

УДК 57.084.2+598.28/.29+591.562+574.3

“КУРЬЕЗЫ” В ПОВЕДЕНИИ ВЗРОСЛЫХ ПТИЦ НА ГНЕЗДЕ У ВИДА-ЖЕРТВЫ КАК ИСТОЧНИК ОШИБОЧНЫХ СУЖДЕНИЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЕЙ О РАЗОРЕНИИ ГНЕЗД И “ПОЧЕРКЕ” ХИЩНИКОВ¹

© 2024 г. Н. С. Морозов*

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

*e-mail: morozovn33@gmail.com

Поступила в редакцию 19.03.2024 г.

После доработки 04.08.2024 г.

Принята к публикации 14.08.2024 г.

У воробьиных птиц для поддержания чистоты в гнезде родители обычно удаляют из него, по мере появления, скорлупу яиц, фекальные капсулы и погибших птенцов, а также посторонние объекты, например крупный растительный “мусор”. Если по тем или иным причинам (нападение хищников, непогода, недоедание и т.п.) гибнет сразу все потомство, они бросают гнездо вместе с остатками яиц или/и останками птенцов. Наблюдатели, отслеживающие судьбы гнезд, обнаружив при очередной проверке то или иное гнездо пустым раньше рассчитанных возможных сроков вылета птенцов, обычно возлагают вину на хищников, даже если следы нападения отсутствуют. Благодаря наблюдениям с помощью фотоловушек за 148 гнездами рябинника (*Turdus pilaris*) в Москве зафиксированы два случая выбрасывания родителями из гнезд всех и почти всех мертвых птенцов из выводков, погибших из-за непогоды. Эти сведения являются одним из очень немногих, вероятно, вторым, а для евразийского вида, видимо, первым публикуемым доказательством существования такого поведения у воробьиных. Кроме того, отмечены восемь случаев уничтожения следов нападения хищника родителями сразу или вскоре (в течение 0.1–4.2 часа) после завершения разорения их гнезда: поедание на месте и вынос родителями перьев, утраченных ими в результате атак хищника, скорлупы и остатков содержимого уничтоженных им яиц, активное или пассивное устранение всклокоченности выстилки лотка. Полное или частичное “сокрытие улик” родителями происходило приблизительно в каждом четвертом разоренном гнезде, включая гнезда, в которых хищники не оставили никаких “улик”. Уничтожение взрослыми птицами всех имевшихся следов гибели их кладок/выводков (произошедшей по любой причине, не обязательно из-за нападения хищников) наблюдалось приблизительно в каждом третьем гнезде, из которого до расчетных сроков вылета бесследно исчезло все потомство. Эти формы поведения родителей, очевидно, следует рассматривать как доведение ими до абсурда, “по инерции”, последовательности стереотипных действий по поддержанию чистоты и порядка в гнезде. Выявлен также прецедент сооружения самкой дополнительной выстилки лотка для повторной откладки яиц поверх умершего последним птенца недельного возраста из предыдущего, погибшего выводка. Описание этих случаев представляет интерес не только потому, что дополняет сведения о родительском поведении у данного вида. Подобные “курьезные” действия взрослых птиц могут с высокой вероятностью становиться причинами ошибочных суждений исследователей о нападении и “почерке” хищников при изучении судеб гнезд традиционным способом, без видеонаблюдений. В некоторых обстоятельствах нельзя исключать даже искажения оценки соотношения причин гнездовых потерь. Важно выяснить, насколько широк круг видов, которым свойственны подобные “курьезные” действия взрослых птиц на гнезде после гибели в нем всего потомства.

Ключевые слова: рябинник, *Turdus pilaris*, успешность гнездования, гнездовое хищничество, родительское поведение, очистка гнезда, погибшие птенцы, выбрасывание выводков, признаки неуспеха гнездования, следы разорения, уничтожение следов, фотоловушки

DOI: 10.31857/S0044513424090061, **EDN:** trmlwa

¹ Дополнительные материалы размещены в электронном виде по ссылке 10.31857/S0044513424090061

Оценка репродуктивных потерь, выявление их причин и выяснение вклада каждой из этих причин — важная часть демографических исследований. В природных условиях самой частой “внешней” причиной гибели яиц и птенцов в гнездах большинства (некрупных) видов птиц является деятельность хищников (Nice, 1957; Мальчевский, 1959; Ricklefs, 1969; Nilsson, 1984; Klett et al., 1988; Martin, 1992; Wesołowski, Tomiałojć, 2005; Thompson, 2007; Paclík et al., 2009; Pieron, Rohwer, 2010 и др.), а в некоторых областях Земного шара — и облигатных гнездовых паразитов, в первую очередь представителей разных родов кукушковых (Cuculidae, Cuculiformes) и коровьих трупялов (род *Molothrus*, Icteridae, Passeriformes) (Arcese et al., 1996; Нумеров, 2003; Newton, 2004; Hoover, Robinson, 2007; Guppy et al., 2017). Иногда значительную гибель потомства обуславливают (также) другие биотические, антропогенные и абиотические факторы, например нехватка кормов или удаленность кормовых биотопов от мест гнездования (Ricklefs, 1969; Emlen, Wrege, 1991; Wiklund, Andersson, 1994; Tella et al., 1996; Whittingham et al., 2001; Voersma, Rebstock, 2014 и др.), воздействие на птенцов паразитов (Boal, Mannan, 1999; Шутова, 1997; Pavel et al., 2008 и др.), некоторые формы деятельности человека, такие как сбор яиц или намеренное уничтожение гнезд (Благосклонов, 1949; Карташев, 1949; Spear, Anderson, 1989; Vuorisalo et al., 2003; Зеленская, 2019; Inch et al., 2024 и др.) и экстремальные гидрометеорологические явления (Мальчевский, 1959; Wiggins et al., 1994; Zając, 1995; Etersson et al., 2007; Voersma, Rebstock, 2014; Bordjan, Tome, 2014; Fisher et al., 2015; Conrey et al., 2016; Shitikov et al., 2019 и др.). Последние, в зависимости от особенностей биологии вида, могут убивать как напрямую, например обуславливая затопление гнезд (Мельников, 2012; Fisher et al., 2015) или вызывая переохлаждение птенцов, от которого взрослые птицы не могут их защитить (Морозов, Худяков, 2016), так и опосредованно, например снижая доступность кормов (Stewart, 1972; Arheimer, Svensson, 2008; Fisher et al., 2015).

В гнезде могут погибнуть все яйца/птенцы, и в этом случае попытка гнездования однозначно именуется неуспешной, или часть из них, и тогда гнездовые потери называют частичными (Ricklefs, 1969; Mayfield, 1975; Crick et al., 2003). Наконец, потеря может не быть вообще — число слетков оказывается равным количеству отложенных в гнездо яиц. Вне зависимости от числа отложенных яиц, формально попытка гнездования в целом признается “успешной”, если гнездо покинул хотя бы один птенец вида-хозяина (Mayfield, 1975; Ralph et al., 1993; Dinsmore, Dinsmore, 2007; Marzluff et al., 2007).

После первых частичных потерь в гнезде, обусловленных хищничеством, из-за риска повторных нападений на это гнездо тех же особей хищников повышена вероятность гибели и остального потомства, а также родителей. Последние оказываются в ситуации “выбора”: либо продолжить заботиться об уцелевших яйцах/птенцах, либо бросить гнездо, например для того, чтобы как можно скорее предпринять повторную попытку гнездования (при наличии достаточного времени до окончания сезона размножения) в новом, незнакомом хищнику (или гнездовому паразиту) месте (Montgomerie, Weatherhead, 1988; Székely et al., 1996; Ackerman et al., 2003). Вероятность того, что такое гнездо с частично уцелевшим потомством будет брошено, снижается (в разной степени у разных видов) на более поздних стадиях по сравнению с началом гнездования: неоконченные и оконченные, но слабо насиженные кладки родители при прочих равных условиях бросают чаще, чем сильно насиженные кладки и тем более жизнеспособных птенцов (Мальчевский, 1959; Montgomerie, Weatherhead, 1988; Székely et al., 1996; Ackerman et al., 2003). Доля потомков, во всяком случае яиц в кладке, уцелевших после нападения хищника, также влияет на этот “выбор” родителей (Székely et al., 1996; Ackerman et al., 2003).

До сих пор при выполнении как масштабных мониторинговых программ, так и отдельных исследовательских проектов судьбы большинства контролируемых гнезд, как правило, отслеживаются посредством периодических “рутинных” проверок их содержимого наблюдателями (Tiainen, Väisänen, 1991; Martin, Geupel, 1993; Crick et al., 2003), без применения современных средств постоянного контроля, таких как регистраторы (логгеры) температуры инкубации и автоматические фото/видео камеры. По финансовым и техническим причинам количество гнезд, на которых могут быть установлены автоматические регистрирующие устройства, обычно меньше (в лучшем случае — несколько десятков одновременно) общего числа найденных гнезд, за судьбой которых ведутся наблюдения (см., например, Marzluff et al., 2007; Kirkpatrick et al., 2009; Jacobson et al., 2011; Li et al., 2021; Морозов, 2022), и вряд ли такое положение вещей радикально изменится в среднесрочной перспективе.

Как правило, гнездо проверяют один раз в течение нескольких суток (Tiainen, Väisänen, 1991; Martin, Geupel, 1993; Larivière, 1999; Etersson et al., 2007; Arheimer, Svensson, 2008; Jacobson et al., 2011). Высокая частота проверок (каждые 1–3 суток) позволяет точнее определять даты и последовательность событий в гнезде, что важно, например, для расчета вероятности выживания гнезд на разных стадиях (Mayfield, 1961, 1975; Manolis

et al., 2000; Crick et al., 2003; Shaffer, 2004; Stanley, 2004; Dinsmore, Dinsmore, 2007). Однако такая частота нежелательна в других отношениях, при этом, например, возникает более частое беспокойство родителей, поведение которых из-за этого может существенно изменяться. Проверки человеком, в зависимости от природной зоны, биотопа, изучаемого вида, расположения его гнезд, локального состава и мотивированности хищников, иногда не влияют, а иногда значительно влияют на дальнейшую судьбу гнезд, причем могут приводить как к повышению, так и к снижению вероятности их обнаружения и уничтожения хищниками (Westmoreland, Best, 1985; Major, 1990; Götmark, 1992; Mayer-Gross et al., 1997; Weidinger, 2008; Ibáñez-Álamo et al., 2012 и др.).

Об уничтожении хищниками (части) содержимого гнезда у птиц с птенцовым типом развития судят, сопоставляя рассчитанные вероятные сроки вылета птенцов, наличие в гнезде следов пребывания оперившихся птенцов и наличие/отсутствие следов нападения. Если ко времени очередной проверки наблюдателем все яйца и/или птенцы исчезают из гнезда, пусть даже оставшегося неповрежденным, и это случается до того, как птенцы по возрасту могли бы самостоятельно его покинуть (хотя бы выскочить за несколько дней до нормального срока, будучи спровоцированы какой-либо опасностью), гнездо обычно также относят к предположительно разоренным хищником, как варианты — человеком или гнездовым паразитом, в зависимости от региона, локальных условий и места расположения гнезда (Tiainen, Väisänen, 1991; Ralph et al., 1993; Etersson et al., 2007; Arheimer, Svensson, 2008 и др.). Однако идентификация самих хищников по оставленным следам, по “почерку” разорения гнезда, весьма ненадежна, поскольку (1) разные виды хищников нередко демонстрируют одинаковый “почерк”, например бесследное исчезновение содержимого гнезда, (2) разные особи одного и того же вида хищника и, по всей видимости, даже один и тот же индивидуум могут оставлять совершенно разные следы, (3) иногда разорителями оказываются особи тех видов, которые никем не рассматриваются всерьез как гнездовые хищники и (4) оставленные следы могут быть быстро изменены или полностью исчезнуть в результате деятельности других животных — хищников, падальщиков, сборщиков гнездового материала и т.п. (Major, 1991; Marini, Melo, 1998; Larivière, 1999). В случае неполного изъятия кладки или выводка хищником “улики” нападения могут быть оперативно видоизменены или уничтожены родителями, стремящимися привести гнездо в порядок (Larivière, 1999).

Действительно, у большинства видов с птенцовым типом развития, особенно у воробьиных, родители систематически поддерживают в той или иной степени “чистоту” в жилом гнезде (Blair, Tucker, 1941; Мальчевский, 1959; Montevecchi, 1974; Skutch, 1976; Guigueno, Sealy, 2012, 2017 и библиография в этих работах). Они удаляют из него скорлупу яиц и поврежденные яйца, экскременты птенцов и погибших птенцов, а также “посторонние объекты”, в том числе растительный мусор, относительно крупных эктопаразитов и яйца других птиц — гнездовых паразитов (Guigueno, Sealy, 2012, 2017; Luro, Hauber, 2017; Li et al., 2021; Šulc et al., 2022). Скорлупу яиц и экскременты птенцов взрослые птицы либо поедают на месте, либо уносят из гнезда и выбрасывают. Неповрежденные яйца собственной кладки, из которых по тем или иным причинам не вылупились птенцы (“болтуны”, “задохлики” и т.п.), после вылупления выводка обычно остаются лежать в гнезде, но у некоторых видов, судя по всему, даже они иногда выкидываются родителями (см. Guigueno, Sealy, 2012; Shitikov et al., 2019). Стремление поесть или унести из жилого гнезда скорлупу яиц (после уничтожения хищниками на месте части яиц и вылупления птенцов), а также выносить поврежденные яйца и иногда даже погибших птенцов выражено и у многих видов с другими типами развития, включая некоторых выводковых птиц, — до тех пор, пока выводок остается на месте вылупления (например, Tinbergen et al., 1962; Johnsgard, Kear, 1968; Montevecchi, 1976; Arnold, 1992; Sordahl, 1994).

Такая “санитария” гнезда (nest sanitation) считается приспособительным поведением, функциями которого могут быть (1) гигиена гнезда, уменьшение его привлекательности для нежелательных микроорганизмов и членистоногих (в том числе непосредственно паразитов птиц), (2) снижение заметности гнезда для хищников, (3) удаление предметов, которые могут нанести повреждения яйцам, заблокировать вылупление из некоторых яиц (если “половинка” скорлупы от одного яйца случайно наденется на другое еще целое яйцо) или травмировать птенцов, а также просто мешают в гнезде и, (4) что касается поедания скорлупы и экскрементов птенцов, “даровое” дополнение рациона родителей некоторыми компонентами (Tinbergen et al., 1962; Montevecchi, 1974, 1976; Arnold, 1992; Sordahl, 1994; Guigueno, Sealy, 2012, 2017). Существует мнение, что именно поведение очистки (“санитарии”) гнезда послужило пре-адаптацией к возникновению, у целого ряда видов птиц, поведения избавления (отказа) от чужих яиц как средства противодействия гнездовым паразитам (Rothstein, 1975; Guigueno, Sealy, 2012, 2017; Yang et al., 2015, но см. Luro, Hauber, 2017; Li et al., 2021).

В отношении ряда видов воробьиных, в том числе дуплогнездников, установлено, что родители иногда целенаправленно выбрасывают или выносят из своих гнезд и даже из дупел и некоторых живых птенцов (Строков, 1968; Moreno, 2012). Предполагается, что это может происходить, например, из-за сильного отставания этих птенцов в росте, развитии и активности от остального выводка, в результате чего они перестают соответствовать меняющемуся представлению родителей о нормальном облике и поведении птенцов и начинают восприниматься ими как посторонний объект (Строков, 1968). Несоответствием представлению о норме, стремлением удалить из гнезда или с птенцов (иногда даже со слетков) посторонние объекты, вероятнее всего, объясняются и редкие (или редко фиксируемые?) случаи выбрасывания из гнезда отдельных живых птенцов после их кольцевания (см., например, Berger, 1953; Homann, 1963) или временного наложения шейных лигатур для сбора проб корма (Robinson et al., 2010). Согласно другому предположению, при определенных обстоятельствах у некоторых родителей может возникать побуждение просто уменьшить число птенцов в выводке подобным способом (Moreno, 2012; см. также Lobato et al., 2006).

Вместе с тем, погибшие птенцы в жилых гнездах воробьиных птиц иногда остаются подолгу, в том числе – до вылета выводков, постепенно затаптываются и мумифицируются (Мальчевский, 1959; Moreno, 2012). По-видимому, это в наибольшей степени свойственно некоторым дуплогнездникам, но наблюдается и у открыто гнездящихся видов.

Тот факт, что выводок погиб целиком, но неповрежденные тела птенцов (всех или, по меньшей мере, тех, которые умерли последними) остались лежать в гнезде до следующей проверки наблюдателем – не безусловное доказательство, а лишь весомое свидетельство в пользу того, что гибель была обусловлена не гнездовым хищничеством, а иными причинами. Чаще других этими причинами оказываются аномальные гидрометеорологические явления (см. выше библиографию, а также данные в разделе “Результаты”). У тех видов птиц, самцы которых не способны обогревать птенцов в гнезде, даже при нормальных погодных условиях гибель или серьезная травма самки до становления у птенцов самостоятельной терморегуляции также влечет смерть всего выводка от переохлаждения.

Все же при периодических рутинных проверках обычно остаются сомнения в правильности суждения о прямом участии или неучастии гнездовых хищников в гибели целого выводка. С одной стороны, например, исчезновение одних птенцов и наличие в гнезде неповрежденных тел других может быть итогом нападения хищника, изъывшего часть

птенцов, но не вернувшегося за остальными, которых тем не менее из-за этого нападения бросили родители. С другой стороны, гнездо с выводком, который целиком погиб не из-за нападения гнездового хищника, а, например, из-за переохлаждения во время продолжительных дождей, может быть быстро обнаружено и опустошено падальщиками (неспециализированными гнездовыми хищниками), такими как врановые птицы или чайки. Кроме того, не исключено, что погибших птенцов иногда выбрасывают или выносят из гнезда животные, намеревающиеся его занять. Так, обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris*) охотно использует покинутые птицами гнезда (как и разоренные ею самой) подходящего размера, например гнезда рябинника (*Turdus pilaris*), в качестве спальных мест (данные автора по Москве). В подобных случаях при очередной проверке гнезда наблюдателем исчезновение выводка, с высокой вероятностью, будет ошибочно истолковано как гнездовое хищничество, а подлинная причина гибели выводка, участие падальщика или вселенца в этой “инсценировке” останутся не выявленными. Риск подобных ошибок, очевидно, должен снижаться с учащением проверок содержимого гнезд, однако, как уже подчеркивалось, частые проверки нежелательны по другим причинам, особенно потому, что могут привлекать к гнезду внимание хищников (Major, 1990; но см. Nichols et al., 1984; Jacobson et al., 2011).

Благодаря все более широкому применению автономных фото/видеокамер для постоянных наблюдений за гнездами птиц, в 2006 г. были получены первые доказательства существования еще одного источника “инсценированных” ошибок в оценке причин неуспешного гнездования традиционным способом. У двух североамериканских наземногнездящихся видов воробьиных, а именно у трехцветной карделлины (*Cardellina rubrifrons*, Parulidae) и рыжеспинного юнко (*Junco phaeonotus*, Passerellidae), зафиксированы по одному случаю выноса родителями из гнезда подряд всех птенцов выводка (соответственно трех птенцов четырехсуточного возраста и двух птенцов однодневного возраста), которые перестали подавать признаки жизни и, скорее всего, погибли еще в гнездах. Это произошло во время серии сильных гроз, сопровождавшихся дождями, градом и похолоданием, от последствий которых взрослые птицы, судя по всему, оказались не в состоянии птенцов защитить. Последующее поведение родителей, очевидно, следует рассматривать как доведение до абсурда, “по инерции”, последовательности стереотипных действий по поддержанию чистоты в гнезде. В гнезде юнко осталось яйцо, по-видимому, неоплодотворенное. Взрослые птицы окончательно оставили эти гнезда, соответственно, сразу после и спустя 9.5 часов после выноса последнего птенца.

При последующей рутинной проверке содержания этих гнезд наблюдатель, еще не видевший видеозаписей и не знавший о подлинных обстоятельствах исчезновения птенцов, возложил предполагаемую ответственность на гнездовых хищников, уточнив в обоих случаях, что гнездо и выстилка лотка не были повреждены. Учитывая новизну и методическую важность этой информации, авторы наблюдений посвятили ей специальную публикацию (Kirkpatrick et al., 2009). С тех пор, насколько нам известно, других доказательств существования подобных случаев опубликовано не было.

Цель настоящего сообщения – представить и обсудить (1) новые доказательства случаев выбрасывания родителями из гнезд тел (почти) всех птенцов из погибших выводков; (2) факты полного или частичного уничтожения родителями “улик” нападения хищников на гнездо сразу или вскоре после гибели всего потомства (кладки или выводка); (3) прецедент укладки самкой дополнительной выстилки лотка для повторной откладки яиц поверх умершего последним птенца предыдущего, погибшего выводка. Подобные “куръезы” в поведении взрослых птиц, особенно две первые категории “бесмысленных” действий по поддержанию чистоты в гнездах, в которых погибло все потомство, с высокой вероятностью могут становиться причинами ошибок в оценке наблюдателями – в ходе проверок гнезд – причин неудачного исхода размножения. Сведения получены в процессе изучения Московской городской популяции рябинника – евразийского вида, гнездящегося преимущественно на деревьях и склонного к образованию колониальных поселений. Среди воробьиных птиц небольших размеров этот дрозд выделяется способностью жестко оборонять в светлое время суток окрестности своего гнезда, а “заодно” и близко расположенные гнезда соседних пар от хищников. Известно, что у рябинника, как и у многих других видов, в случае гибели отдельных птенцов (например, из-за недоедания) родители уносят их из гнезда и его ближайших окрестностей (Wiklund, 1982).

Следует подчеркнуть, что для воробьиных птиц прямые доказательства каких-либо “странных” действий родителей на гнезде после гибели в нем всего потомства, как правило, весьма немногочисленны или отсутствуют даже в отношении хорошо изученных видов. Еще реже в литературе приводятся детальные описания подобных действий. Сведения рассеяны по частным заметкам на разных языках, и по ним, как правило, невозможно судить о том, насколько данному виду свойственны, насколько регулярны у него проявления подобных форм поведения. Автор посчитал необходимым привести максимально детальное описание всех действий птиц (а не просто констатировать итог этих действий) для

того, чтобы запротоколировать наблюдения и обеспечить возможность последующей расшифровки их поведения или оценки определяющей его мотивации другими исследователями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В период между 2011 и 2022 гг. на Воробьевых горах в пределах “старой” территории МГУ ежегодно (в 2011 г. – участок 9.5 га, в 2012 г. – два участка общей площадью 13.8 га, в 2013–2016 гг. – 145 га, в 2017–2022 гг. – 47.4 га), а еще на семи модельных территориях Москвы (большинство – также в юго-западном секторе города; от 6 до 93 га) в отдельные годы с конца марта–начала апреля до июля картировали гнезда рябинника, отслеживали их судьбы, оценивали вероятные причины репродуктивных потерь и численность потенциальных гнездовых хищников (Морозов и др., 2015; Морозов, Худяков, 2016; Морозов, 2022). На территории МГУ в 2013–2018 гг. в некоторых гнездах кольцевали птенцов, главным образом – применяя индивидуальные сочетания серийного и цветных колец, в 2014 и 2016 гг. изучали рост птенцов. Там же в 2014–2016 гг. произвели сборы двукрылых насекомых, обитающих в гнездах рябинника, в первую очередь – кровососущих личинок мух (Кривошеина и др., 2017, 2018).

В 2016–2020 гг. на территории МГУ наряду с традиционными методами отслеживания судьбы гнезд применялась видео- и фоторегистрация с помощью фотоловушек (Seelock Spromise S128, Bushnell NatureView HD Cam with Live View, Spypoint Solar и Forestcam LS-870), установленных на деревьях в общей сложности над 148 гнездами рябинника (от 17 гнезд в 2016 г. до 39 в 2020 г.). Камеры располагали в пределах нескольких участков (“разбросанных” по территории между ул. Менделеевской, проспектами Вернадского, Университетским и Ломоносовским) общей площадью ~50 га, размещали на высотах 4.1–12.2 м, обычно в 0.75–2.0 м, редко в 2.3–3.0 м от гнезд, прямо или сбоку над ними (Морозов, 2022). В 1% случаев фотоловушки были установлены до начала откладки яиц, в 26% – на стадии откладки, в 2% – откладки либо насиживания законченной кладки (осталось неизвестным), в 48% – насиживания законченной кладки, в 5% – вылупления птенцов и в 18% случаев – на стадии выкармливания после вылупления последнего птенца. Из-за установки камер были брошены восемь гнезд со слабо насиженными кладками. Наибольшее число одновременно работающих камер – 14, максимальный годовой объем наблюдений превысил 500 фотоловушесуток (и то и другое – в 2020 г., когда фотоловушки работали в режиме фоторегистрации сериями по три снимка подряд; в предшествующие четыре

года использовался режим записи видеороликов продолжительностью от 5–6 до 30 сек). Взрослые птицы, за единичными исключениями, не были индивидуально маркированы (цветными кольцами и т.п.), хотя на видеозаписях и сериях фотоснимков с камер самца и самку конкретной пары зачистую можно было отличать друг от друга не только по поведению на гнезде, но и по деталям окраски.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В последние 1.5–2 десятка лет рябинник гнездился почти по всей территории города (Калякин и др., 2014), местами с очень высокой плотностью. Например, в 2013–2015 гг. на территории МГУ на Воробьевых горах в первой половине сезона гнездования (апрель–май) его плотность составляла 158–210 пар/км², во второй половине (2-я половина мая–июнь), когда многие пары/особи предпринимали вторую либо позднюю повторную (компенсирующую) попытку размножения, – 43–91 пары/км². Календарные сроки начала размножения некоторых пар и вылета из гнезд первых выводков в Москве в некоторые годы были беспрецедентно ранними. Например, в 2015 г. первые кладки появились в третьей декаде марта, первый выводок покинул гнездо 17 апреля, почти 7% всех кладок “первого цикла” были начаты в первую декаду апреля. Столь ранние сроки оказались рекордными не только для Москвы и Подмосквья, но и для регионов Восточной Европы, расположенных гораздо южнее. Случаи раннего гнездования наблюдались даже в поздние по метеорологическим условиям весны 2011 и 2013 гг., что свидетельствует об определенном постоянстве изменений фенологии в московской популяции (Морозов, Худяков, 2016 и неопубл.).

Во все годы с 2013 до 2022 хищничество абсолютно лидировало среди причин гибели гнезд рябинника, но дважды существенный вклад в годовые потери внесли аномальные метеорологические явления – обильные осадки в виде соответственно порывистым ветром) и дождя со снежной крупой, а затем и мокрого снега (8–9 мая 2017 г.), в обоих случаях на фоне похолоданий (Морозов, Худяков, 2016 и неопубл.; Морозов, 2022). Эти погодные аномалии привели к смерти во многих гнездах целых выводков, в 2017 г. главным образом средней (рис. 1, 2), а в 2015 г. и младшей возрастных категорий. Выводки, в которых старшие птенцы достигали возраста ~9 суток и старше, из-за непогоды гибли редко. Видимого ущерба гнездам с кладками непогода не наносила. Единичные случаи гибели целого (или большинства птенцов) выводка наблюдались и во время дождей 29 мая–4 июня 2020 г., сочетавшихся с прохладной и ветренной погодой (Морозов, неопубл.). Судя по всему, смерть выводков во время всех этих погодных аномалий была вызвана переохлаждением и обусловлена не снижением доступности для родителей основного корма (дождевых червей), а собственно непогодой. Некоторые самки оказались явно не в состоянии эффективно защитить обогреваемых ими птенцов от осадков. Не исключено к тому же, что некоторые самцы не были готовы обеспечивать

рологическим условиям весны 2011 и 2013 гг., что свидетельствует об определенном постоянстве изменений фенологии в московской популяции (Морозов, Худяков, 2016 и неопубл.).



Рис. 1. Гнездо рябинника с шестью птенцами в возрасте ~ от 5 до 7.5 суток без видимых травм, погибшими (не позднее середины дня 10 мая) во время непогоды 8–10 мая 2017 г. (территория МГУ, улица Лебедева, Воробьевы горы, Москва, 11 мая 2017 г.; фото автора).



Рис. 2. Гнездо рябинника с давними, хорошо сохранившимися останками птенцов в возрасте ~6–7 суток, погибшими предположительно во время непогоды 8–10 мая 2017 г. (спорткомплекс МГУ, Воробьевы горы, Москва, 7 июня 2017 г.; фото автора).

выводки достаточным количеством корма (который, казалось бы, был доступен в избытке, во всяком случае, 15–17 мая 2015 г.) в обстоятельствах, когда самкам приходилось больше обычного находиться в гнезде и не тратить время на сбор корма для птенцов. Погибшие выводки иногда оставались лежать в гнездах на протяжении многих дней и даже недель (рис. 2). По-видимому, сохранность останков отчасти “обеспечивали” те соседние пары рябинников, которые успешно пережили непогоду и продолжали, обороняя собственные гнезда, защищать от дневных хищников и падальщиков, в первую очередь от серой вороны (*Corvus cornix*), и прилежащие участки.

Частичные потери яиц и птенцов во многих, в том числе в целом “успешных” гнездах рябинника – обычное, ежегодно наблюдаемое явление. Величина полной кладки у этого дрозда варьирует от 3–4 до 7–8 яиц. В Москве, как и в большинстве других регионов, наиболее обычны полные кладки из 5 и 6 яиц². Поскольку самка рябинника откладывает по одному яйцу приблизительно каждые сутки подряд, а насиживать кладку она обычно в той или иной степени начинает (задолго) до появления последнего яйца, процесс вылупления птенцов из разных яиц одной кладки нередко растягивается на 2–3 (до 3.4) суток. В итоге птенцы резко различаются по размерам, развиваются асинхронно, поэтому частичные потери среди них, не связанные с нападением хищников, особенно случаи гибели младших птенцов не представляют редкости. Обычно погибшие птенцы исчезают из гнезд на протяжении ближайших 1–1.5 суток, очевидно, в большинстве случаев выносятся или выбрасываются родителями (рис. 3в–3е; дополнительный материал: Видео 1). Однако иногда их тела остаются в жилых гнездах дольше, постепенно затаптываются и мумифицируются.

Что касается частичных потерь, следует подчеркнуть, что при “досрочном” исчезновении из гнезда некоторых, в том числе большинства, птенцов иногда, пусть очень редко, оказывается возможным и без данных видео/фотонаблюдения говорить о том, что они, скорее всего, не были изъяты хищниками, а погибли по иным причинам. Например, в парке “Новодевичьи пруды” после сильных дождей 8 мая 2021 г. из одного из контролируемых автором гнезд рябинника, расположенного на высоте 8.9 м, исчезли четыре из пяти птенцов в возрасте ~ от 6.5 до 9 суток. Во второй половине дня

² Обнаруженные нами одна кладка из 10 яиц, единичные кладки из 9 яиц, а возможно и очень редкие кладки из 8 яиц (Морозов, Худяков, 2016 и неопубл.), вероятнее всего, были смешанными – появились в результате внутривидового гнездового паразитизма, подкладывания одного или нескольких яиц “чужой” самкой.

9 мая тела трех птенцов без видимых следов нападения хищников (у одного лопнула кожа на брюхе от падения с высоты) были обнаружены на земле на расстояниях 3.6–5.8 м от гнездового дерева. Вероятнее всего, птенцы погибли из-за переохлаждения во время дождей, после чего были вынесены родителями. В гнезде, осмотренном с помощью зеркала на телескопическом удилище, находились два птенца в возрасте ~8–9 суток, один из которых выглядел вялым, а другой – погибшим. Спустя три дня в гнезде был обнаружен единственный птенец, оперившийся и подвижный.

Случаи выбрасывания родителями из гнезд тел всех или всех, кроме одного, птенцов из погибших выводков

Оба доказанных случая зафиксированы во время двух из трех вышеупомянутых погодных аномалий – в мае 2017 и 2020 гг.

В 2017 г. в Москве существенное похолодание началось 7 мая, 8 мая стал самым холодным днем месяца со средней температурой воздуха +2.4 °С, до 12 мая включительно среднесуточные температуры оставались ниже +5 °С (<http://weatherarchive.ru/Temperature/Moscow/May-2017>). В период с 8 по 13 мая аномалия средней суточной температуры составляла –5 ... –10 °С, а ночами температура была близка к 0 °С, самая низкая (–1.1 °С) отмечена ночью 11 мая (Бережная и др., 2017). В ночь на 8 мая на Воробьевых горах ~ через 50 мин после полуночи, пошел слабый снег, вероятно, с дождем, позже – временами также со снежной крупой, который то чуть усиливался, то (почти) прекращался. После 12:40 снегопад, поначалу со снежной крупой, усилился, к 13:20 под деревьями образовался снежный покров, который ~до 15:30–16:00 продолжал прирастать, а затем стал медленно уменьшаться (здесь и далее указано московское время суток UTC+3). Слабый снегопад возобновился в ночь на 9 мая и продолжался почти до 7:00, позже в этот день существенных осадков не наблюдалось. Ночью снежный покров сохранялся, но на протяжении раннего утра 9 мая практически исчез (данные автора, в том числе по записям фотоловушек). За сутки 8 мая на Воробьевых горах выпало 33.8 мм осадков (Локошенко, 2018), для Москвы приводится значение 27.6 мм при месячной норме 51 мм (Сатина, 2017). Еще раз снежный покров менее значительной толщины (~ 1 см) ненадолго образовался в результате снегопада в ночь с 11 на 12 мая (данные автора по записям фотоловушек; Сатина, 2017; Локошенко, 2018).

С вечера 7 мая на территории МГУ наблюдение с помощью фотоловушек, которые записывали 20-секундные видеоролики, велось за шестью жилыми гнездами рябинника, одно из которых

содержало сильно насиженную кладку, два — птенцов в возрасте ~ от 1.5 до 3.5 суток и три — птенцов в возрасте ~ от 6 до 8 суток. Планировалось кольцевание птенцов в последних трех гнездах, но из-за похолодания и осадков, чтобы не усугублять положение выводков и взрослых птиц, от этого намерения пришлось отказаться.

Все же из-за непогоды в одном из этих трех гнезд (в третьей декаде апреля в полной кладке было пять яиц), располагавшемся на высоте 9 м (фотоловушка была установлена 25 апреля в 1.0 м над гнездом) в развилке ствола дуба черешчатого (*Quercus robur*) на территории спорткомплекса (55°42'07.2"N, 37°32'12.1"E), менее чем за сутки — с утра 8 мая до ночи на 9 мая — погибли четыре из пяти птенцов ~7–8-суточного возраста (рис. 3а–3о). Два птенца умерли 8 мая между 8:00 и 10:00, третий — между 11:15 и 12:30 (рис. 3а), еще один — в ночь на 9 мая. Однако все четыре погибших птенца оставались в гнезде до позднего утра 9 мая (рис. 3б): один был вынесен самкой в 10:37 (рис. 3в, 3г; дополнительный материал: Видео 1), другой — в 10:45 (рис. 3д, 3е; дополнительный материал: Видео 1), третий — в 11:05, четвертый (умерший третьим по счету) — между 14:10 и 14:19. Пятый, обессиленный птенец погиб в возрасте ~9–10 суток либо вечером (после 17:40) 9 мая, либо 10 мая (видеозаписи не дают возможности установить время смерти точнее). Одной из причин его ослабления и смерти, наряду с прямым воздействием погодных условий, судя по всему, стало “неадекватное” поведение самки. Самец в период с 7 мая до гибели последнего птенца вел себя нормально, а именно приносил дождевых червей (преимущественно — довольно крупных) и либо кормил (или пытался кормить ослабевших) птенцов сам, либо передавал червей для птенцов самке.

В период с ночи на 8 мая до второй половины дня 9 мая при выпадении существенных осадков самка, расставляя крылья, прикрывала собой лоток гнезда, что является обычным поведением в подобных обстоятельствах. Она старалась прикрывать и периодически согревать птенцов даже после того, как погибли четверо из них. Фекальные капсулы поедали или выносили из гнезда оба родителя. Однако после гибели птенцов в поведении самки появились “странности”. Они заключались в более чем суточной задержке с выносом большинства погибших птенцов из гнезда и в возникшей у нее утром 9 мая потребности время от времени, часто с остервенением, дергать клювом из птенцов перья, главным образом маховые, находившиеся на стадиях раскрывшихся трубочек или ранних кисточек, и либо поесть выдранные перья на месте (часто), либо уносить из гнезда (редко) (рис. 3и, 3к; дополнительный материал: Видео 2).

Впервые самка проделала это за 36 мин до выноса первого погибшего птенца, 9 мая в 10:01 (выдирала из него и поедала трубочки/ранние кисточки маховых — Дополнительный материал: Видео 2), затем в 10:14 (у него же выдирала одновременно три раскрывшиеся трубочки маховых и унесла их), после чего предпринимала подобные действия многократно. Несколько раз она подбирала в лотке гнезда и поедала выдернутые ранее и оброненные трубочки и кисточки перьев. Иногда самка принималась тормозить и/или таскать того или иного погибшего птенца по лотку. Вероятно, такое поведение в целом можно интерпретировать как попытки ухватить погибшего птенца за крыло или другую часть тела и удалить его (и вырванные при этом перья) из гнезда, но которые почему-то (иногда подолгу) не доводились ею до конца. Перед тем как вынести четвертого погибшего птенца, самка регулярно им “занималась” с 11:32, т.е. на протяжении 2.7 часов: не менее 10 раз принималась его клевать, выдирать и поесть кисточки и трубочки маховых перьев (например, в 11:56, 11:59 и 12:09), прихватывать или хватать и таскать птенца по лотку (рис. 3л, 3м; Дополнительный материал: Видео 3). В 12:08 она выдирала из него одновременно два маховых пера на стадии ранней кисточки и унесла их из гнезда (рис. 3к; Дополнительный материал: Видео 2). В 12:46, стоя на краю гнезда, самка несколько раз клювом схватывала этого погибшего птенца за надклювье, таскала по лотку, затем втянула его голову и шею на край гнезда, задним ходом взлетела и зависла в воздухе, таща его из гнезда (рис. 3л, 3м; Дополнительный материал: Видео 3), но через 2 сек выпустила надклювье, а еще через пару секунд села обратно на край гнезда. После этого шея и голова перевешивались через верхний край гнезда, но не более чем через 16 сек погибший птенец снова оказался полностью в лотке, где самка продолжила схватывать и таскать его за надклювье. К 12:48 погибший птенец снова оказался на краю гнезда, но уже в другом месте, где пролежал дольше 20 сек, возможно ~1 мин, а затем снова оказался в лотке. В 12:50 самка, хватая за клюв, резко дергала голову и шею этого птенца из стороны в сторону, в 14:09 в общей сложности на протяжении как минимум 40 сек резкими движениями хватала его за крылья и брюхо, переворачивала, таскала по всему лотку (Дополнительный материал: Видео 3).

Мало того, она несколько раз принималась выдергивать кисточки/трубочки перьев из левого крыла у единственного остающегося в живых птенца. Это наблюдалось как при наличии погибших птенцов, так и после выноса всех их из гнезда. Движения самки были такими же, как при выдерживании трубочек и кисточек перьев из погибших птенцов. Например, через полминуты после выноса из гнезда второго тела и при наличии в гнезде



Рис. 3. Фрагменты событий (*a–o*, приведены в хронологическом порядке) в гнезде рябинника с пятью птенцами, погибшими в возрасте ~ от 7 до 9 суток вследствие непогоды 7–9 мая 2017 г. (территория спорткомплекса МГУ, Воробьевы горы, Москва; кадры видеозаписей, сделанных фотоловушкой Bushnell NatureView HD Cam with Live View, указано московское время суток UTC+3): *a* – самка на гнезде с тремя погибшими и двумя живыми птенцами (8 мая, 13:50); *б* – самец на гнезде с четырьмя погибшими и одним живым птенцами (этот и последующие снимки сделаны 9 мая, этот – в 9:49); *в*, *г* – самка схватила одного из четырех погибших птенцов за конец крыла (*в*) и выносит его (*г*) из гнезда (10:37); *д*, *е* – самка выносит следующего, одного из трех оставшихся погибших птенцов (10:45);



Рис. 3 (Продолжение). Фрагменты событий (*а–о*, приведены в хронологическом порядке) в гнезде рябинника с пятью птенцами, погибшими в возрасте ~ от 7 до 9 суток вследствие непогоды 7–9 мая 2017 г. (территория спорткомплекса МГУ, Воробьевы горы, Москва; кадры видеозаписей, сделанных фотоловушкой Bushnell NatureView HD Cam with Live View, указано московское время суток UTC+3): *ж* – самка дергает живого птенца за основания растущих маховых перьев на левом крыле, вырванные перья проглатывает (10:46); *з* – у живого птенца на левом крыле видны проем и немного крови на месте вырванных самкой маховых перьев (11:08); *и*, *к* – самка поедает на месте (*и* – 11:56), реже уносит из гнезда (*к* – 12:08) растущие перья в чехлах, вырванные ею из крыла четвертого, еще не выброшенного мертвого птенца; *л*, *м* – самка тянет за надклювье четвертого погибшего птенца и едва не вытаскивает его из гнезда (12:46);



Рис. 3 (Окончание). Фрагменты событий (*а–о*, приведены в хронологическом порядке) в гнезде рябинника с пятью птенцами, погибшими в возрасте ~ от 7 до 9 суток вследствие непогоды 7–9 мая 2017 г. (территория спорткомплекса МГУ, Воробьевы горы, Москва; кадры видеозаписей, сделанных фотоловушкой Bushnell NatureView HD Cam with Live View, указано московское время суток UTC+3): *н* – ~ за полчаса до исчезновения из гнезда четвертого погибшего птенца (на фото он закрыт взрослой птицей) самка снова принимается выдергивать из крыла живого птенца перья и поедает их (13:45); *о* – самец принес дождевого червя, которого ослабевший птенец не смог ни проглотить, ни удержать в клюве (14:35).

еще двух погибших птенцов (9 мая в 10:46) она на протяжении по меньшей мере 20 сек сильно и резко дергала попискивающего птенца клювом за крыло — главным образом за основания маховых перьев (освободившихся из чехлов не более чем на треть), пытаясь их выдирать, и при этом иногда проглатывала что-то, вероятно, оторванные фрагменты перьевых чехлов (рис. 3ж; Дополнительный материал: Видео 4). В 11:08 — через 3.5 мин после выноса третьего тела и за 3.0–3.2 часа до выноса четвертого — самка дергала и поедала маховые перья то живого, то погибшего птенцов, что привело к появлению у первого небольшого количества крови на крыле (рис. 3з). В 13:46 она на протяжении по меньшей мере 22 сек снова дергала из живого птенца маховые перья и поедала их (рис. 3и; Дополнительный материал: Видео 4), в 13:57 начала хватать погибшего птенца за горло, подклювье и грудь, но через 8 сек “переключилась” на левое крыло живого птенца (Дополнительный материал: Видео 4).

После того как четвертое тело наконец было вынесено ею из гнезда (между 14:10 и 14:19), самка хотя и не постоянно, но продолжала обогревать еще живого пятого птенца. При этом — пусть лишь дважды (в 16:53 и 17:16) и уже не так остервенело — она все же принималась щипать и дергать клювом перья его (левых) крыла и бока тела. По всей видимости, ее “озадачивали” малая подвижность и апатичность птенца, отсутствие энергичной реакции с его стороны на прилеты родителей, низкие частота и интенсивность попыток выпрашивать корм. Вероятно, по этим же причинам самец после исчезновения

четвертого тела, если судить по записям фотоловушки, принес в гнездо корм — довольно крупных дождевых червей — лишь дважды. В 14:35, отделив головной конец, он вложил переднюю часть тела червя (спереди от пояски) в разинутый клюв птенца, но тот не смог удержать ее, и червь соскользнул на дно лотка (рис. 3о). В 16:09 птенец вообще не отреагировал на принос корма, и через 15–17 сек самец был вынужден проглотить червя сам. Неудивительно, что в итоге птенец совершенно обессилел, и под конец (9 мая после 17:38), похоже, еще до наступления смерти был оставлен обоими родителями — во всяком случае, больше камера не зафиксировала появлений взрослых птиц на гнезде. Возможно, только по этой причине погибший птенец не был вынесен самкой. Когда 14 мая в 0:58 автор снимал фотоловушку, тело этого птенца все еще находилось в гнезде.

Заметим, что 12 мая в 15:00 на земле ~ в 1.5–2.5 м друг от друга и ~ в 5 м от ствола этого гнездового дерева были обнаружены три погибших птенца рябинника ~7–8-суточного возраста. Ни на одном из них не было следов поедания хищником, хотя у одного имелась обширная и довольно глубокая рана на груди, которая могла появиться и после смерти. Однако по возрасту эти птенцы могли быть и из другого гнезда, расположенного в 12–15 м, за которым видеонаблюдение не велось. Днем 9 мая, когда его содержимое проверялось с помощью зеркала на удилице, там находились не менее трех птенцов, по крайней мере, один из которых был живым, хотя и вялым, а некоторые другие, возможно, уже погибли. Никаких травм у птенцов видно не было. Похоже,

что и в этом гнезде выводок пострадал от непогоды. К 12 мая оно оказалось пустым, и крайне маловероятно, что за три дня птенцы могли восстановиться и вырасти настолько, чтобы его покинуть. Не исключено, что и из него погибшие птенцы были вынесены родителями.

В 2020 г. был отслежен еще один случай выбрашивания взрослой птицей из гнезда своего выводка, погибшего во время дождей. На этот раз самка выбросила всех до последнего птенцов. В Москве последние три дня мая были прохладными (среднесуточная температура воздуха варьировала в диапазоне от +7.9 до +15.2 °C) (<http://weatherarchive.ru/Temperature/Moscow/May-2020>, <http://weatherarchive.ru/Temperature/Moscow/June-2020>), довольно ветренными (29 мая в наименьшей степени) и чрезвычайно дождливыми: 29 и 31 мая выпало соответственно 37.7 и 34.0 мм осадков, что намного превысило абсолютные максимумы для этих дней (Бережная и др., 2020), причем во время сильного дождя 29 мая—ночью 30 мая за 12 часов выпало 34 мм (Паршина, 2020). Утром и днем 30 мая повсюду на территории МГУ на асфальтовых и других плотных покрытиях отмечено очень большое количество крупных дождевых червей. В отличие от 2015 и 2017 гг., массовой гибели выводков рябинника в гнездах из-за непогоды в 2020 г. не наблюдалось.

В последние дни мая на территории МГУ наблюдение с помощью фотоловушек, которые при каждом срабатывании записывали серии по три фото подряд, велось за 11 жилыми гнездами рябинника. Из них к 29 мая в одном происходила откладка яиц, по одному гнезду содержали законченную слабо насиженную кладку, средне насиженную кладку, кладку перед вылуплением, птенцов моложе 2 суток, в возрасте от 2 до 5 суток и в возрасте ~ от 9 до 11 суток; еще в четырех гнездах находились птенцы в возрасте от 4.5 до 8 суток.

Выводок погиб в одном из последних гнезд (рис. 4а–4и). Оно располагалось на высоте 5.3 м у ствола в месте отхождения двух очень толстых живых ветвей на липе (*Tilia* sp.) по ул. Академика Хохлова, недалеко от северо-восточного торца Физического факультета (55°42'03.8"N, 37°31'50.6"E). Фотоловушка была установлена 18 мая в 1.2 м над гнездом. Полная кладка в этом гнезде содержала шесть яиц, но 22 мая один из двух вылупившихся птенцов по неизвестной причине умер. В тот же день, после вылупления третьего птенца, погибший птенец был, судя по всему, вынесен самкой: камера зафиксировала, как самка прихватывает тело, а спустя 5 сек его уже не было. К 29 мая в гнезде находились пять птенцов в возрасте от 4.5 до 7–7.5 суток.

Ночью на 28 мая карта памяти фотоловушки, наблюдавшей за этим гнездом, заполнилась. К этому

моменту все пять птенцов были живы. Съемка возобновилась 30 мая в 6:28, после замены карты памяти и аккумуляторов. Перед заменой самка, до того, как ее вспугнули (~в 6:10), сидела в гнезде. Самец беспокоился поблизости. В гнезде находились четыре живых птенца с несколько нарушенной общей моторикой, судя по всему, из-за переохлаждения, и один птенец, погибший, судя по его возрасту и состоянию, не раньше 29 мая, скорее всего, накануне вечером или минувшей ночью. Это был не самый маленький птенец в выводке, тем более на момент его гибели. В 6:42, через 9 мин после замены карты памяти и ухода наблюдателя, самка продолжила укрывать собой и обогревать птенцов. Тридцатого мая в 13:13 она выбросила из гнезда погибшего птенца, а в 13:16 схватила клювом за крыло самого “младшего” живого птенца и попыталась вытащить из лотка и его, взлетев и зависнув в воздухе сначала над гнездом, а затем сбоку от гнезда (рис. 4а–4в), но через несколько секунд прервала эту попытку. В 13:17 самец принес дождевого червя и в присутствии самки скормил его одному из старших птенцов. Еще один птенец (среди четырех — один из двух “младших”, которые хотя и не резко, но уступали в размерах и развитии двум старшим) погиб 30 мая между 15:49 и 16:10 (~ с 15:14 безнадёжность его состояния стала очевидной на фотоснимках) и был выброшен самкой из гнезда в 20:06.

Дожди ранним утром 31 мая (после 3:45) стали критическими для оставшихся трех птенцов, хотя самка укрывала и обогревала их, а самец еще затемно начал приносить для них дождевых червей (с 3:11 до 3:43 — четыре раза). Приблизительно после 5:34 гнездо стало плохо пропускать попадающую в него дождевую воду, и не позднее чем к 7:41 (вероятно, раньше) она скопилась на дне лотка. В 7:03 все три птенца, в 8:15 два из них, в 8:16 один птенец еще были живы. Однако они сидели/лежали в холодной “луже”, и в 8:15 на принос корма самцом уже ни один из них никак не отреагировал. Последний птенец погиб, насколько можно судить по фотоснимкам, вскоре после 8:16. Самка продолжала периодически и подолгу обогревать и, расставляя крылья, укрывать от дождя погибших птенцов до 14:04. Приносы в гнездо дождевых червей фиксировались камерой 9–11 раз в интервале между 9:41 и 16:12; во всех этих случаях, кроме одного предположительного, корм приносил самец и то ли передавал самке, то ли проглатывал сам.

В 8:20 самка вытащила из воды на дне лотка тело младшего птенца и водрузила его шею и голову на верхний край гнезда (затем голова несколько свесилась через край), где, опираясь боком туловища на одного из двух других погибших птенцов, он пролежал 3.5 часа (рис. 4г, 4д). Лишь в 11:51 самка выбросила его из гнезда. В 13:20 она



Рис. 4. Фрагменты событий (*a–n*, приведены в хронологическом порядке) в гнезде рябинника с пятью птенцами, погибшими в возрасте от ~6–6.5 до 9–9.5 суток из-за дождей в конце мая 2020 г. (улица Академика Хохлова возле Физического факультета МГУ, Воробьевы горы, Москва; снимки сделаны фотоловушкой Bushnell NatureView HD Cam with Live View): *a, б, в* – через 3 мин после выбрасывания мертвого птенца, самка пытается вынести из гнезда также “младшего” из четырех живых птенцов, ухватив его клювом за крыло, но не доводит эту попытку до конца (30 мая, ~13:16); *г, д* – вытащив из воды на дне лотка одного из трех погибших птенцов, самка водрузила его туловище на одно из двух других тел, а шею и голову – на верхний край гнезда (31 мая, ~8:20); *е–и* – самка схватила клювом одного из двух оставшихся мертвых птенцов (*е*).



Рис. 4 (Продолжение). Фрагменты событий (*а–п*, приведены в хронологическом порядке) в гнезде рябинника с пятью птенцами, погибшими в возрасте от ~6–6.5 до 9–9.5 суток из-за дождей в конце мая 2020 г. (улица Академика Хохлова возле Физического факультета МГУ, Воробьевы горы, Москва; снимки сделаны фотоловушкай Bushnell NatureView HD Cam with Live View): *е–и* – самка схватила клювом одного из двух оставшихся мертвых птенцов (*е*), уложила боком на верхний край гнезда и проходящую вплотную толстую ветвь и улетела, оставив тело птенца в таком положении на 8–10 сек (*ж*), а вернувшись, втащила его назад в лоток (*з*, *и*) (31 мая, ~13:20–13:22); *к–м* – самка вытащила из воды на дне лотка одно из двух тел (*к*), на 3 секунды оставила его лежать на верхнем краю гнезда с опорой головой на второе тело (*л*), а затем выбросила из гнезда (*м*) (31 мая, ~16:32);

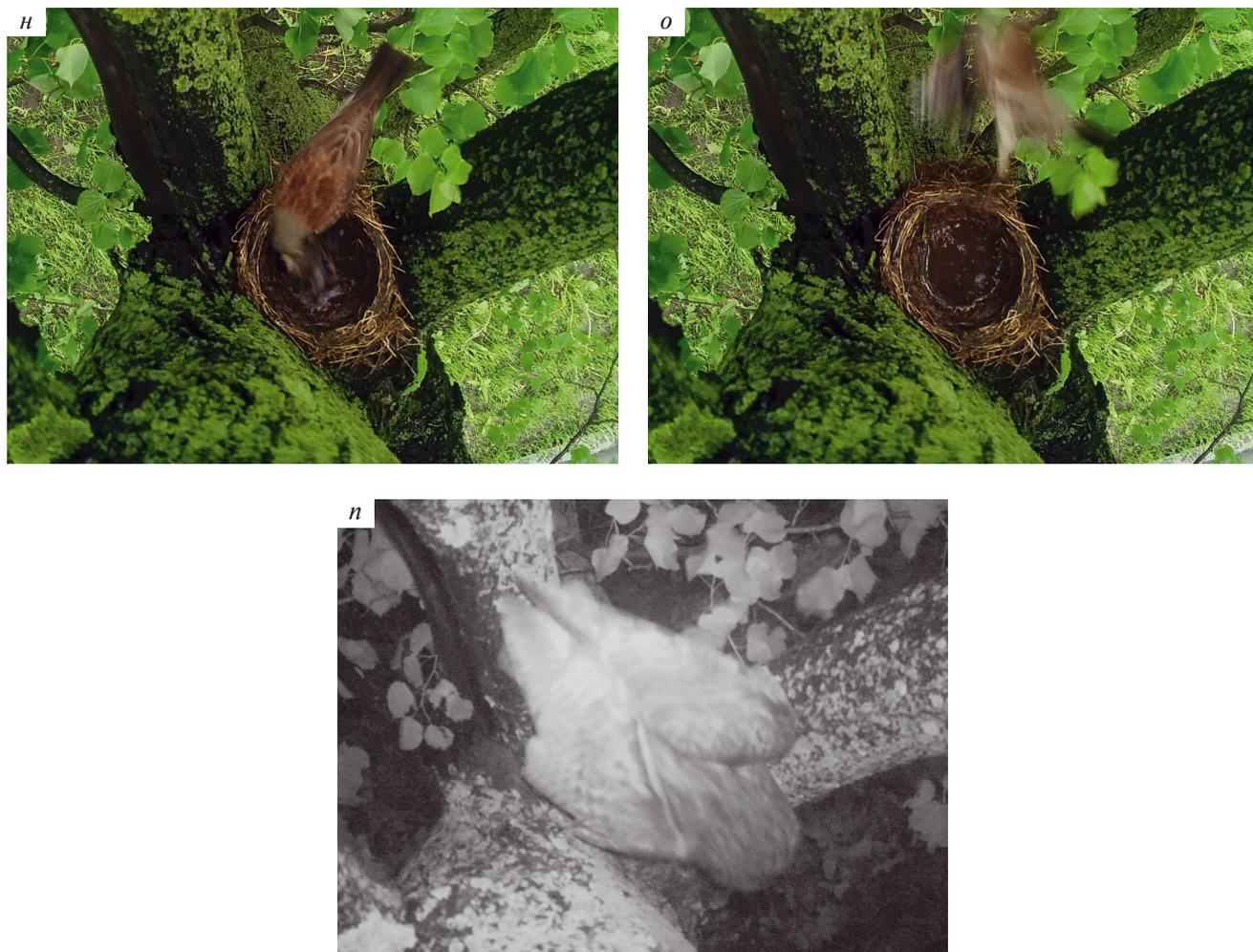


Рис. 4 (Окончание). Фрагменты событий (*a–n*, приведены в хронологическом порядке) в гнезде рябинника с пятью птенцами, погибшими в возрасте от ~6–6.5 до 9–9.5 суток из-за дождей в конце мая 2020 г. (улица Академика Хохлова возле Физического факультета МГУ, Воробьевы горы, Москва; снимки сделаны фотоловушкой Bushnell NatureView HD Cam with Live View): *н, о* – самка выбрасывает последнего погибшего птенца (31 мая, ~16:33); *п* – пустое гнездо посетила ушастая сова (1 июня, ~1:29). Показания таймера фотоловушки пришлось немного корректировать, поэтому время суток указано приблизительно.

схватила клювом еще одного птенца, уложила боком на верхний край гнезда и на проходящую вплотную толстую ветвь и улетела, на 8–10 сек оставив тело в таком положении, но затем вернулась и втащила его назад в лоток (рис. 4*e–4u*). Как ни странно, это один из очень немногих задокументированных в литературе случаев (чуть ли не второй – см. Gimpel, Carr, 2017), когда погибший птенец открыто гнездящейся воробьиной птицы, вынесенный кем-то из родителей полностью за пределы лотка и почти что за пределы гнезда (если бы не ветвь, птенец рябинника упал бы на землю), затем затаскивался бы ими обратно в лоток. В последующие 7 мин, а также в 14:42 самка рябинника схватывала клювом и перемещала в лотке все того же погибшего птенца, но лишь

в 16:32–16:33 она выбросила из гнезда подряд сначала его (рис. 4*к–4 м*), а через 45–46 сек и второго, последнего, птенца (рис. 4*н, 4о*). При этом “предпоследний” птенец 3 сек пролежал вверх брюхом на верхнем краю гнезда (вниз головой в лоток, рис. 4*л*) перед тем, как отлучившаяся самка вернулась и, потянув за заднюю часть брюха, сбросила его на землю (рис. 4*м*).

Через 23 сек после выбрасывания последнего тела самка появилась на гнезде и на протяжении 31 сек осматривала лоток. Еще один визит взрослой птицы и осмотр ею лотка, на дне которого по-прежнему было немало воды, состоялись через 1.7 часа (в 18:18) и продлились ~23 сек. Спустя 1.5 часа после полуночи 1 июня гнездо посетила

ушастая сова (*Asio otus*) (рис. 4n), т.е. даже если бы выводок пережил непогоду, он, скорее всего, все равно погиб бы, причем, возможно, исчез бы бесследно, поскольку при похищении птенцов младшего и среднего возрастов этот хищник зачастую не оставляет никаких следов (данные автора).

В 7:48 первого июня, когда автор снимал фотоловушку, в гнезде на дне лотка все еще стояла вода. На земле были обнаружены четыре из пяти погибших птенцов, выброшенных из гнезда в предыдущие два дня. Благодаря сериям фотоснимков, сделанных камерой, удалось установить места падения индивидуально для трех птенцов, погибших 31 мая. Один птенец находился ~ в 4 м, другой (выброшенный 31 мая предпоследним) — ~ в 1 м от ствола, еще два (один — выброшенный 31 мая первым по счету, другой — последним) — возле ствола гнездового дерева. Ни один из птенцов не имел видимых повреждений. Таким образом, в отличие от случая в 2017 г., из этого гнезда по меньшей мере три последние из пяти погибших птенцов были не вынесены (хотя бы на несколько метров), а выброшены самкой.

Уничтожение родителями следов нападения хищника на гнездо

За пять лет на территории МГУ фотоловушка зафиксировала уничтожение всего потомства (кладок, выводков) в 33 гнездах рябинника четырьмя видами хищников: серой вороной (20 гнезд; 61%), ушастой совой (9; 27%), в разные даты серой вороной и ушастой совой в одном и том же гнезде (1; 3%), сойкой (*Garrulus glandarius*) (2; 6%) и обыкновенной белкой (1 гнездо; 3%). При этом трижды жертвами (в двух случаях — ушастой совы, в одном — серой вороны) становились сидящие на гнездах самки, что сопровождалось и гибелью всего потомства (Морозов, 2022 и неопубл.). Приведенные показатели не включают “успешные” в целом гнезда (из которых вылетели хотя бы по одному слетку), понесшие частичные потери из-за хищников, поскольку восстановление чистоты и порядка в таких гнездах родителями после нападения хищников резонно расценивать как “целесообразное”, адаптивное поведение. Более того, в двух из этих 33 гнезд потомство было уничтожено (ушастой совой) в конце гнездового цикла — в период выкармливания птенцов старше 9 суток, т.е. на стадии, когда у родителей стремление наводить порядок и тем более обогревать содержимое гнезда уже ослаблено. В частности, вероятность того, что на этой стадии после нападения хищника самка рябинника усядется в опустевшее гнездо и таким способом “пассивно” утратит высколоченную выстилку лотка чрезвычайно мала.



Рис. 5. Самец утром поедает оставшиеся в гнезде перья самки, которую ночью схватила ушастая сова (территория ГАИШ МГУ, Воробьевы горы, Москва, 5 июня 2016 г., 4:27; кадр видеозаписи, сделанной фотоловушкой Seelock Spromise S128).

Камеры задокументировали восемь случаев активного или/и пассивного (в результате сидения самки в пустом лотке) уничтожения родителями признаков разорения их гнезд хищниками: шесть случаев ликвидации всех и два случая — части “улик” (рис. 5–8; Дополнительный материал: Видео 5–8).

Гнездо № 2016–140–130. Территория Государственного астрономического института им. П.К. Штернберга (ГАИШ) МГУ, 55°42′06.1″N, 37°32′26.5″E, на живой липе, высота расположения гнезда 8.7 м, расстояние камеры от гнезда 1.7 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. 21 мая 2016 г. Хищник, напавший на гнездо. Ушастая сова. Дата и время нападения. 5 июня в 0:15. Интенсивность обороны гнезда родителями. Не обороняли, поскольку нападение совы произошло ночью. Что/кого уничтожил хищник? Сова схватила с гнезда и практически без задержки унесла самку, которая насиживала кладку (Дополнительный материал: Видео 5). Сова “провалилась” с добычей вниз, там присела с ней, возможно, на землю. Больше прилетов совы на гнездо ни этой ночью, ни позже — до снятия камеры 6 июня в 11:06 — зафиксировано не было. Кладка из пяти яиц (все — с эмбрионами незадолго до начала вылупления) погибла, поскольку у рябинника самцы не участвуют в обогревании яиц и птенцов. Оставленные хищником “следы”. Гнездо, особенно лоток, усыпаны контурными, рулевыми и маховыми перьями самки рябинника. Кладка осталась в гнезде, но в скорлупе двух яиц были обнаружены обширные вмятины. Во время нападения много перьев жертвы полетело вниз, в частности, скопление (пучков) мелких контурных и маховых перьев было найдено на земле в 1.7 м от ствола дерева. Однако другие разлетевшиеся перья среди травы

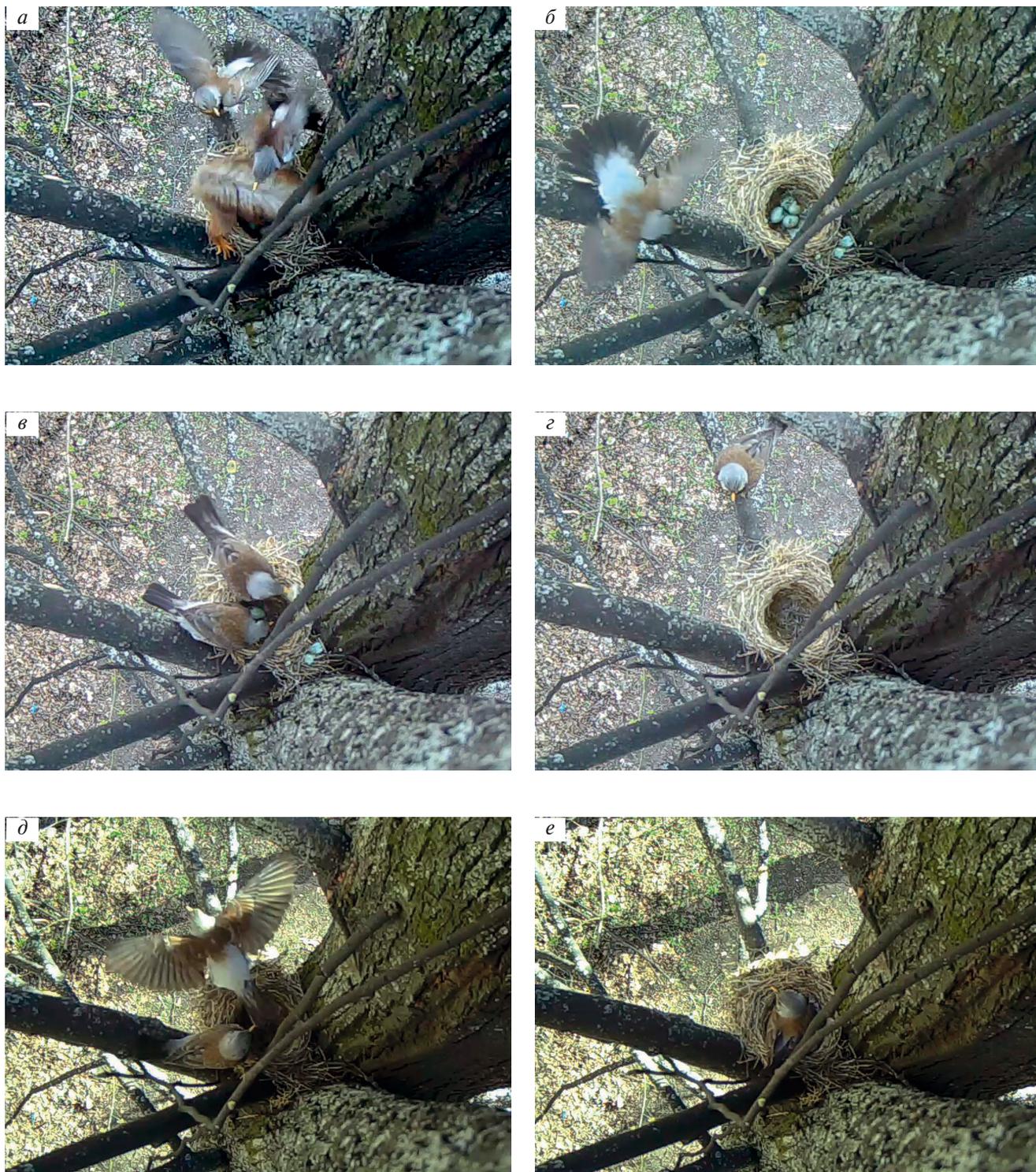


Рис. 6. Действия пары рябинников во время и после уничтожения их кладки обыкновенной белкой (возле Химического факультета МГУ, Воробьевы горы, Москва, 3 мая 2017 г.; кадры видеозаписей, сделанных фотоловушкай Seelock Spromise S128): *a* – пара птиц атакует белку (6:09); *б* – гнездо сразу после уничтожения кладки (6:10); *в* – во время поедания обоими родителями скорлупы яиц самец (сверху) взял в клюв крупный фрагмент скорлупы, чтобы вынести его из гнезда (6:12); *г* – гнездо через 30 мин после ухода белки, после ликвидации родителями следов ее нападения (6:40); *д, е* – самка “вытеснила” из лотка забравшегося туда самца (*д* – он улетает) и уселась в пустое гнездо (*е*) (8:32).



Рис. 7. Фрагменты событий (*a–d*, приведены в хронологическом порядке) в гнезде рябинника с пятью маленькими птенцами и одним яйцом, похищенными в три приема серыми воронами (сквер между Физическим и Химическим факультетами МГУ, Воробьевы горы, Москва, 8 мая 2018 г.; кадры видеозаписей, сделанных фотоловушкой Bushnell NatureView HD Cam with Live View): *a* – через 2 мин после похищения воронами четырех из пяти птенцов, самка рябинника выносит из лотка пучок гнездового материала (5:41); *б* – последним похищается яйцо (5:46); *в* – после похищения воронами потомства самка не только сидит в пустом гнезде, но и периодически трамбует лоток: быстро работая ногами, она по 1.5–3 сек надавливает грудью на дно, а сгибами полурасставленных крыльев, зобом, горлом и подхвостьем одновременно – на стены лотка (6:14); *г* – сидя в пустом гнезде, самка также поправляет торчащие из его верхнего края сухие травинки (6:14); *д* – дождевого червя, принесенного птенцам более чем через час после их исчезновения, самец пытается передать самке, сидящей в пустом гнезде (7:00).

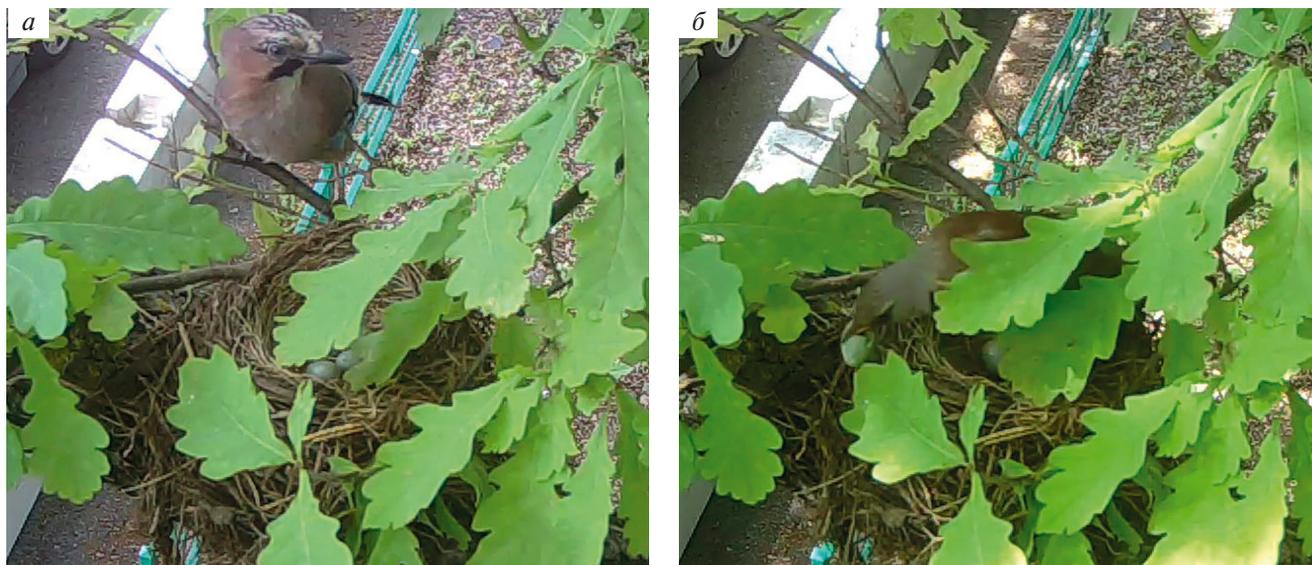


Рис. 8. Ликвидация рябинниками остатков кладки из четырех яиц, уничтоженной сойкой непосредственно в их гнезде (студенческая автопарковка МГУ, Воробьевы горы, Москва, 3 июня 2018 г.; кадры видеозаписей, сделанных фотоловушками Seelock Sprromise S128): *а* – сойка добралась до гнезда рябинника незамеченной (12:42); *б* – рябинник (по всей видимости, самка) выносит из гнезда скорлупу одного из съеденных сойкой яиц (12:49).

малозаметны. Уничтожение следов разорения самцом и его сопутствующие действия. Самец 5 июня объявился на гнезде в 4:26 – через 4 ч 11 мин после нападения совы. При его подлете значительное количество перьев самки сдуло с/из гнезда, и они полетели вниз. За 17 сек он подряд пять раз извлек из лотка и “жадно” проглотил по 1–(2), затем дважды по 2–4 мелких контурных пера, а под конец одним разом унес из гнезда еще 2–4 мелких контурных пера (Рис. 5; Дополнительный материал: Видео 5). К 4:29, т.е. через 3 мин после появления самца рябинника и через 4 ч 14 мин после нападения совы, перьев самки в гнезде не осталось. В 5:13 самец принес в гнездо корм – зеленую гусеницу или личинку пилильщика – и держа ее в клюве, принялся рассматривать яйца. Судя по всему, именно он продолжал беспокоиться вблизи гнезда по меньшей мере до полудня 6 июня, в 4:32 снова ненадолго появился на гнезде с кормом. Итог очистки гнезда самцом, затраченное на это время. 5 июня к 4:29, т.е. через 4 часа 14 мин после нападения совы, стараниями самца перьев самки в гнезде уже не было. Перья остались лишь на земле среди травы. (В гнезде – кладка из пяти яиц, все с эмбрионами незадолго до начала вылупления, на скорлупе двух яиц – обширные вмятины.).

Гнездо № 2017–85–78. Возле северо-восточной части Химфака МГУ, 55°42′09.1″N, 37°31′38.9″E, на живой липе, высота расположения гнезда 7.1 м, расстояние камеры от гнезда ~1.6 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. ≤27 апреля 2017 г. Хищник, напавший на гнездо. Обыкновенная

белка. Дата и время нападения. 3 мая в 6:09. Интенсивность обороны гнезда родителями. Высокая, с нанесением белке, хотя и не на высокой скорости, но большого числа ударов в задранный хвост, туловище и область головы обоими родителями (Рис. 6а; Дополнительный материал: Видео 6), к которым, возможно, присоединилась третья птица (из соседней пары?). Что/кого уничтожил хищник? Законченная (видимо, слабо насиженная) кладка из шести яиц полностью уничтожена за 45–50 сек. Оставленные хищником “следы”. 3 мая в 6:10 в лотке, а также на гнездовом материале снаружи от чаши гнезда – скорлупа яиц в большом количестве, в том числе очень крупные фрагменты (>> половинок – выеденные яйца) (Рис. 6б; Дополнительный материал: Видео 6). Уничтожение следов разорения родителями и сопутствующие действия. За 9–10 мин – с 6:10 до 6:19 – оба родителя съели скорлупу и остатки содержимого яиц; также, по меньшей мере один крупный фрагмент скорлупы был унесен самцом из гнезда (Рис. 6в; Дополнительный материал: Видео 6). Из крупных фрагментов, последним (между 6:18 и 6:19) исчез осколок, лежавший на гнездовом материале снаружи от чаши гнезда. Его исчезновение пришлось на паузу между видеозаписями, но как раз перед ней самка вошла в лоток и стала разглядывать этот осколок. Позже в 6:19 самка сначала добирала в лотке мелкие осколки, а затем уселась в пустое гнездо, и просидела в нем, по-видимому, 20 мин подряд. В 8:32 самка “вытеснила” из лотка забравшегося туда самца (Рис. 6д), снова села в гнездо

(Рис. 6е; Дополнительный материал: Видео 6) и просидела в нем, по всей видимости, до 9:01. Последняя регистрация возле гнезда взрослой птицы (самца) – в 9:06. Итог очистки гнезда родителями и его насиживания самкой, затраченное на это время. Стараниями обоих родителей 3 мая к 6:20, через 9.5–10 мин после ухода белки, в гнезде оставалось лишь немного мелких осколков скорлупы, а к 6:40, т.е. через 30 мин после окончания разорения, следов нападения хищника уже видно не было, выстилка лотка выглядела чистой и аккуратной (Рис. 6г).

Гнездо № 2018–17–7. Сквер между Химфаком и Физфаком МГУ, 55°42′04.1″N, 37°31′43.8″E, на живой робинии ложноакациевой (*Robinia pseudoacacia*), высота расположения гнезда 5.1 м, расстояние камеры от гнезда 2.3 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. 20 апреля 2018 г. Хищник, напавший на гнездо. Серая ворона. Дата и время нападения. 6 мая в 12:48. Интенсивность обороны гнезда родителями. Высокая, судя по голосам рябинников и вороны (на видео). Что/кого уничтожил хищник? Ворона унесла в клюве все содержимое гнезда: пятерых птенцов в возрасте от 0.1 до 1.4 суток. Оставленные хищником “следы”. Сильно всклокочена выстилка лотка, часть ее была унесена вороной в клюве вместе с птенцами. Утром 7 мая на земле под гнездовым деревом было обнаружено несколько контурных перьев рябинника. Уничтожение следов разорения самкой и сопутствующие действия. В 13:04 самка прилетела на гнездо, осмотрела его и неспешно уселась в опустевший лоток, прихватила клювом сухую траву на верхнем краю гнезда. Судя по всему, просидела в гнезде ~ 5 мин, после чего включилась в продолжающееся рядом противостояние между рябинниками и серыми воронами. Очевидно, она же еще раз появилась в 14:59 – просидела на краю гнезда 14 сек, осматривая лоток, аккуратно поклевала выстилку. Итог действий самки, затраченное ею время. Благодаря тому, что самка посидела в опустевшем гнезде, на видео за 6 мая к 13:10, т.е. через 22 мин после нападения хищника, и при прямом осмотре гнезда 7 мая в 9:27 беспорядка в нем не отмечено, выстилка была снова примята, лоток выглядел довольно глубоким.

Гнездо № 2018–33–21. Сквер между Химфаком и Физфаком МГУ, 55°42′05.3″N, 37°31′47″E, на живом клене Гиннала (*Acer tataricum* subsp. *ginnala*), высота расположения гнезда 6.1 м, расстояние камеры от гнезда 0.9 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. 21 апреля 2018 г. Хищник, напавший на гнездо. Серая ворона, вероятно, не менее двух особей. Дата и время нападения. 8 мая в 5:39, 5:45 и 5:46. Интенсивность обороны гнезда родителями. Довольно высокая (но результативность

невысокая, возможно, из-за одновременного нападения не менее, чем двух ворон, и их сильной мотивации). Что/кого уничтожил хищник? В гнезде было пять птенцов в возрасте от 0.7 до 2.1 суток и одно (проклюнутое?) яйцо. После первого нападения исчезли четыре птенца, после второго – пятый птенец, во время третьего было унесено яйцо (Рис. 7б). Оставленные хищником “следы”. После первого нападения – незначительный “беспорядок” в выстилке лотка. Уничтожение следов разорения самкой и сопутствующие действия родителей. Во время разорения вороной 8 мая в 5:41 (когда в гнезде еще оставались одно яйцо и один раненый (с гематомой на брюхе) птенец в возрасте 0.7–1.5 суток) самка рябинника вынесла из лотка не очень большой пучок материала (сухой травы), видимо, вырванный или всклокоченный при нападении (Рис. 7а; Дополнительный материал: Видео 7). Почти сразу после этого вернулась, извлекла клювом из толщи дна лотка что-то небольшое (с прилипшими травинками) и выбросила из гнезда. В 5:43 она сидела поверх яйца и птенца, но вскоре привстала и клювом подвинула яйцо, поковырялась в дне лотка и снова плотно уселась в гнездо. Затем покинула гнездо, приняв участие в его обороне от ворон. К 5:49, т.е. через 3 мин после кражи вороной яйца, самка уселась в опустевшее гнездо и принялась, покачиваясь и крутясь в лотке, уминать его телом. С 5:53 в процессе этих действий она стала дополнительно, время от времени, быстро работая ногами, ~ по 1.5–3 сек надавливать грудью на дно, а сгибами полу-расставленных крыльев, зобом, горлом и подхвостьем одновременно – на стены лотка (Рис. 7в; Дополнительный материал: Видео 7). Кроме того, самка стала иногда прихватывать клювом, теревить, запихивать вниз в лоток торчащие из верхнего края гнезда концы сухих травинки, как бы поправляя их (Рис. 7г), хотя движения выглядели скорее “ритуальными”, бесполезными. Она регулярно (несколько реже после ~7:00) осуществляла все эти действия, уминала телом лоток – вплоть до 8:31, после чего появлений на гнезде родителей камера больше не зафиксировала. Самка дважды (6:06 и 8:23), а самец один раз (7:01) приносили в гнездо корм, предназначавшийся погибшим птенцам (нередкое у рябинника поведение), и были вынуждены его сами проглатывать. Итог очистки/ремонта гнезда и его насиживания самкой, затраченное ею на это время. Гнездо не выглядело поврежденным или брошенным уже через 11 мин после первого и через 4 мин после последнего нападения хищника – 8 мая к 5:50 и тем более на протяжении последующих почти 9 часов. (Однако в 14:38 гнездо посетила пара лазоревки (*Cyanistes caeruleus*), и самка лазоревки принялась выхватывать сухую траву из выстилки лотка, ворошить ее. С 14:49 до 15:29,

с 18:18 до 18:23 и в 19:21 она много раз собирала в гнезде, главным образом в лотке, и уносила пучки материала. При этом отбрасывала часть материи, в том числе за пределы гнезда. В итоге выстилка лотка заметно поредела.)

Гнездо № 2018–143–108. Студенческая автопарковка МГУ, 55°42′11.7″N, 37°32′24.8″E, на живом дубе черешчатом, высота расположения гнезда 4.3 м, расстояние камеры от гнезда 1.1 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. 26 мая 2018 г. Хищник, напавший на гнездо. Сойка. Дата и время нападения. 3 июня в 12:42. Интенсивность обороны гнезда родителями. Не обороняли: самка покинула гнездо за 1.6 мин до появления сойки, и действия последней, похоже, не были замечены (отлучившимися?) родителями (Рис. 8а; Дополнительный материал: Видео 8). Что/кого уничтожил хищник? Полная кладка из четырех яиц на средней стадии насиживания (уничтожена за ≤2.6 мин). Оставленные хищником “следы”. В лотке – скорлупа с остатками содержимого, в том числе очень крупные фрагменты (>> половинок), возможно, всех четырех яиц (Рис. 8б; Дополнительный материал: Видео 8). Уничтожение следов разорения родителями и сопутствующие действия. В течение ~2 мин между 12:47 и 12:50 минимум в четыре приема взрослая птица (похоже, во всех случаях самка) съела на месте часть остатков содержимого и, видимо, скорлупы, а самые крупные фрагменты скорлупы вынесла из гнезда (Рис. 8б; Дополнительный материал: Видео 8). В 12:53 самка уселась в пустое гнездо и, поначалу покрутившись, просидела в нем ~4.7 мин. Итог очистки гнезда одним/обоими родителями и его насиживания самкой, затраченное на это время. Следов нападения, по всей видимости, не осталось уже через ~6 мин после исчезновения хищника: к 12:50, лоток, похоже, был очищен от скорлупы, и беспорядка в гнезде не наблюдалось, а к 12:58 (после нескольких минут насиживания самкой пустого гнезда) – тем более.

Гнездо № 2019–1–1. Сквер между Химфаком и Физфаком МГУ, 55°42′04.1″N, 37°31′43.8″E, на живой робинии ложноакациевой, высота расположения гнезда 5.1 м (это гнездо размещалось на том же дереве и в той же развилке ветви, что и гнездо предыдущего года № 2018–17–7), расстояние камеры от гнезда 1.8 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. 27 марта 2019 г. Хищник, напавший на гнездо. Серая ворона, не менее трех особей. Дата и время нападения. 11 апреля с 8:12 до 8:16. Интенсивность обороны гнезда родителями. Непосредственно возле гнезда – низкая, возможно, из-за одновременного присутствия поблизости нескольких ворон, но, судя по голосам рябинников (на видео), более высокая поодаль. Что/кого уничтожил хищник? Все три находившиеся

в гнезде яйца с эмбрионами незадолго до начала вылупления. (В полной кладке было пять яиц, но при неустановленных обстоятельствах одно из них исчезло ночью на 8 апреля, еще одно – утром того же дня.). Оставленные хищником “следы”. Явно всклокочен материал (сухая трава) выстилки лотка и верхнего края гнезда. Уничтожение следов разорения самкой и сопутствующие действия. В 8:28 самка прилетела, села на край гнезда и поклевала дно лотка, а через ~10 сек прихватила клювом и унесла сухую травинку, застрявшую на ветви в нескольких дециметрах от гнезда. К 8:32 она вернулась, уселась в пустое гнездо и просидела в нем ~6.2 мин. За это время несколько раз принималась уминать лоток телом, крутясь в нем, быстро перебирая ногами, ~ по 1.5–2 сек надавливая грудью на дно, а сгибами полу-расставленных крыльев, зобом, горлом и подхвостьем одновременно – на стены лотка (подобно тому, как это делала самка в разоренном гнезде № 2018–33–21, см. выше). При этом дважды прихватывала клювом – теребила или запихивала вниз в лоток – торчащие из верхнего края гнезда концы сухих травинок, как бы поправляя их. После 8:38 появившийся на гнезде родителей камера больше не зафиксировала. Итог ремонта гнезда и его насиживания самкой, затраченное ею на это время. Следов нападения не осталось через 22 мин после отбытия ворон с гнезда благодаря тому, что самка ~6.2 мин просидела в опустевшем гнезде: выстилка обрела нормальный вид, лоток стал выглядеть аккуратным и глубоким.

Гнездо № 2019–110–80. Ул. Лебедева, 55°42′07.3″N, 37°32′09.9″E, на живой липе, высота расположения гнезда 5.1 м, расстояние камеры от гнезда 1.3 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. 5 мая 2019 г. Хищник, напавший на гнездо. Ушастая сова. Дата и время нападения. 19 мая в 22:24–22:27, затем 22 мая в 22:15, 22:17, 22:20, а в 23:07 еще и “контрольный” прилет на ветвь рядом с гнездом. Интенсивность обороны гнезда родителями. Практически не обороняли, поскольку все прилеты совы происходили в темное время суток: 19 мая в начале нападения и 22 мая при первом нападении недолго окрикивали “издали”. Что/кого уничтожил хищник? 19 мая – обоих птенцов в возрасте 0.1 и 0.7 суток (в гнезде остались 4 яйца); 22 мая – еще трех птенцов в возрасте от ~1–1.5 до 2.7 суток, по одному за каждый из первых трех прилетов (осталось целое неоплодотворенное яйцо). Оставленные хищником “следы”. 19 мая после почти 3 мин пребывания совы материал верхнего края гнезда и верхней части лотка в том месте, где она сидела, оказался несколько примятым и немного выступающим в сторону центра лотка; 22 мая после трех визитов совы на гнездо, начиная с первого (т.е. и в 22:15, и в 22:23), ~ в том же месте

(где опять она садилась) материал оказался прямым и несколько всклокоченным в сторону центра лотка. Уничтожение следов разорения самкой и сопутствующие события. 20 мая в 0:19, т.е. через 1 ч 52 мин после исчезновения совы, самка рябинника села в гнездо с четырьмя яйцами и, судя по записям камеры, просидела в нем до 3:45. В 2:00 и 3:21 самец приносил в гнездо и пытался всучить самке корм, предназначавшийся птенцам. По всей видимости он же принес корм и в 3:47, во время паузы в насиживании. Самка села на яйца в 3:52, но почти сразу ухватила клювом с верхнего края гнезда какой-то небольшой объект и унесла его; вновь вернулась и уселась через ~1 мин. 22 мая в 22:33 — через 12 мин после третьего визита совы — самка рябинника села в гнездо (с одним неоплодотворенным яйцом) и просидела ~33 мин — вплоть до четвертого, “контрольного” прилета совы на ветвь возле гнезда. В 23:54 самка рябинника снова уселась в гнездо, судя по записям камеры — на 3.5 часа, а 23 мая с 3:28 до 3:59 она еще трижды садилась на 10, 3 и 2 мин. В 3:24, 3:27 и 3:53 камера засняла взрослую птицу, судя по поведению самца, топтавшуюся с кормом на краю гнезда (в 3:27 сама в итоге и съела принесенный корм). Итог насиживания самкой гнезда, затраченное ею на это время. И в ночь на 20 мая, и в ночь на 23 мая благодаря длительному сидению самки рябинника в гнезде после визитов совы следов нападения не осталось; 22 мая к 23:07 — через ~44 мин после 3-го визита совы в гнездо и непосредственно перед ее “контрольным” прилетом на ветвь возле гнезда, на видеозаписи следы “выступа” гнездового материала в сторону центра лотка были уже едва заметны; 23 мая к 3:59, после еще более длительного, с несколькими перерывами, сидения самки в гнезде, они и подавно исчезли. (В гнезде осталось неоплодотворенное яйцо без повреждений.)

Гнездо № 2020—13—8. Возле Физфака МГУ по ул. Лебедева, 55°41'59.2"N, 37°31'50.8"E, на живой липе, высота расположения гнезда 5.6 м, расстояние камеры от гнезда 1.2 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. ≤12 апреля 2020 г. Хищник, напавший на гнездо. Серая ворона. Дата и время нападения. 2 мая в 12:41 и 12:49. Интенсивность обороны гнезда родителями. Не известна. Что/кого уничтожил хищник? Пять птенцов в возрасте от 0.8 до ~2.5 суток унесены в два приема (по 2—3 птенца) с интервалом в 7—8 мин. Фотоловушка успела зафиксировать хищника — тень улетающей вороны — лишь во время второго похищения. Оставленные хищником “следы”. После второго похищения, т.е. исчезновения всех птенцов, сильно всклокочена выстилка лотка. Уничтожение следов разорения родителями и сопутствующие действия. В 12:54 взрослая птица (самка?) принялась топтаться в лотке, приводить его в порядок, и всего за 34 сек, уже к 12:53, когда она отлучилась,

он стал выглядеть более или менее нормально. Через ~1.5 мин самка объявилась на краю гнезда, еще через ~40 сек на несколько секунд уселась в пустое гнездо, затем привстала и что-то поделала в лотке, в 12:56 отлучилась, вернулась через 2.2 мин, пробыла на гнезде и вблизи него почти 2 мин, в том числе 12—15 сек стояла (и сидела?) в лотке, улетела, вернулась через 3.2 мин, села в гнездо на 24 сек, в 13:04 отлучилась на 10.2 мин. С 13:14 до 15:02 взрослые птицы, похоже, обоего пола, поодиночке появлялись 10 раз на время от 2 до 25 сек и осматривали лоток, стоя на краю гнезда. Позже (вплоть до 22:27) их появлений камера больше не зафиксировала. Итог ремонта гнезда одним/обоими родителями и его насиживания самкой, затраченное на это время. Следов нападения практически не осталось уже через 3.6 мин и тем более (благодаря тому, что самка 2—3 раза ненадолго садилась в пустое гнездо) через 15 мин после второго похищения птенцов: выстилка обрела нормальный вид, лоток стал выглядеть, аккуратным и достаточно глубоким.

Таким образом, “фальсификация улик” взрослыми птицами наблюдалась приблизительно в каждом четвертом разоренном гнезде (24—26%, $n = 31-33$). В одном из этих гнезд (№ 2018—33—21) незначительный беспорядок в материале лотка был устранен самкой рябинника в период между последовательными нападениями серой вороны. В остальных семи случаях “сокрытие улик” одним или обоими родителями произошло после завершения (последнего) нападения хищника. В шести из них следы были ликвидированы не более чем через 44 мин (в двух случаях — в течение нескольких минут) после (последнего) пребывания хищника на гнезде жертвы, и лишь в одном случае (№ 2016—140—130), а именно после нападения ушастой совы на насиживающую самку рябинника вскоре после полуночи, самец только рано утром, спустя 4.2 часа, частью съел на месте, частью вынес из гнезда ее перья.

В обоих случаях сокрытия части “улик” родителями были ликвидированы собственно следы нападения (в одном гнезде — многочисленные перья схваченной совы самки, в другом — беспорядок в гнездовом материале), но остались яйца: в одном гнезде (№ 2016—140—130) — кладка из пяти яиц (два из них с вмятинами на скорлупе) с эмбрионами незадолго до начала вылупления, в другом — неоплодотворенное яйцо (№ 2019—110—80). Если бы за этими гнездами не наблюдали фотоловушки, все равно после нападения хищника даже при однократном осмотре содержимого обоих гнезд со значительных дистанций, например через зеркало на телескопическом удлинителе (в бинокль), выяснилось бы, что в них как минимум происходила откладка яиц, хотя оперившиеся птенцы (судя по состоянию выстилки лотка и т.п.), скорее

всего, отсутствовали. В этом случае перед влезанием на деревья и непосредственной проверкой содержимого этих яиц было бы правильнее сначала, не привлекая внимание потенциальных разорителей, убедиться (посредством наблюдений с земли) в том, что самки уже не появляются на гнездах, то есть яйца “брошены”.

Шесть случаев полного уничтожения родителями признаков разорения хищниками и прецедент выбрасывания самкой из гнезда всех до последнего тел птенцов из выводка, погибшего из-за дождей в конце мая 2020 г. (см. предыдущий подраздел), вместе составляют 35% от тех случаев гибели всего потомства ($n = 20$ гнезд), когда в гнезде, за которым наблюдала камера, в итоге не осталось ни явных повреждений, ни (скорлупы) яиц или останков, ни следов содержимого яиц или крови, которые можно было бы разглядеть при обычной проверке (если только наблюдателю не повезло бы случайно проводить эту проверку во время или сразу после гибели (последних) яиц или птенцов — в непродолжительное время до завершения уборки и/или ремонта гнезда родителями).

Сооружение самкой дополнительной выстилки лотка для повторной откладки яиц поверх умершего последним птенца из предыдущего, погибшего выводка

Прецедент был отслежен в третьей декаде мая 2017 г. Гнездо располагалось на высоте 5.1 м у ствола в месте отхождения двух крупных живых ветвей на липе на территории Государственного астрономического института им. П. К. Штернберга МГУ, рядом с Университетским проспектом (55°42'04.1"N, 37°32'39.4"E). Первая кладка в этом гнезде, по расчетам начатая 27–29 апреля, содержала, во всяком случае до утра 9 мая, пять яиц. Фотоловушка была установлена рано утром 15 мая в 1.45 м над гнездом, когда в нем остались одно яйцо и два птенца в возрасте примерно трех суток. В дальнейшем оба птенца выглядели ослабленными, вялыми, моторика у них была несколько нарушена. Они умерли в разное время “ненастоящей” смертью, по неизвестной причине. Один погиб в ночь с 15 на 16 мая под обогревающей их самкой и исчез рано утром — судя по всему, был вынесен взрослой птицей. Яйцо исчезло вечером 18 мая или в ночь на 19 мая. Последний птенец 21 мая незадолго до полуночи был едва жив (возможно, вечером недостаточно обогревался самкой) и умер в ночь на 22 мая ~ в недельном возрасте.

Утром 22 мая между 4:13 и 5:45 самка минимум трижды садилась в гнездо (на время от <1 мин до, видимо, 21 мин) и обогревала погибшего птенца. Попыток выбросить его из гнезда камера не зафиксировала. В 5:46–5:47 самка положила поверх

погибшего птенца первые два пучка сухой травы. Самец при этом и позже несколько раз рассматривал содержимое лотка (дополнительный материал: видео 9). В 6:23 самка уселась в гнездо. Сидя в нем, иногда крутилась, привставала, топталась и что-то делала клювом на дне лотка. В 6:36, когда она покинула гнездо, недавно принесенная сухая трава была примята ко дну лотка, а поскольку ее было немного, под ней четко просматривалось притоптанное тело птенца. В 7:22 самец принес дождевых червей, которых, заглянув в лоток, проглотил сам. В 8:58 самка появилась на краю гнезда, осмотрела лоток, взяла с верхнего края гнезда сухую травинку и положила ее на дно лотка. В 10:23 самка ~ на 37 сек уселась в гнездо.

Утром 23 мая, между 5:15 и 5:45, тело птенца оказалось почти скрыто под выстилкой лотка, которая была то ли всклокочена (вероятно, в том числе и “старая” выстилка), то ли пополнена новой порцией сухой травы, хотя фотоловушка не зафиксировала ни этих действий, ни даже прилетов птиц на гнездо. В 15:17 самка уселась в гнездо и принялась, время от времени меняя положение, периодически уминать лоток телом: быстро работая ногами, ~ по 1.5–4 сек надавливать грудью на дно, а сгибами полурасставленных крыльев, зобом, горлом и подхвостьем одновременно на стены лотка — аналогично тому, как это делали самки в разоренных гнездах 2018–33–21 и 2019–1–1 (Дополнительный материал: Видео 9). Как и эти две самки, она тоже прихватывала клювом, теребила или пыталась запихивать в лоток торчащие из растрепанного верхнего края гнезда сухие травинки, как бы поправляя их, что выглядело скорее “ритуально”, не очень результативно. Когда в 15:31 самка покинула гнездо, погибший птенец на дне лотка стал снова виден практически полностью. Появившись на гнезде в следующий раз в 18:49, она продолжила трамбовать лоток вышеописанным способом и теребить гнездовой материал до 19:01, а затем с 20:09 до 20:11.

С раннего утра 24 мая эта деятельность возобновилась. В 3:36 и 4:35 самка снова принесла пучки сухой травы и уложила поверх птенца, неоднократно уминала выстилку, а также прихватывала и поправляла материал верхнего края гнезда. В итоге к 4:58 погибший птенец опять “стал невидимым” — оказался погребенным в толще свежей выстилки (дополнительный материал: видео 9). Между 5:04 и 5:27 на дно лотка поверх сухой травы были положены и притоптаны прошлогодние листья деревьев. Ворошение или/и пополнение сухой травой, трамбование выстилки было зафиксировано также в периоды 6:00–6:39 и 10:49–10:54. В 6:09 вместе с самкой возле гнезда наблюдался и самец.

Обустройство лотка продолжилось утром 25 мая с 4:04 до 7:53, особенно после 6:56. В 4:07

и, видимо, в 7:40–7:43 самка добавила на дно лотка прошлогодние листья деревьев, но в основном занималась трамбованием выстилки, в том числе часто принимая позу с полурасставленными крыльями, а также укладкой торчащих из верхнего края гнезда сухих травинки. Самец был зафиксирован на гнезде или возле него, всякий раз вместе с самкой, трижды: в 4:04, 4:40 и 7:34.

Первое яйцо повторной кладки было отложено 25 мая в период между 7:50 и (скорее всего, незадолго до) 8:55. В 8:08 самец затеял “ритуальную игру” (продолжительностью 18 сек) с сидящей в гнезде самкой, настойчиво предлагая ей взять у него из клюва в клюв живое небольшое членистоногое, которое в итоге проглотил сам после того, как получил от нее свой “подарок” назад (дополнительный материал: видео 9). Кладка содержала шесть яиц, последнее было отложено в период между вечером 29 мая (20:55) и концом ночи 30 мая (3:16), скорее всего, ближе к последнему. Три яйца оказались неоплодотворенными, из остальных с вечера 8 июня до конца ночи 9 июня вылупились три птенца, которые покинули гнездо рано утром и днем 21 июня.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее, обсуждая данные о сроках размножения рябинника в Москве в 2010–2015 гг., сравнивая их с литературными сведениями и оценивая влияние двух аномальных метеорологических явлений на успешность гнездования в 2015 г., мы предположили, что у этого дрозда после гибели в гнезде всего выводка родители в отдельных случаях способны выбросить всех до последнего погибших птенцов, после чего самка может еще какое-то время обогревать пустое гнездо (Морозов, Худяков, 2016). Основаниями для предположения послужили: (1) информация о двух подобных случаях у североамериканских мелких видов воробьиных (Kirkpatrick et al., 2009); (2) собственные наблюдения за поведением некоторых самок рябинника во время и после непогоды (продолжительных дождей на фоне похолодания) 15–17 мая 2015 г., из-за которой в гнездах у значительной части пар погибли все птенцы (Морозов, Худяков, 2016); (3) результаты исследования Дольника (1960), согласно которым у целого ряда видов воробьиных птиц, включая рябинника, среди трех компонентов так называемого гнездового комплекса (гнездо как таковое, яйца, птенцы) главным стимулятором насиживания и обогрева птенцов выступает собственно гнездо, а не его содержимое; (4) наши неоднократные наблюдения в 2013–2015 гг. на территории МГУ того, как во время кольцевания птенцов рябинника (в нормальную погоду) некоторые самки садились в свои временно опустевшие

гнезда и продолжали насиживание (Морозов, Худяков, 2016 и неопубл.).

Сведения, полученные в дальнейшем благодаря применению фотоловушек и представленные в настоящем сообщении, подтверждают это предположение. Действительно, зафиксированы отдельные случаи выбрасывания самками из гнезд всех и всех кроме одного тел птенцов из выводков, погибших из-за непогоды. Перед завершением этих действий самки довольно долго обогревали гнезда с телами птенцов – в одном случае с какого-то момента только с погибшими птенцами, в другом с погибшими и одним еще живым, хотя и очень ослабленным, вялым птенцом, который погиб уже после того, как все мертвые тела были вынесены, а гнездо с ним оставлено родителями. Эти сведения являются одним из очень немногих, вероятно, вторым (после Kirkpatrick et al., 2009), а для евразийского вида, видимо, первым публикуемым доказательством существования подобного поведения у воробьиных птиц.

Кроме того, отмечены случаи уничтожения следов, “сокрытия улики” нападения хищника взрослыми рябинниками сразу или вскоре (в течение 0.1–4.2 часа) после завершения разорения их гнезда: поедание на месте и вынос родителями перьев, утраченных ими в результате атак хищника, скорлупы и остатков содержимого уничтоженных им яиц, приведение в порядок всклокоченных при нападении выстилки лотка и материала верхнего края гнезда. Иногда устранение беспорядка в укладке гнездового материала достигалось в том числе или главным образом благодаря тому, что самка просто усаживалась в разоренное, опустевшее гнездо, крутилась в лотке, приминая выстилку. Как уже отмечалось, некоторые самки поступают так и во время кольцевания птенцов³. В связи с этим следует отметить, что самка рябинника, выбросившая тела всех до единого птенцов, погибших из-за непогоды в конце мая 2020 г., возможно, лишь потому не пыталась затем сесть в пустое гнездо, что на дне лотка стояла дождевая вода (см. предыдущий абзац, раздел “Результаты” и рис. 4к–4о).

Подобные “курьезы” в поведении родителей, по всей видимости, можно рассматривать как доведение ими до абсурда, “по инерции”, последовательности стереотипных действий по обогреванию потомства и поддержанию чистоты и порядка

³ Необходимо подчеркнуть, что речь идет о непродолжительном, не более нескольких часов, обогревании взрослой птицей опустевшего гнезда вслед за исчезновением из него кладки или всех птенцов, а не о фиксируемых изредка случаях длительного, по несколько или много дней, насиживания пустых гнезд, которые отмечены у ряда видов. Последние случаи, очевидно, представляют собой иное явление, причины которого пока неясны (Davidson-Onsgard et al., 2024).

в гнезде. Пока трудно судить о том, насколько такие, казалось бы, “бессмысленные” (если судить с адапционистских позиций) действия части особей/пар, предпринимаемые после того, как все их потомство уже погибло, свойственны другим воробьиным птицам. Нельзя исключать, что это (или “обыденность” этих действий) — особенность рябинника, которая сопряжена с другими чертами биологии вида, среди которых следует отметить в первую очередь следующие три.

Во-первых, как уже подчеркивалось выше, главным стимулятором насиживания и обогривания птенцов у этого дрозда выступает собственно гнездо, а не его содержимое (Дольник, 1960).

Во-вторых, рябинник выделяется среди других некрупных видов воробьиных способностью эффективно противостоять, в светлое время суток, разорителям гнезд. Она проявляется не только в умении жестко атаковать хищников и препятствовать их приближению к гнезду, которое общеизвестно, но и в действиях родителей после нанесения разорителями частичного урона кладке или выводку. По сравнению со многими другими видами воробьиных (в том числе дроздов, например черным (*Turdus merula*) и певчим (*T. philomelos*) дроздами) у рябинника явно повышен “порог дезертирства” после нападения хищников на гнездо. Например, самки рябинника, даже в период откладки и на ранних этапах насиживания законченной кладки, зачастую не бросают гнезда с яйцами, сохранившимися после нападения серых ворон и других хищников, а продолжают насиживание. В подобных обстоятельствах случается, что при необходимости они удаляют из гнезда (поедают или выносят) остатки уничтоженных и поврежденных яиц перед тем, как сесть на уцелевшие, а если “частичный грабёж” произошёл до завершения откладки, то в ближайшие дни и докладывают яйца (Морозов, Худяков, неопубл. данные). Более того, на стадиях завершения насиживания кладки, вылупления и выкармливания птенцов самки рябинника, нередко даже в темное время суток, т.е. очень сильно рискуя собой, после некоторой “паузы” снова садятся в гнезда (в том числе и в уже пустые), подвергшиеся нападению ушастой совы (по записям фотоловушек — через 0.2–3.7 часа после отбытия совы с гнезда; девять случаев в шести гнездах), которая имеет обыкновение возвращаться и добирать всех птенцов (яйца чаще всего игнорирует), а также напоследок иногда наносить еще и “контрольный” визит на гнездо (Морозов, неопубл. данные).

В-третьих, некоторым из тех пар рябинника (кстати, как и черного дрозда), которые откладывают вторую кладку после вылета первого выводка, свойственно иногда использовать для этого (свои) старые “успешные” гнезда этого же года (Glutz von

Blotzheim, 1962, цит. по: Handbook ..., 1988). В Москве в некоторые годы прошлого десятилетия доля таких кладок в старые гнезда местами была близка к 10% от общего числа поздних кладок, начатых после 15 мая, или даже превышала эту величину (Морозов, Худяков, неопубл. данные). При этом самки, как правило, обновляли выстилку лотка, поскольку в успешных гнездах, тем более со значительным количеством птенцов, зачастую от старой выстилки оставалось немного. Однако даже с учетом этих особенностей прецедент сооружения свежей выстилки для повторной откладки яиц поверх тела птенца предыдущего, погибшего выводка все-таки необычен тем, что повторное размножение было предпринято в “неуспешном” (хотя и не по вине хищников) гнезде, а тело умершего последним недельного птенца к тому же не было удалено родителями из гнезда.

Охарактеризованные выше “курьезы” в родительском поведении представляют интерес не только в контексте изучения образа жизни конкретного вида. Они могут с высокой вероятностью становиться причиной ошибочных суждений полевых исследователей о нападении и “почерке” хищников при однократных осмотрах и даже при отслеживании судеб гнезд, если оно осуществляется традиционным способом (см. введение к статье). В этом плане подобные действия родителей “дополняют” и усугубляют последствия явлений иного рода (предполагается рассмотреть их в другой публикации), которые также нередко приводят к уничтожению или изменению “улик”. Имеются в виду зыбкие в “неуспешные” гнезда особей других видов и конспецифичных посторонних особей, например, растаскивающих чужой гнездовой материал. Однако “фальсификация” родителями следов гибели потомства приблизительно в четверти “неуспешных” гнезд, как у рябинника в Москве, — фактор, способный и сам по себе исказить оценку исследователями соотношения причин гнездовых потерь. Уничтожение взрослыми рябинниками всех имевшихся признаков гибели их кладок/выводков отмечено приблизительно в каждом третьем гнезде, из которого (до расчетных сроков вылета) бесследно исчезло все потомство. Поэтому в дальнейшем важно выяснить, насколько широк круг видов, которым свойственны подобные “курьезные” действия родителей на гнезде после гибели в нем всего потомства.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен В.В. Худякову, постоянному участнику полевых исследований в 2013–2016 гг., результаты которых послужили основой для последующей работы с применением фотоловушек. Две высокоскоростные камеры Spurpoint Solar оказались в моем распоряжении благодаря

Г.М. Тертицкому и И.Г. Покровскому. Х. Гроот Куркамп и А.Б. Поповкина посодествовали в поиске некоторых литературных сведений. Автор очень благодарен двум анонимным рецензентам за конструктивные замечания и советы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в соответствии с госзаданием № 0109-2019-0006, а также было поддержано программами президиума РАН № I.1.17 “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов” и I.2.41 “Биоразнообразии природных систем и биологические ресурсы России”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Эксперименты с людьми или животными не проводились.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бережная Т.В., Голубев А.Д., Паршина Л.Н.*, 2017. Аномальные гидрометеорологические явления на территории Российской Федерации в мае 2017 г. // *Метеорология и гидрология*. № 8. С. 131–143.
- Бережная Т.В., Голубев А.Д., Паршина Л.Н.*, 2020. Аномальные гидрометеорологические явления на территории Российской Федерации в мае 2020 г. // *Метеорология и гидрология*. № 8. С. 129–137.
- Благосклонов К.Н.*, 1949. Охрана и привлечение птиц полезных в сельском хозяйстве. М.: Учпедгиз. 224 с.
- Дольник В.Р.*, 1960. О врожденных компонентах инстинктивной деятельности птиц в гнездовой период // *Вестник Ленинградского ун-та*. № 21. Серия биологии. Вып. 4. С. 101–112.
- Зеленская Л.А.*, 2019. Экология урбанизированной популяции тихоокеанской чайки (*Larus schistisagus*) в сравнении с естественными колониями. 1. Особенности размещения гнезд и продуктивность // *Зоологический журнал*. Т. 98. № 4. С. 420–436.
- Калякин М.В., Волцит О.В., Гроот Куркамп Х.* (ред.-сост.), 2014. Атлас птиц города Москвы. М.: Фитон XXI. 332 с.
- Карташев Н.Н.*, 1949. Птичьи базары Восточного Мурмана // *Охрана природы*. Сборник 7. М.: Всероссийское общество охраны природы. С. 115–122.
- Кривошеина Н.П., Морозов Н.С., Худяков В.В.*, 2017. К биологии паразита птиц *Neottiophilum praeustum* (Meigen 1826) (Diptera, Neottiophilidae) // *Зоологический журнал*. Т. 96. № 8. С. 937–942.
- Кривошеина Н.П., Морозов Н.С., Худяков В.В.*, 2018. Двукрылые насекомые (Diptera) в гнездах рябинника (*Turdus pilaris*) на территории Москвы // *Зоологический журнал*. Т. 97. № 4. С. 408–421.
- Локощенко М.А.*, 2018. Снежный покров // *Эколого-климатические характеристики атмосферы Москвы в 2017 г. по данным Метеорологической обсерватории МГУ имени М.В. Ломоносова* / Ред. М.А. Локощенко. М.: МАКС Пресс. С. 47–59.
- Мальчевский А.С.*, 1959. Гнездовая жизнь певчих птиц. Размножение и постэмбриональное развитие лесных воробьиных птиц европейской части СССР. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. 281 с.
- Мельников Ю.И.*, 2012. Адаптация околородных и водоплавающих птиц к гнездованию в условиях динамичного гидрологического режима: достройка гнезд по мере подъема уровня воды // *Бюллетень Московского общества испытателей природы*. Отдел биологический. Т. 117. № 2. С. 3–15.
- Морозов Н.С.*, 2022. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 3. Хищники в российских городах – препятствие для синурбизации видов-жертв? // *Зоологический журнал*. Т. 101. № 1. С. 37–66.
- Морозов Н.С., Худяков В.В.*, 2016. Дрозд-рябинник (*Turdus pilaris*) в Москве в 2015 г.: сроки гнездования и последствия двух аномальных метеорологических явлений // *Шиловцева О.А.* (ред.). Эколого-климатические характеристики атмосферы в 2015 г. по данным метеорологической обсерватории МГУ. М.: МАКС Пресс. С. 220–268.
- Морозов Н.С., Худяков В.В., Панфилова И.М.*, 2015. Рябинник (*Turdus pilaris*) в большом городе: особенности размножения и репродуктивные потери из-за хищников // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии (Алматы, 18–24 августа 2015 г.). I. Тезисы. Алматы: Мензбировское орнитологическое общество. С. 342–343.
- Нумеров А.Д.*, 2003. Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц. Воронеж: ФГУП ИПФ Воронеж. 517 с.
- Паршина Л.Н.*, 2020. Погода на территории Российской Федерации в мае 2020 г. // *Метеорология и гидрология*. № 8. С. 123–129.
- Сатина Н.В.*, 2017. Погода на территории Российской Федерации в мае 2017 г. // *Метеорология и гидрология*. № 8. С. 126–131.
- Строков В.В.*, 1968. Выбрасывание птенцов из гнезд взрослыми птицами // *Зоологический журнал*. Т. 47. № 6. С. 951–952.
- Шутова Е.В.*, 1997. Влияние паразитирования каллифорид Calliphoridae (Diptera) на выживание

- птенцов воробьиных птиц // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск 22. С. 8–12.
- Ackerman J. T., Eadie J. Mc A., Yarris G. S., Loughman D. L., McLandress M. R., 2003. Cues for investment: nest desertion in response to partial clutch depredation in dabbling ducks // *Animal Behaviour*. V. 66. № 5. P. 871–883.
- Arcese P., Smith J. N. M., Hatch M. I., 1996. Nest predation by cowbirds and its consequences for passerine demography // *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*. V. 93. № 10. P. 4608–4611.
- Arheimer O., Svensson S., 2008. Breeding performance of the Fieldfare *Turdus pilaris* in the subalpine birch zone in southern Lapland: a 20 year study // *Ornis Svecica*. V. 18. № 1. P. 17–44.
- Arnold T. W., 1992. The adaptive significance of eggshell removal by nesting birds: testing the egg-capping hypothesis // *Condor*. V. 94. № 2. P. 547–548.
- Berger A. J., 1953. Reaction of female Horned Larks to banded young // *Bird Banding*. V. 24. № 1. P. 19–20.
- Blair R. H., Tucker B. W., 1941. Nest sanitation // *British Birds*. V. 34. P. 206–215, 226–235, 250–255.
- Boal C. W., Mannan R. W., 1999. Comparative breeding ecology of Cooper's Hawks in urban and exurban areas of southeastern Arizona // *Journal of Wildlife Management*. V. 63. № 1. P. 77–84.
- Boersma P. D., Rebstock G. A., 2014. Climate change increases reproductive failure in Magellanic Penguins // *PLoS ONE* 9 (1): e85602.
- Bordjan D., Tome D., 2014. Rain may have more influence than temperature on nest abandonment in the Great Tit *Parus major* // *Ardea*. V. 102. № 1. P. 79–86.
- Conrey R. Y., Skagen S. K., Yackel Adams A. A., Panjabi A. O., 2016. Extremes of heat, drought and precipitation depress reproductive performance in shortgrass prairie passerines // *Ibis*. V. 158. № 3. P. 614–629.
- Crick H. Q. P., Baillie S. R., Leech D. I., 2003. The UK Nest Record Scheme: its value for science and conservation // *Bird Study*. V. 50. № 3. P. 254–270.
- Davidson-Onsgard A., Jones T. M., Savides K., Kaiser S. A., 2024. Description of a Black-throated Blue Warbler (*Setophaga caerulescens*) incubating an empty nest and review of this breeding anomaly in birds // *Wilson Journal of Ornithology*. V. 136. № 3. P. 393–404.
- Dinsmore S. J., Dinsmore J. J., 2007. Modeling avian nest survival in program MARK // S. L. Jones, G. R. Geupel (eds). *Beyond Mayfield: measurements of nest-survival data / Studies in Avian Biology*. № 34. Camarillo, California: Cooper Ornithological Society. P. 73–83.
- Emlen S. T., Wrege P. H., 1991. Breeding biology of White-fronted Bee-eaters at Nakuru: The influence of helpers on breeder fitness // *Journal of Animal Ecology*. V. 60. № 1. P. 309–326.
- Etterson M. A., Nagy L. R., Robinson T. R., 2007. Partitioning risk among different causes of nest failure // *Auk*. V. 124. № 2. P. 432–443.
- Fisher R. J., Wellicome T. I., Bayne E. M., Poulin R. G., Todd L. D. et al., 2015. Extreme precipitation reduces reproductive output of an endangered raptor // *Journal of Applied Ecology*. V. 52. № 6. P. 1500–1508.
- Gimpel M. E., Carr J. M., 2017. First known case of a passerine presumably returning a dead chick to the nest // *Maryland Birdlife*. V. 66. № 2. P. 29–35.
- Glutz von Blotzheim U. N., 1962. *Die Brutvögel der Schweiz. Eine Zusammenfassung unserer heutigen Kenntnisse über Verbreitung, Bestandesdichte, Ernährung und Fortpflanzung der seit 1900 in der Schweiz als Brutvögel nachgewiesenen Arten*. Herausgegeben von der Schweizerischen Vogelwarte Sempach. Aarau: Verlag Aargauer Tagblatt. 648 s.
- Götmark F., 1992. The effects of investigator disturbance on nesting birds // D. M. Power (ed.). *Current Ornithology*. V. 9. New York: Plenum Press. P. 63–104.
- Guigueno M. F., Sealy S. G., 2012. Nest sanitation in passerine birds: implications for egg rejection in hosts of brood parasites // *Journal of Ornithology*. V. 153. № 1. P. 35–52.
- Guigueno M. F., Sealy S. G., 2017. Implications of nest sanitation in the evolution of egg rejection // M. Soler (ed.). *Avian Brood Parasitism: Behaviour, Ecology, Evolution and Coevolution*. Cham: Springer. P. 385–399.
- Guppy M., Guppy S., Marchant R., Priddel D., Carlile N. et al., 2017. Nest predation of woodland birds in south-east Australia: importance of unexpected predators // *Emu*. V. 117. № 1. P. 92–96.
- Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. V. 5. Tyrant Flycatchers to Thrushes, 1988 / S. Cramp (ed.). Oxford: Oxford Univ. press. 1063 p.
- Homann P. H., 1963. Reaction of Wood Warbler to young // *Bird Banding*. V. 34. № 1. P. 95.
- Hoover J. P., Robinson S. K., 2007. Retaliatory mafia behavior by a parasitic cowbird favors host acceptance of parasitic eggs // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. V. 104. № 11. P. 4479–4483.
- Ibáñez-Álamo J. D., Sanllorente O., Soler M., 2012. The impact of researcher disturbance on nest predation rates: a meta-analysis // *Ibis*. V. 154. № 1. P. 5–14.
- Inch T., Nicoll M. A. C., Feare C. J., Horswill C., 2024. Population viability analysis predicts long-term impacts of commercial Sooty Tern egg harvesting to a large breeding colony on a small oceanic island // *Ibis*. Published Online: 2024-05-08. doi: 10.1111/ibi.13326
- Jacobson M. D., Tsakiris E. T., Long A. M., Jensen W. E., 2011. No evidence for observer effects on Lark Sparrow nest survival // *Journal of Field Ornithology*. V. 82. № 2. P. 184–192.

- Johnsgard P.A., Kear J.*, 1968. A review of parental carrying of young by waterfowl // O.S. Pettingill, D.A. Lancaster (eds). *The Living Bird: Seventh Annual of the Cornell Laboratory of Ornithology*. P. 89–102.
- Kirkpatrick C., Conway C.J., Ali M.H.*, 2009. Sanitation of entire broods of dead nestlings may bias cause-specific nest failure rates // *Ibis*. V. 151. № 1. P. 207–211.
- Klett A.T., Shaffer T.L., Johnson D.H.*, 1988. Duck nest success in the prairie pothole region // *Journal of Wildlife Management*. V. 52. № 3. P. 431–440.
- Larivière S.*, 1999. Reasons why predators cannot be inferred from nest remains // *Condor*. V. 101. № 3. P. 718–721.
- Li Q., Bi J., Wu J., Yang C.*, 2021. Impact of nest sanitation behavior on hosts' egg rejection: an empirical study and meta-analyses // *Current Zoology*. V. 67. № 6. P. 683–690.
- Lobato E., Moreno J., Merino S., Sanz J.J., Arriero E. et al.*, 2006. Maternal clutch reduction in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: an undescribed clutch size adjustment mechanism // *Journal of Avian Biology*. V. 37. № 6. P. 637–641.
- Luro A.B., Hauber M.E.*, 2017. A test of the nest sanitation hypothesis for the evolution of foreign egg rejection in an avian brood parasite rejecter host species // *The Science of Nature*. V. 104. Article number 14. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1446-8>
- Major R.E.*, 1990. The effect of human observers on the intensity of nest predation // *Ibis*. V. 132. № 4. P. 608–612.
- Major R.E.*, 1991. Identification of nest predators by photography, dummy eggs, and adhesive tape // *Auk*. V. 108. № 1. P. 190–195.
- Manolis J.C., Andersen D.E., Cuthbert F.J.*, 2000. Uncertain nest fates in songbird studies and variation in Mayfield estimation // *Auk*. V. 117. № 3. P. 615–626.
- Marini M.A., Melo C.*, 1998. Predators of quail eggs and the evidence of the remains: implications for nest predation studies // *Condor*. V. 100. № 2. P. 395–399.
- Martin T.E.*, 1992. Breeding productivity considerations: what are the appropriate habitat features for management? // J.M. Hagan III, D.W. Johnston (eds). *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Land Birds*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. P. 455–473.
- Martin T.E., Geupel G.R.*, 1993. Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring success // *Journal of Field Ornithology*. V. 64. № 4. P. 507–519.
- Marzluff J.M., Withey J.C., Whittaker K.A., Oleyar M.D., Unfried T.M. et al.*, 2007. Consequences of habitat utilization by nest predators and breeding songbirds across multiple scales in an urbanizing landscape // *Condor*. V. 109. № 3. P. 516–534.
- Mayer-Gross H., Crick H.Q.P., Greenwood J.J.D.*, 1997. The effect of observers visiting the nests of passerines: an experimental study // *Bird Study*. V. 44. № 1. P. 53–65.
- Mayfield H.*, 1961. Nesting success calculated from exposure // *Wilson Bulletin*. V. 73. № 3. P. 255–261.
- Mayfield H.F.*, 1975. Suggestions for calculating nest success // *Wilson Bulletin*. V. 87. № 4. P. 456–466.
- Montevocchi W.A.*, 1974. Eggshell removal and nest sanitation in Ring Dove // *Wilson Bulletin*. V. 86. № 2. P. 136–143.
- Montevocchi W.A.*, 1976. Eggshell removal by Laughing Gulls // *Bird-Banding*. V. 47. № 2. P. 129–135.
- Montgomerie R.D., Weatherhead P.J.*, 1988. Risks and rewards of nest defence by parent birds // *Quarterly Review of Biology*. V. 63. № 2. P. 167–187.
- Moreno J.*, 2012. Parental infanticide in birds through early eviction from the nest: rare or under-reported? // *Journal of Avian Biology*. V. 43. № 1. P. 43–49.
- Newton I.*, 2004. Population limitation in migrants // *Ibis*. V. 146. № 2. P. 197–226.
- Nice M.M.*, 1957. Nesting success in altricial birds // *Auk*. V. 74. № 3. P. 305–321.
- Nichols J.D., Percival H.F., Coon R.A., Conroy M.J., Hensler G.L., Hines J.E.*, 1984. Observer visitation frequency and success of Mourning Dove nests: a field experiment // *Auk*. V. 101. № 2. P. 398–402.
- Nilsson S.G.*, 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition // *Ornis Scandinavica*. V. 15. № 3. P. 167–175.
- Paclik M., Misik J., Weidinger K.*, 2009. Nest predation and nest defence in European and North American woodpeckers: a review // *Annales Zoologici Fennici*. V. 46. № 5. P. 361–379.
- Pavel V., Chutný B., Petrusková T., Petrušek A.*, 2008. Blow fly *Trypocalliphora braueri* parasitism on Meadow Pipit and Bluethroat nestlings in Central Europe // *Journal of Ornithology*. V. 149. P. 193–197.
- Pieron M.R., Rohwer F.C.*, 2010. Effects of large-scale predator reduction on nest success of upland nesting ducks // *Journal of Wildlife Management*. V. 74. № 1. P. 124–132.
- Ralph C.J., Geupel G.R., Pyle P., Martin T.E., DeSante D.F.*, 1993. *Handbook of Field Methods for Monitoring Landbirds*. USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR-144. 41 p.
- Ricklefs R.E.*, 1969. An analysis of nesting mortality in birds // *Smithsonian Contributions to Zoology*. № 9. P. 1–48.
- Robinson G.L., Conway C.J., Kirkpatrick C., LaRochee D.D.*, 2010. Response to nestling throat ligatures by three songbirds // *Wilson Journal of Ornithology*. V. 122. № 4. P. 806–809.
- Rothstein S.I.*, 1975. An experimental and teleonomic investigation of avian brood parasitism // *Condor*. V. 77. № 3. P. 250–271.

- Shaffer T.L.*, 2004. A unified approach to analyzing nest success // *Auk*. V. 121. № 2. P. 526–540.
- Shitikov D., Samsonov S., Makarova T.*, 2019. Cold weather events provoke egg ejection behaviour in open-nesting passerines // *Ibis*. V. 161. № 2. P. 441–446.
- Skutch A.F.*, 1976. *Parent Birds and Their Young*. Austin: University of Texas Press. 503 p.
- Sordahl T.A.*, 1994. Eggshell removal behavior of American Avocets and Black-necked Stilts // *Journal of Field Ornithology*. V. 65. № 4. P. 461–465.
- Spear L.B., Anderson D.W.*, 1989. Nest-site selection by Yellow-footed Gulls // *Condor*. V. 91. № 1. P. 91–99.
- Stanley T.R.*, 2004. Estimating stage-specific daily survival probabilities of nests when nest age is unknown // *Auk*. V. 121. № 1. P. 134–147.
- Stewart R.M.*, 1972. Nestling mortality in swallows due to inclement weather // *California Birds*. V. 3. № 3. P. 69–70.
- Székely T., Webb J.N., Houston A.I., McNamara J.M.*, 1996. An evolutionary approach to offspring desertion in birds // V. Nolan Jr., E.D. Ketterson (eds). *Current Ornithology*, Volume 13. New York and London: Plenum Press. P. 271–330.
- Šulc M., Hughes A.E., Mari L., Troscianko J., Tomášek O. et al.*, 2022. Nest sanitation as an effective defence against brood parasitism // *Animal Cognition*. V. 25. № 4. P. 991–1002.
- Tella J.L., Hiraldo F., Donazar-Sancho J.A., Negro J.J.*, 1996. Costs and benefits of urban nesting in the Lesser Kestrel // D.M. Bird, D.E. Varland, J.J. Negro (eds). *Raptors in Human Landscapes: Adaptions to Built and Cultivated Environments*. London: Academic Press. P. 53–60.
- Tiainen J., Väisänen R.A.*, 1991. Nest record scheme // *Monitoring bird populations: a manual of methods applied in Finland*. Helsinki: Zoological Museum, Finnish Museum of Natural History, University of Helsinki. P. 75–86.
- Tinbergen N., Broekhuysen G.J., Feekes F., Houghton J.C.W., Kruuk H., Szulc E.*, 1962. Egg shell removal by the Black-headed Gull, *Larus ridibundus* L.; a behaviour component of camouflage // *Behaviour*. V. 19. № 1/2. P. 74–117.
- Thompson F.R. III*, 2007. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America // *Ibis*. V. 149. Suppl. 2. P. 98–109.
- Vuorisalo T., Andersson H., Hugg T., Lahtinen R., Laaksonen H. et al.*, 2003. Urban development from an avian perspective: causes of hooded crow (*Corvus corone corone*) urbanization in two Finnish cities // *Landscape and Urban Planning*. V. 62. № 2. P. 69–87.
- Weidinger K.*, 2008. Nest monitoring does not increase nest predation in open-nesting songbirds: inference from continuous nest-survival data // *Auk*. V. 125. № 4. P. 859–868.
- Wesołowski T., Tomiałojć L.*, 2005. Nest sites, nest depredation, and productivity of avian broods in a primeval temperate forest: do the generalisations hold? // *Journal of Avian Biology*. V. 36. № 5. P. 361–367.
- Westmoreland D., Best L.B.*, 1985. The effect of disturbance on Mourning Dove nesting success // *Auk*. V. 102. № 4. P. 774–780.
- Whittingham M.J., Bradbury R.B., Wilson J.D., Morris A.J., Perkins A.J. et al.*, 2001. Chaffinch *Fringilla coelebs* foraging patterns, nestling survival and territory distribution on lowland farmland // *Bird Study*. V. 48. № 3. P. 257–270.
- Wiggins D.A., Pärt T., Gustafsson L.*, 1994. Correlates of clutch desertion by female Collared Flycatchers *Ficedula albicollis* // *Journal of Avian Biology*. V. 25. № 2. P. 93–97.
- Wiklund C.G.*, 1982. Fieldfare (*Turdus pilaris*) breeding success in relation to colony size, nest position and association with Merlins (*Falco columbarius*) // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 11. № 3. P. 165–172.
- Wiklund C.G., Andersson M.*, 1994. Natural selection of colony size in a passerine bird // *Journal of Animal Ecology*. V. 63. № 4. P. 765–774.
- Yang C., Wang L., Liang W., Möller A.P.*, 2015. Nest sanitation behavior in hirundines as a pre-adaptation to egg rejection to counter brood parasitism // *Animal Cognition*. V. 18. № 1. P. 355–360.
- Zajac T.*, 1995. Selection on laying date in the Blue Tit *Parus caeruleus* and the Great Tit *Parus major* caused by weather conditions // *Acta Ornithologica*. V. 30. № 2. P. 145–151.

**“STRANGE BEHAVIOURS” OF PARENTS AT THE NEST
IN AN AVIAN PREY SPECIES AS A POTENTIAL SOURCE
OF BIAS WHEN STUDYING NEST PREDATION
AND SIGNS LEFT BY DIFFERENT PREDATORS**

N. S. Morozov*

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

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

In most passerines, parent birds clean their nests. Egg shells, fecal sacs, and dead nestlings, as well as foreign objects, for example, leaf and twig debris, as they appear, are usually removed from nests in one or another way. If, for one reason or another (nest predation, inclement weather, starvation etc.), all offspring die, parents abandon the nest with egg or/and nestling remains. Finding one or another nest empty and intact before the earliest possible fledging date, observers who monitor nests usually attribute the failure to predation. Automated cameras placed at 148 Fieldfare (*Turdus pilaris*) nests in 2016–2020 to study nest predation in Moscow City, Russia documented two cases of sanitation (by females) of entire and almost entire (all but one dead nestling) broods of dead nestlings that had died due to inclement weather. This information is one of the very few, probably the second, and for Eurasian species probably the first published evidence of such a behaviour in passerines. In addition, eight cases of removal by parents of the traces of predation were recorded immediately or soon after (within 0.1–4.2 hours) complete depredation of nest contents: eating at the nest or the removal by parents of egg shells, remains of egg contents, as well as feathers lost by parents as a result of predator attacks, an active or passive elimination of disturbances in the lining of the nest cup. Complete or partial “concealment of evidence” by parents occurred in about every four depredated nests, including those in which predators did not leave any “evidence”. The removal by parents of all evidence of clutch/brood failure that had happened for any reason, not only due to predation, was recorded in approximately every third nest from which all offspring disappeared without a trace before the earliest possible fledging date. These behaviours of parents could possibly be considered as bringing them to the point of absurdity, “by inertia”, a sequence of stereotypic actions to maintain cleanliness, as well as the lining of the nest. An observation was also made of a female adding fresh lining to the nest cup on top of a dead, ca. 7-day old nestling from the failed previous brood and then laying a replacement clutch. All these cases are interesting not only because they provide new information on parental behaviour in the Fieldfare. These “strange behaviours” are also a potential source of bias when studying nest predation and signs left by different predatory species with traditional methods for monitoring the nests, with neither video monitoring nor automatic photography. Furthermore, it must not be excluded that, under some circumstances, even estimates of the relative frequency of different causes of nest failure can be biased due to these behavioural curiosities. That is why it is important to know how many and how frequently do bird species show similar behaviours.

Keywords: Fieldfare, *Turdus pilaris*, nesting success, nest predation, parental behaviour, nest sanitation, dead nestlings, sanitation of broods, signs of failure, traces of predation, removal of traces, trail cameras