицентричных в Донбассе и пр.

процесса. «Стартовая позиция» – природные местообитания вокруг «ядер» агломераций, либо их подчиненные (малые-средние) города, с большим развитием природных территорий и/или участков полей, садов, прочих сельскохозяйственных угодий внутри [79–81]. Урбанизация запускается не «давлением» урбосреды напрямую, но его предвестниками в виде «тройки» биотопических изменений (фрагментация, трансформация, контракция) еще вне собственно города [1]. Предвестники ведут к опережающей перестройке популяционной организации вида (а значит, и поведения особей) в отношении всех трех изменений ландшафтов и/или связанных с ними фаунистических комплексов, начиная с активного проникновения в измененную ими среду («еще вчера» бывшую экстремальной), жизни и размножения там. Птицы, образующие городские популяции, в ответ на то же воздействие могли бы и отступить – как «отступают» от других городов внутри своего ареала.

Это создает проблему, до сих пор не решенную [26]: почему одни и те же виды с разной скоростью урбанизируются в регионах, расположенных по соседству, с одинаковыми местообитаниями, и сравнимым развитием городских систем, да и уровнем численности вида? Есть масса примеров, когда в одном регионе вид давно и успешно освоил урболандшафт, «городские» популяции процветают, а в соседнем это сделать даже не пробует, ведет себя как пассивный урбанист или урбофоб. Таковы вяхирь в Хамине (Финляндия) и Выборге; певчий дрозд в Люблине и Варшаве, при неудаче урбанизации в Калининграде; рябинник в Кенигсберге и Мемеле (Клайпеде) в первой половине XX в. и в современном Калининграде, где он полностью урбанизировался (или в городах Литвы, где до сих пор населяет лишь приречные заросли, старые кладбища, парки, избегая

застроенных территорий); зеленый дятел *Picus viridis* в Берлине, Варшаве и Ставрополе, с одной стороны, Москве и Санкт-Петербурге, с другой; большой пестрый дятел *Dendrocopos major* в Москве и Санкт-Петербурге; сорока в Москве и Туле, Орле, Белгороде, чье заселение шло в разные десятилетия и пр. [26, 82–86].

Заключение

Проведенный анализ показывает, что урбанизация «диких» видов неизменно меняет жизненные стратегии в сторону «более -К» (сравнивая с исходными популяциями) и направлены на преодоление главных «препятствий» в освоении видом урбосреды: ее неустойчивости, изменчивости и гетерогенности. Универсальности «проблем» соответствует универсальность «решений», образующих адаптации, в том числе связанных с «прохождением» жизненного цикла (медленнее, с более дробным репродуктивным усилием, «примат будущего над настоящим» в его реализации, большая контекстуальность каждой попытки последнего, с лучшей переключаемостью на противоположную форму активности – самосохранение), т.е. разным составляющим изменений к «более -К».

Благодаря этому урбанизированные популяции не просто устойчивы к названным общим характеристикам урбосреды, но с большей или меньшей успешностью используют их для роста численности, расширения городской экологической ниши, т.е. для биологического прогресса. Для исходных популяций, наоборот, все это неблагоприятные воздействия и факторы риска, заставляющие отступать при «давлении» города на их местообитания; урбанизированные, наоборот, сохраняют жизнеспособность даже при усилении данных параметров при постоянно идущей эволюции урболандшафта.

Список литературы

1. Фридман В. С., Еремкин Г. С. Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урболандшафта. М. : URSS, 2009. 240 с.
2. Sepp T., McGraw K. J., Kaasik A. [et al.]. A review of urban impacts on avian life-history evolution: Does city living lead to slower pace of life? // Glob. change biol. 2018. Vol. L24 (4). P. 1452–1469.
3. Фридман В. С., Суслов В. В. Города как «арены» микроэволюционных процессов. Изменения поведения и популяционной структуры, отбор генотипов в «городских» популяциях птиц и других позвоночных. М. : URSS, 2022. 360 с.
4. Møller A. P., Diaz M., Flensted-Jensen E. [et al.]. High urban population density of birds reflects their timing of urbanization // Oecologia. 2012. Vol. 170 (3). P. 867–875.
5. Miranda A. C. Mechanisms of Behavioural Change in Urban Animals: The Role of Microevolution and Phenotypic Plasticity // Ecol. Conserv. Birds in Urb. Envir / ed. by E. Murgui, M. Hedblom. Springer Int. publ., 2017. P. 113–132.
6. Самойлова А. Д., Аралов А. В. Изучение мест гнездования вяхири *Columba palumbus* L. в Туле // Известия ТулГУ. Естественные науки. 2021. Вып. 2. С. 42–46.

7. Гашек В. А., Попов Е. А. Синантропизация вяхиры в Челябинской области // Фауна Урала и Сибири. 2022. Т. 1. С. 68–74.
8. Астафьева Т. В., Гришанов Г. В. *Columba palumbus* L. в городах Калининградской области // Вестник Балт. федер. Ун-та. 2012. Т. 7. С. 52–59.
9. Solonen T. Larger broods in the Northern Goshawk *Accipiter gentilis* near urban areas in southern Finland // *Ornis Fenn.* 2008. Vol. 85. P. 118–125.
10. Морозов Н. С. Долговременные исследования параметров населения птиц природных территорий больших городов: значение и перспективные направления // Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города : материалы III Междунар. конф. М. : Изд-во РАН, 2000. С. 161–162.
11. Одум Ю. Экология : в 2 т. М. : Мир, 1986. 328 с.
12. Пианка Э. Эволюционная экология. М. : Мир, 1981. 399 с.
13. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества : в 2 т. М. : Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
14. Харитонов С. П. Предъявленные альтернативы – механизм резкого увеличения скорости действия естественного отбора // Русск. орнит. журн. 2019. Т. 28 (1853). С. 5471–5480.
15. Фридман В. С. Что не так с социобиологией? // Социально-экологические технологии. 2016. Вып. 4. С. 78–115.
16. Громов В. С. Забота о потомстве у грызунов: физиологические, этологические и эволюционные аспекты. М. : КМК, 2013. 340 с.
17. Громов В. С. Эволюция социальности у млекопитающих. М. : Т-во научн.изд. КМК, 2017. 364 с.
18. Роговин К. А. Стресс в раннем онтогенезе как адаптивное явление // Журн. общ. биол. 2019. Т. 80 (2). С. 95–123.
19. Reznick D. N., Ghalambor C. K., Crooks K. Understanding the Evolutionary Consequences of Predator Removal in Natural Communities: Experimental Studies of Evolution in Guppies as a Model System // *Mol. Ecol.* 2008. Vol. 17. P. 97–107.
20. Фридман В. С. От стимула к символу. Сигналы в коммуникации позвоночных : в 2 ч. М. : URSS, 2013. 424 с.
21. Capilla-Lasheras P., Thompson M. J., Sánchez-Tójar A. [et al.]. A global meta-analysis reveals higher variation in breeding phenology in urban birds than in their non-urban neighbours // *Ecol. Lett.* 2022. Vol. 25 (11). P. 2552–2570.
22. Sepp T., McGraw K. J., Giraudeau M. Urban Sexual Selection // *Urban Evolutionary Biology* / ed. by M. Szulkin, J. Munshi-South, A. Charmantier. Oxf. : Oxf. Univ. Press, 2020. P. 234–250.
23. Lamarre J., Cheema S. K., Robertson G. J. Foraging on anthropogenic food predicts problem-solving skills in a seabird // *Sci. Total Env.* 2022. Vol. 850. P. 157732. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.157732
24. Sol D., Sayol F., Ducatez S., Lefebvre L. The life-history basis of behavioural innovations // *Phil. Transact. Roy. Soc. B.* 2016. Vol. 371 (1690). P. 20150187.
25. Sol D., Maspons J., Gonzalez-Voyer A. [et al.]. Risk-taking behavior, urbanization and the pace of life in birds // *Beh. Ecol. Sociobiol.* 2018. Vol. 72 (3). P. 59–68.
26. Фридман В. С., Еремкин Г. С., Захарова Н. Ю. Возвратная урбанизация – последний шанс на спасение уязвимых видов птиц Европы? // *Russ. J. Ecosyst. Ecol.* 2016. Т. 1 (4). doi: 10.21685/2500-0578-2016-4-3
27. Фридман В. С. Социальная эволюция *Homo sapiens*: взгляд зоолога // Социально-экологические технологии. 2016. Вып. 1. С. 76–88.
28. Forbs T. Ibis use 'stress and wash' technique to eat poisonous cane toads // ABC News. 23.11.2022. URL: <https://www.abc.net.au/news/2022-11-23/ibis-find-way-to-eat-toxic-cane-toads/101683596>
29. Donato D. B., Potts R. T. Culturally transmitted predation and consumption techniques by Torresian Crows' *Corvus orru* on Cane Toads *Bufo marinus* // *Austr. Field Ornith.* 2004. Vol. 21 (3). P. 125–126.
30. Sayol F., Sol D., Pigot A. L. Brain Size and Life History Interact to Predict Urban Tolerance in Birds // *Front. Ecol. Evolution.* 2020. Vol. 8 (58). doi: 10.3389/fevo.2020.00058
31. Charmantier A., Demeyrier V., Lambrechts M. Urbanization is associated with divergence in pace-of-life in great tits // *Front. Ecol. Evol.* 2017. Vol. 5 (53). doi: 10.3389/fevo.2017.00053
32. Kidd A. D. Movement ecology of the American White Ibis (*Eudocimus albus*) across an urbanization gradient. Doct. Diss. Univ. Georgia, 2018. 120 p.
33. Kidd-Weaver A., Hepinstall-Cymerman J. The movements of a recently urbanized wading bird reveal changes in season timing and length related to resource use // *PloS One.* 2020. Vol. 15 (3). P. E0230158.
34. Maspons J., Molowny-Horas R. Behaviour, life history and persistence in novel environments // *Phil. Roy. Soc. B.* 2019. Vol. 374 (1781). P. 20180056.
35. Smith A. C. M., Munro U., Figueira W. F. Modelling urban populations of the Australian White Ibis (*Threskiornis molucca*) to inform management // *Popul. Ecol.* 2013. Vol. 55 (4). P. 567–574.
36. Alberti M., Correa C., Marzluff J. M. [et al.]. Global urban signatures of phenotypic change in animal and plant populations // *PNAS.* 2017. Vol. 114 (34). P. 8951–8956.
37. Фридман В. С. Город как заказник: (пока?) неиспользуемая возможность // Памяти Германа Павловича Гапочки / под ред. Д. Д. Соколова. М., 2018. С. 164–193.
38. Kelcey J. G., Rheinwald G. Birds in European Cities. St. Katharinen : Ginster Verlag, 2005. 456 p.

39. Martin J., French K., Major R. Behavioural adaptation of a bird from transient wetland specialist to an urban resident // PLoS One. 2012. Vol. 7 (11). P. e50006.
40. Иваницкий В. В., Матюхин А. В. К популяционной биологии полевого воробья (*Passer montanus*) в городских лесопарках // Зоол. Журн. 1990. Т. 69 (4). С. 8–89.
41. Иваницкий В. В., Матюхин А. В. Сравнительный анализ постоянства персонального состава популяций разных видов воробьев (*Passeridae*) // Экология популяций: структура и динамика : материалы совещания. М. : Изд-во РСХА, 1995. С. 546–559.
42. Lowry H., Lill A., Wong B. B. Behavioural responses of wildlife to urban environments // Biol. rev. 2013. Vol. 88 (3). P. 537–549.
43. Luna Á., Palma A., Sanz-Aguilar A. [et al.]. Personality-dependent breeding dispersal in rural but not urban burrowing owls // Sci.rep. 2019. Vol. 9 (1). P. 1–8.
44. Stracey C. M., Robinson S. K. Are urban habitats ecological traps for a native songbird? Season-long productivity, apparent survival, and site fidelity in urban and rural habitats // J. Avian Biol. 2012. Vol. 43 (1). P. 50–60.
45. Evans B. A., Gawlik D. E. Urban food subsidies reduce natural food limitations and reproductive costs for a wetland bird // Sci.rep. 2020. Vol. 10 (1). P. 1–12.
46. Murray M. H., Kidd A. D., Curry S. E. [et al.]. From wetland specialist to hand-fed generalist: shifts in diet and condition with provisioning for a recently urbanized wading bird // Phil. Trans. Roy. Soc. B. 2018. Vol. 373 (1745). P. 20170100.
47. Roshnath R., Sinu P. A. Are the heronry birds adapting to urbanization? // Zoo's print. 2017. Vol. 32 (12). P. 27–33.
48. Суров А. В., Поплавская Н. С., Богомолов П. Л. [и др.]. Синурбанизация обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L., 1758) // Росс. ж. биол. инвазий. 2015. Т. 8 (4). С. 105–116.
49. Поплавская Н. С., Чунков М. М., Юферева В. В. [и др.]. Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) в Предкавказье: генетическая структура городских и пригородных популяций // Генетика. 2019. Т. 55 (2). С. 1–12.
50. Феоктистова Н. Ю., Мещерский И. Г., Богомолов П. Л. [и др.]. Непреднамеренно поставленный эксперимент – заселение вновь созданного городского парка видом-синурбистом обыкновенным хомяком *Cricetus cricetus* L., 1758 // Известия РАН. Сер.биол. 2020. Вып. 2. С. 224–232.
51. Marzluff J. M., DeLap J. H., Oleyar M. D. [et al.]. Breeding Dispersal by Birds in a Dynamic Urban Ecosystem // PLoS One. 2016. Vol. 11 (12). P. e0167829. doi: 10.1371/journal.pone.0167829
52. Callaghan C. T., Major R. E., Wilshire J. H. [et al.]. Generalists are the most urban-tolerant of birds: a phylogenetically controlled analysis of ecological and life history traits using a novel continuous measure of bird responses to urbanization // Oikos. 2019. Vol. 128 (6). P. 845–858.
53. Ducatez S., Sayol F., Sol D., Lefebvre L. Are Urban Vertebrates City Specialists, Artificial Habitat Exploiters, or Environmental Generalists? // Integr. Comp. Biol. 2018. Vol. 58. № 5. P. 929–938.
54. Белик В. П. Проникновение северных дендрофильных видов птиц в глубь пустынь Казахстана // Беркут. 1997. Т. 6 (1-2). С. 19–23.
55. Evans K. L., Hatchwell B. J., Parnell M. A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study // Biol. Rev. 2010. Vol. 85 (3). P. 643–667.
56. Луговой А. Е. Врановые Закарпатье в XX столетии // Экология врановых птиц в антропогенных ландшафтах : материалы Междунар. конф. Саранск, 2002. С. 83–86.
57. Пчелинцев В. Г., Бабушкин М. В., Кузнецов А. В. Распределение и численность орлана-белохвоста (*Haliaeetus albicilla*) и скопы (*Pandion haliaetus*) на Северо-Западе России // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3: Биология. 2010. Вып. 1. С. 3–14.
58. Бабушкин М. В., Кузнецов А. В., Демина О. А. Новые данные по численности и распределению скопы и орлана-белохвоста на крупных водоемах Северо-Запада России // Редкие виды птиц Нечерноземного Центра России : материалы V совещания. М. : МПГУ, 2014. С. 269–271.
59. Elmqvist T., Fragkias M., Goodness J. [et al.]. Urbanization, biodiversity and ecosystem services: challenges and opportunities: a global assessment // Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities. Springer Nature. 2013. P. 13–30.
60. Aronson M. F., La Sorte F. A., Nilon C. H. [et al.]. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers // Proc. Roy. Soc. B. 2014. Vol. 281, № 1780. P. 20133330.
61. Sol D., González-Lagos C., Moreira D. [et al.]. Urbanisation tolerance and the loss of avian diversity // Ecol. lett. 2014. Vol. 17 (8). P. 942–950.
62. Rosenberg K. V., Dokter A. M., Blancher P. J. [et al.]. Decline of the North American avifauna // Science. 2019. Vol. 366, № 6461. P. 120–124.
63. Родоман Б. Б. Поляризованная биосфера. Смоленск : Ойкумена, 2002. 336 с.
64. Callaghan C. T., Bino G., Major R. E. [et al.]. Heterogeneous urban green areas are bird diversity hotspots: insights using continental-scale citizen science data // Landsc. Ecol. 2019. Vol. 34 (6). P. 1231–1246.
65. Sol D., Lapiedra O., González-Lagos C. Behavioural adjustments for a life in the city // Anim. Behav. 2013. Vol. 85 (5). P. 1101–1112.
66. Blumstein D. T. Attention, habituation, and antipredator behaviour: implications for urban birds // Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations / ed. by D. Gil, H. Brumm. Oxford : Oxf. Univ. Press, 2014. P. 41–53.

67. Ducatez S., Sol D., Sayol F., Lefebvre L. Behavioural plasticity is associated with reduced extinction risk in birds // *Nature Ecol. Evol.* 2020. P. 1–6.
68. Snell-Rood E. C., Wick N. Anthropogenic environments exert variable selection on cranial capacity in mammals // *Proc. Roy. Soc. B.* 2013. Vol. 280 (1769). P. 20131384. doi: 10.1098/rspb.2013.1384
69. de Pasquale C., Li X. X., Harold M. [et al.]. Selection for increased cranial capacity in small mammals during a century of urbanization // *J. Mammal.* 2020. Vol. 101 (6). P. 1706–1710.
70. Sayol F. Environmental variation and the evolution of large brains in birds // *Nature Comm.* 2016. Vol. 7, № 1. P. 1–8.
71. Sayol F., Downing P. A., Iwaniuk A. N. [et al.]. Predictable evolution towards larger brains in birds colonizing oceanic islands // *Nature comm.* 2018. Vol. 9. P. 1–7.
72. Roth T. C., LaDage L. D., Pravosudov V. V. Learning capabilities enhanced in harsh environments: a common garden approach // *Proc. R. Soc. B.* 2010. Vol. 277. P. 3187–3193.
73. Lefebvre L., Aplin L. M. Social learning and innovation // *Avian cognition*. Chapt. 6. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2017. P. 93–117.
74. Sol D., Maspons J., Vallosera M. [et al.]. Unraveling the Life History of Successful Invaders // *Science*. 2012. Vol. 337, № 6094. P. 580–584. doi: org/10.1126/science.1221523
75. Жигарев И. А. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосквья (популяционный аспект). М. : Прометей, 2004. 232 с.
76. Жигарев И. А. Нарушения и видовое богатство сообществ. Эффект «высвобождения ресурсов нарушением» // *Научн. тр. МПГУ. Физ.-мат. и естеств. науки*. М. : Прометей, 2007. С. 339–350.
77. Bonier F. Hormones in the city: endocrine ecology of urban birds // *Hormones and Behavior*. 2012. Vol. 61, № 5. P. 763–772.
78. Suslov V. V. Par force evolution as a mechanism for rapid adaptation // *Paleontological Journal*. 2013. Vol. 47, № 9. P. 1048–1055.
79. Лыков Е. Л. Фауна, население и экология гнездящихся птиц городов Центральной Европы (на примере Калининграда) : дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 286 с.
80. Лыков Е. Л., Авилова К. В., Беме И. Р. Некоторые сравнительные аспекты синантропизации птиц сем. Дроздовых (*Turdidae*) в г. Калининград // *Вестн. МГУ*. 2009. Вып. 2. С. 33–41.
81. Кузиков И. В. Об урбанизации певчего дрозда *Turdus philomelos* и истории его расселения по населенным пунктам Московского региона // *Русск. орнит. журн.* 2013. Т. 22 (913). С. 2319–2330.
82. Шукшина М. С., Гришанов Г. В. История формирования и современное состояние городской популяции рябинника (*Turdus pilaris* L.) в Калининграде // *Вестн. Балт. фед. ун-та им. И. Канта*. 2014. Вып. 7. С. 8–17.
83. Гришанов Г. В., Шукшина М. С. Урбанизация певчего дрозда (*Turdus philomelos* C. L. Brehm) в Калининграде: история процесса и причины неуспеха // *Вестник Балт. фед. ун-та*. 2015. Вып. 7. С. 14–22.
84. Evans K. L., Gaston K. J., Frantz A. C. [et al.]. Independent colonisation of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species // *Proc. Roy. Soc. L. Ser. B.* 2009. Vol. 276. P. 2403–2410.
85. Лыков Е. Л. Происхождение городских популяций птиц: географическая экспансия или независимое формирование (на примере четырех видов) // *Орнитология*. М. : Изд-во МГУ, 2021. Вып. 45. С. 36–53.
86. Лыков Е. Л. Современное состояние городских популяций серой вороны и сороки в г. Туле // *Экология врановых птиц в естественных и антропогенных ландшафтах Северной Евразии : материалы Всерос. науч. конф. Казань : Олитех, 2022. С. 77–80.*

References

1. Fridman V.S., Eremkin G.S. *Urbanizatsiya «dikikh» vidov ptits v kontekste evolyutsii urbolandshafta = Urbanization of "wild" bird species in the context of urban landscape evolution*. Moscow: URSS, 2009:240. (In Russ.)
2. Sepp T., McGraw K.J., Kaasik A. et al. A review of urban impacts on avian life-history evolution: Does city living lead to slower pace of life? *Glob. change biol.* 2018;L24(4):1452–1469.
3. Fridman V.S., Suslov V.V. *Goroda kak «areny» mikroevolyutsionnykh protsessov. Izmeneniya povedeniya i populyatsionnoy struktury, otbor genotipov v «gorodskikh» populyatsiyakh ptits i drugikh pozvonochnykh = Cities as "arenas" of microevolutionary processes. Changes in behavior and population structure, selection of genotypes in "urban" populations of birds and vertebrates*. Moscow: URSS, 2022:360. (In Russ.)
4. Møller A.P., Diaz M., Flensted-Jensen E. et al. High urban population density of birds reflects their timing of urbanization. *Oecologia*. 2012;170(3):867–875.
5. Miranda A.C. Mechanisms of Behavioural Change in Urban Animals: The Role of Microevolution and Phenotypic Plasticity. *Ecol. Conserv. Birds in Urb. Envir.* Springer Int. ubl., 2017:113–132.
6. Samoylova A.D., Aralov A.V. Study of nesting sites of wood pigeon *Solumba palumbus* L. in Tula. *Izvestiya Tul-GU. Estestvennye nauki = Proceedings of Tula State University. Natural Sciences*. 2021;(2):42–46. (In Russ.)
7. Gashek V.A., Popov E.A. Synanthropization of wood pigeon in the Chelyabinsk region. *Fauna Urala i Sibiri = Fauna of the Urals and Siberia*. 2022;1:68–74. (In Russ.)
8. Astaf'eva T.V., Grishanov G.V. *Columba palumbus* L. in the cities of the Kaliningrad region. *Vestnik Balt. feder. Un-ta = Bulletin of the Baltic Federal University*. 2012;7:52–59. (In Russ.)

9. Solonen T. Larger broods in the Northern Goshawk *Accipiter gentilis* near urban areas in southern Finland. *Ornis Fenn.* 2008;85:118–125.
10. Morozov N.S. Long-term studies of parameters of bird populations in natural areas of large cities: significance and promising directions. *Ekopolis 2000: ekologiya i ustoychivoe razvitie goroda: materialy III Mezhdunar. konf. = Ecopolis 2000: ecology and sustainable development of the city: Proceedings of the III International Conference.* Moscow: Izd-vo RAMN, 2000:161–162. (In Russ.)
11. Odum Yu. *Ekologiya: v 2 t. = Ecology: in two volumes.* Moscow: Mir, 1986:328. (In Russ.)
12. Pianka E. *Evolutsionnaya ekologiya = Evolutional ecology.* Moscow: Mir, 1981:399. (In Russ.)
13. Bigon M., Kharper Dzh., Taunsend K. *Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva: v 2 t. = Ecology. Individuals, populations and communities: in 2 volumes.* Moscow: Mir, 1989;2:477. (In Russ.)
14. Kharitonov S.P. The presented alternatives as a mechanism for a sharp increase in the speed of action of natural selection. *Russk. ornit. zhurn. = Russian journal of ornithology.* 2019;28(1853):5471–5480. (In Russ.)
15. Fridman V.S. What's wrong with sociobiology? *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii = Socio-ecological technologies.* 2016;(4):78–115. (In Russ.)
16. Gromov V.S. *Zabota o potomstve u gryzunov: fiziologicheskie, etologicheskie i evolyutsionnye aspekty = Parental care in rodents: physiological, ethological and evolutionary aspects.* Moscow: KMK, 2013:340. (In Russ.)
17. Gromov V.S. *Evolutsiya sotsial'nosti u mlekopitayushchikh = Evolution of sociality in mammals.* Moscow: T-vo nauchn.izd. KMK, 2017:364. (In Russ.)
18. Rogovin K.A. Stress in early ontogenesis as an adaptive phenomenon. *Zhurn. obshch. biol. = Journal of general biology.* 2019;80(2):95–123. (In Russ.)
19. Reznick D.N., Ghalambor C.K., Crooks K. Understanding the Evolutionary Consequences of Predator Removal in Natural Communities: Experimental Studies of Evolution in Guppies as a Model System. *Mol. Ecol.* 2008;17:97–107.
20. Fridman V.S. *Ot stimula k simvolu. Signaly v kommunikatsii pozvonochnykh: v 2 ch. = From stimulus to symbol. Signals in vertebrate communication: in 2 volumes.* Moscow: URSS, 2013:424. (In Russ.)
21. Capilla-Lasheras P., Thompson M.J., Sánchez-Tójar A. et al. A global meta-analysis reveals higher variation in breeding phenology in urban birds than in their non-urban neighbours. *Ecol. Lett.* 2022;25(11):2552–2570.
22. Sepp T., McGraw K.J., Giraudeau M. Urban Sexual Selection. *Urban Evolutionary Biology.* Oxf.: Oxf. Univ. Press, 2020:234–250.
23. Lamarre J., Cheema S.K., Robertson G.J. Foraging on anthropogenic food predicts problem-solving skills in a seabird. *Sci. Total Env.* 2022;850:157732. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.157732
24. Sol D., Sayol F., Ducatez S., Lefebvre L. The life-history basis of behavioural innovations. *Phil. Transact. Roy. Soc. B.* 2016;371(1690):20150187.
25. Sol D., Maspons J., Gonzalez-Voyer A. et al. Risk-taking behavior, urbanization and the pace of life in birds. *Beh. Ecol. Sociobiol.* 2018;72(3):59–68.
26. Fridman V.S., Eremkin G.S., Zakharova N.Yu. Reverse urbanisation: the last chance to save Europe's vulnerable bird species? *Russ. J. Ecosyst. Ecol.* 2016;1(4). (In Russ.). doi: 10.21685/2500-0578-2016-4-3
27. Fridman V.S. Social evolution of *Homo sapiens*: a zoologist's view. *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii = Socio-ecological technologies.* 2016;(1):76–88. (In Russ.)
28. Forbs T. Ibis use 'stress and wash' technique to eat poisonous cane toads. *ABC News.* 23.11.2022. Available at: <https://www.abc.net.au/news/2022-11-23/ibis-find-way-to-eat-toxic-cane-toads/101683596>
29. Donato D.B., Potts R.T. Culturally transmitted predation and consumption techniques by Torresian Crows' *Corvus orru* on Cane Toads *Bufo marinus*. *Austr. Field Ornith.* 2004;21(3):125–126.
30. Sayol F., Sol D., Pigot A.L. Brain Size and Life History Interact to Predict Urban Tolerance in Birds. *Front. Ecol. Evolution.* 2020;8(58). doi: 10.3389/fevo.2020.00058
31. Charmanier A., Demeyrier V., Lambrechts M. Urbanization is associated with divergence in pace-of-life in great tits. *Front. Ecol. Evol.* 2017;5(53). doi: 10.3389/fevo.2017.00053
32. Kidd A.D. *Movement ecology of the American White Ibis (Eudocimus albus) across an urbanization gradient.* Doct. Diss. Univ. Georgia, 2018:120.
33. Kidd-Weaver A., Hepinstall-Cymerman J. The movements of a recently urbanized wading bird reveal changes in season timing and length related to resource use. *PloS One.* 2020;15(3):E0230158.
34. Maspons J., Molowny-Horas R. Behaviour, life history and persistence in novel environments. *Phil. Roy. Soc. B.* 2019;374(1781):20180056.
35. Smith A.C.M., Munro U., Figueira W.F. Modelling urban populations of the Australian White Ibis (*Threskiornis molucca*) to inform management. *Popul. Ecol.* 2013;55(4):567–574.
36. Alberti M., Correa C., Marzluff J.M. et al. Global urban signatures of phenotypic change in animal and plant populations. *PNAS.* 2017;114(34):8951–8956.
37. Fridman V.S. The City as a nature reserve: (so far?) an untapped opportunity. *Pamyati Germana Pavlovicha Gapochki = In memory of Herman Gapochka.* Moscow, 2018:164–193. (In Russ.)
38. Kelcey J.G., Rheinwald G. *Birds in European Cities.* St. Katharinen: Ginster Verlag, 2005:456.
39. Martin J., French K., Majorl R. Behavioural adaptation of a bird from transient wetland specialist to an urban resident. *PLoS One.* 2012;7(11):e50006.

40. Ivanitskiy V.V., Matyukhin A.V. On the population biology of the tree sparrow (*Passer montanus*) in urban forest parks. *Zool. Zhurn. = Journal of zoology*. 1990;69(4):8–89. (In Russ.)
41. Ivanitskiy V.V., Matyukhin A.V. Comparative analysis of the constancy of the personal composition of populations of different species of sparrows (Passeridae). *Ekologiya populyatsiy: struktura i dinamika: materialy soveshchaniya = Population ecology: structure and dynamics: meeting materials*. Moscow: Izd-vo RSKhA, 1995: 546–559. (In Russ.)
42. Lowry H., Lill A., Wong B.B. Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biol. rev.* 2013;88(3):537–549.
43. Luna Á., Palma A., Sanz-Aguilar A. et al. Personality-dependent breeding dispersal in rural but not urban burrowing owls. *Sci.rep.* 2019;9(1):1–8.
44. Stracey C.M., Robinson S.K. Are urban habitats ecological traps for a native songbird? Season-long productivity, apparent survival, and site fidelity in urban and rural habitats. *J. Avian Biol.* 2012;43(1):50–60.
45. Evans B.A., Gawlik D.E. Urban food subsidies reduce natural food limitations and reproductive costs for a wetland bird. *Sci.rep.* 2020;10(1):1–12.
46. Murray M.H., Kidd A.D., Curry S.E. et al. From wetland specialist to hand-fed generalist: shifts in diet and condition with provisioning for a recently urbanized wading bird. *Phil. Trans. Roy. Soc. B.* 2018;373(1745):20170100.
47. Roshnath R., Sinu P.A. Are the heronry birds adapting to urbanization? *Zoo's print*. 2017;32(12):27–33.
48. Surov A.V., Poplavskaya N.S., Bogomolov P.L. et al. Synurbanization of the common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758). *Ross. zh. biol. invaziy = Russian journal of biological invasions*. 2015;8(4):105–116. (In Russ.)
49. Poplavskaya N.S., Chunkov M.M., Yufereva V.V. et al. Common hamster (*Cricetus cricetus*) in the Ciscaucasia: genetic structure of urban and suburban populations. *Genetika = Genetics*. 2019;55(2):1–12. (In Russ.)
50. Feoktistova N.Yu., Meshcherskiy I.G., Bogomolov P.L. et al. An unintentional experiment – populating a newly created city park with a signorbist species, the common hamster *Cricetus cricetus* L., 1758. *Izvestiya RAN. Ser. biol. = Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Series Biological*. 2020;(2):224–232. (In Russ.)
51. Marzluff J.M., DeLap J.H., Oleyar M.D. et al. Breeding Dispersal by Birds in a Dynamic Urban Ecosystem. *PLoS One*. 2016;11(12):e0167829. doi: 10.1371/journal.pone.0167829
52. Callaghan C.T., Major R.E., Wilshire J.H. et al. Generalists are the most urban-tolerant of birds: a phylogenetically controlled analysis of ecological and life history traits using a novel continuous measure of bird responses to urbanization. *Oikos*. 2019;128(6):845–858.
53. Ducatez S., Sayol F., Sol D., Lefebvre L. Are Urban Vertebrates City Specialists, Artificial Habitat Exploiters, or Environmental Generalists? *Integr. Comp. Biol.* 2018;58(5):929–938.
54. Belik V.P. Penetration of northern dendrophilous bird species into the depths of the deserts of Kazakhstan. *Berkut = Golden eagle*. 1997;6(1-2):19–23. (In Russ.)
55. Evans K.L., Hatchwell B.J., Parnell M. A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study. *Biol. Rev.* 2010;85(3):643–667.
56. Lugovoy A.E. Corvidae of Transcarpathia in the XX century. *Ekologiya vranovykh ptits v antropogennykh landscapekh: materialy Mezhdunar. konf. = Ecology of crows in anthropogenic landscapes: international conference proceedings*. Saransk, 2002:83–86. (In Russ.)
57. Pchelintsev V.G., Babushkin M.V., Kuznetsov A.V. Distribution and abundance of the white-tailed eagle (*Haliaeetus albicilla*) and the osprey (*Pandion haliaetus*) in Northwest Russia. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3: Biologiya = Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3: Biology*. 2010;(1):3–14. (In Russ.)
58. Babushkin M.V., Kuznetsov A.V., Demina O.A. New data on the abundance and distribution of osprey and white-tailed eagles in large water bodies of North-West Russia. *Redkie vidy ptits Nechernozemnogo Tsentra Rossii: materialy V soveshchaniya = Rare bird species of the Non-Black Earth Central Russia: proceedings of the meeting*. Moscow: MPGU, 2014:269–271. (In Russ.)
59. Elmqvist T., Fragkias M., Goodness J. et al. Urbanization, biodiversity and ecosystem services: challenges and opportunities: a global assessment. *Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities*. Springer Nature. 2013:13–30.
60. Aronson M.F., La Sorte F.A., Nilon C.H. et al. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proc. Roy. Soc. B.* 2014;281(1780):20133330.
61. Sol D., González-Lagos C., Moreira D. et al. Urbanisation tolerance and the loss of avian diversity. *Ecol. lett.* 2014;17(8):942–950.
62. Rosenberg K.V., Dokter A.M., Blancher P.J. et al. Decline of the North American avifauna. *Science*. 2019;366(6461):120–124.
63. Rodoman B.B. *Polyarizovannaya biosfera = Polarized biosphere*. Smolensk: Oykumena, 2002:336. (In Russ.)
64. Callaghan C.T., Bino G., Major R. E. et al. Heterogeneous urban green areas are bird diversity hotspots: insights using continental-scale citizen science data. *Landsc. Ecol.* 2019;34(6):1231–1246.
65. Sol D., Lapiedra O., González-Lagos C. Behavioural adjustments for a life in the city. *Anim. Behav.* 2013;85(5):1101–1112.
66. Blumstein D.T. Attention, habituation, and antipredator behaviour: implications for urban birds. *Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations*. Oxford: Oxf. Univ. Press, 2014:41–53.
67. Ducatez S., Sol D., Sayol F., Lefebvre L. Behavioural plasticity is associated with reduced extinction risk in birds. *Nature Ecol. Evol.* 2020:1–6.

68. Snell-Rood E.C., Wick N. Anthropogenic environments exert variable selection on cranial capacity in mammals. *Proc. Roy. Soc. B.* 2013;280(1769):20131384. doi: 10.1098/rspb.2013.1384
69. de Pasquale C., Li X.X., Harold M. et al. Selection for increased cranial capacity in small mammals during a century of urbanization. *J. Mammal.* 2020;101(6):1706–1710.
70. Sayol F. Environmental variation and the evolution of large brains in birds. *Nature Comm.* 2016;7(1):1–8.
71. Sayol F., Downing P.A., Iwaniuk A.N. et al. Predictable evolution towards larger brains in birds colonizing oceanic islands. *Nature comm.* 2018;9:1–7.
72. Roth T.C., LaDage L.D., Pravosudov V.V. Learning capabilities enhanced in harsh environments: a common garden approach. *Proc. R. Soc. B.* 2010;277:3187–3193.
73. Lefebvre L., Aplin L.M. Social learning and innovation. *Avian cognition. Chapt. 6.* Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2017:93–117.
74. Sol D., Maspons J., Vallosera M. et al. Unraveling the Life History of Successful Invaders. *Science.* 2012;337(6094):580–584. doi: org/10.1126/science.1221523
75. Zhigarev I.A. *Melkie mlekopitayushchie rekreatsionnykh i estestvennykh lesov Podmoskov'ya (populyatsionnyy aspekt) = Small mammals of recreational and natural forests of the Moscow region (population aspect).* Moscow: Prometey, 2004:232. (In Russ.)
76. Zhigarev I.A. Disturbances and species richness of communities. The "disturbance-release" effect. *Nauchn. tr. MPGU. Fiz.-mat. i estestv. Nauki = Proceedings of Moscow State Pedagogical University. Physical mathematical and natural sciences.* Moscow: Prometey, 2007:339–350. (In Russ.)
77. Bonier F. Hormones in the city: endocrine ecology of urban birds. *Hormones and Behavior.* 2012;61(5):763–772.
78. Suslov V.V. Par force evolution as a mechanism for rapid adaptation. *Paleontological Journal.* 2013;47(9):1048–1055.
79. Lykov E.L. Fauna, population and ecology of nesting birds in the cities of Central Europe (using Kaliningrad as an example): PhD dissertation. Moscow, 2009:286. (In Russ.)
80. Lykov E.L., Avilova K.V., Beme I.R. Some comparative aspects of synanthropization of birds of the family turdine (Turdidae) in the city of Kaliningrad. *Vestn. MGU = Moscow State University Bulletin.* 2009;(2):33–41. (In Russ.)
81. Kuzikov I.V. On the urbanization of the song thrush *Turdus philomelos* and the history of its dispersal across the settlements of the Moscow region. *Russk. ornit. zhurn. = Russian journal of ornithology.* 2013;22(913):2319–2330. (In Russ.)
82. Shukshina M.S., Grishanov G.V. History of formation and current state of the urban population of fieldfare (*Turdus pilaris* L.) in Kaliningrad. *Vestn. Balt. fed. un-ta im. I. Kanta = Vestnik of Immanuel Kant Baltic Federal University.* 2014;(7):8–17. (In Russ.)
83. Grishanov G.V., Shukshina M.S. Urbanization of the song thrush (*Turdus philomelos* S. L. Bram) in Kaliningrad: History of the process and reasons for failure. *Vestnik Balt. fed. un-ta = Bulletin of the Baltic Federal University.* 2015;(7):14–22. (In Russ.)
84. Evans K.L., Gaston K.J., Frantz A.C. et al. Independent colonisation of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species. *Proc. Roy. Soc. L. Ser. B.* 2009;276:2403–2410.
85. Lykov E.L. Origin of urban bird populations: geographic expansion or independent formation (based on four species). *Ornitologiya = Ornithology.* Moscow: Izd-vo MGU, 2021;(45):36–53. (In Russ.)
86. Lykov E.L. Current status of urban populations of grey crow and magpie in Tula. *Ekologiya vranovykh ptits v estestvennykh i antropogennykh landshtakh Severnoy Evrazii: materialy Vseros. nauch. konf. = Ecology of crows in natural and anthropogenic landscapes of Northern Eurasia: Proceedings of the All-Russian scientific conference* (In Russ.)