

JACEK GOSZCZYŃSKI
Zakład Agroekologii
Instytutu Ekologii PAN
Turew

Wpływ drapieżnych ssaków i ptaków na populacje ofiar*

The effect of predatory birds and mammals on populations of their prey

1. Wstęp

Autor dokonał przeglądu najnowszych danych dotyczących wpływu drapieżnych ptaków i ssaków na populacje ofiar. Ze względu na obszerny materiał analiza ofiar obejmuje tylko ptaki i ssaki chociaż wiadomo, że wiele gatunków drapieżników wykorzystuje jako pokarm także inne grupy zwierząt.

Wcześniejsza literatura światowa dotycząca problemu drapieżnik — ofiara jest dostępna w zbiorczych opracowaniach (Elton 1942, Errington 1946, Lack 1946, 1954, Severcov 1951, Shelford 1954, Naumov 1961). Mimo że artykuł oparty jest o najnowsze dane, w pewnych przypadkach autor uważał za konieczne przypomnienie tych dawniejszych prac.

Literatura polska dotycząca drapieżników jest obfita, jeśli chodzi o ornitologię. Opublikowano wiele prac poświęconych składowi diety płomykówki (Czarnecki, Gruszczyńska, Smoleńska 1955, Cais 1963a, Kulczycki 1964, Ruprecht 1964, 1971), sowy uszatej (Czarnecki 1956, Harmata 1969), puszczyka (Skuratowicz 1950, Serafiński 1954, Bogucki 1967), pójdzki (Cais 1963a, Kulczycki 1964), puchacza (Ferenš 1953, Bocheński 1960). Sporo prac omawia biologię i pokarm dziennych ptaków drapieżnych, np. myszołowa (Czarnecki i Foksowicz 1954, Pinowski i Ryszkowski 1962), błotniaka stawowego (Pinowski i Ryszkowski 1961), pustułki (Witkowski 1962) i innych gatunków. Opublikowano również prace metodyczne poświęcone sposobom uzyskiwania materiału do badań składu diety, analizom zebranych danych (Wilusz 1958, Goszczyński 1972) oraz prace o charakterze ekologiczno-fizjologicznym (Raczyński i Ruprecht 1974). Dodatkowo, bardzo wiele notatek faunistycznych o dziennych ptakach drapieżnych i sowach zamieszczono w kolejnych (począwszy od 1963 roku) numerach Acta Ornithologica w Materiałach do Awifauny Polski.

* Opracowano w ramach problemu węzłowego Nr 09.1.7 (grupa tematyczna „Ekologiczne efekty intensywnej uprawy roli”).

Niezmiernie mało uwagi poświęcono drapieżnym ssakom. Jeszcze do niedawna cała polska literatura naukowa i popularnonaukowa sprowadzała się do dwóch krótkich monografii łowieckich omawiających lisa (Frankiewicz 1962) i borsuka (Sumiński 1966a), artykułu charakteryzującego liczebność drapieżników w Polsce (Sumiński 1966b) i bardzo nielicznych prac o charakterze ekologicznym i faunistycznym (Sumiński 1962a i 1962b, Cais 1963b). Dopiero ostatnio ukazały się prace omawiające pokarm drapieżnych ssaków (Rzebik-Kowalska 1972, Goszczyński 1974) i pierwsze próby kompleksowego ujęcia drapieżników i ich wpływu na populację ofiar (Ryszkowski et al. 1971, Ryszkowski, Goszczyński, Truszkowski 1973).

Większość opracowań, tak polskich jak i zagranicznych, ujmuje problem drapieżnik-ofiara w aspekcie wpływu ofiary na drapieżnika. Powiązania te dobrze widoczne i stosunkowo łatwe do ilościowego uchwycenia można w skrócie przedstawić następująco:

a. Zmiany liczebności (głównie zagęszczenia) ofiary wywołują zmiany diety drapieżników (Bohnsack 1966, Belyk 1967, Černiavskij 1967, Saint-Girons 1968, Bengtson 1971 i inni). Jest to, używając klasyfikacji Solomona (1949), reakcja funkcjonalna, będąca pierwszą odpowiedzią drapieżnika na zmiany dostępności pokarmu.

b. Dostępność ofiar wpływa na stan liczebny populacji drapieżnika, co przejawia się w zmianach rozrodczości i śmiertelności oraz w migracjach (Hagen 1965, 1969, Zykova 1967, Thiollay 1969, Southern 1970, Wendland 1972 i inni). Ta reakcja, zwana przez Solomona (1949) reakcją ilościową, zachodzi z pewnym opóźnieniem w stosunku do reakcji funkcjonalnej. Czasem może w ogóle nie występować, jeżeli ofiara była przez bardzo krótki okres eksploatowana przez drapieżnika.

Znajomość wyżej wymienionych zależności jest niezbędna dla zrozumienia wzajemnych powiązań między drapieżnikiem a ofiarą, toteż przypomniałem o nich w tym miejscu, przed przystąpieniem do omówienia właściwego tematu.

2. Czynniki wpływające na wybór ofiary przez drapieżnika

2.1. Wielkość drapieżnika

Istnieje widoczna zależność między rozmiarami drapieżnika a wielkością wybieranych przez niego ofiar. Według Rosenzweiga (1966) koegzystencja różnych gatunków drapieżnych ssaków, mających podobną strategię myśliwską, jest możliwa dzięki zróżnicowaniu rozmiarów drapieżników, co pozwala danemu gatunkowi wybierać określony jego wielkością zestaw ofiar. W obrębie grupy drapieżników o podobnych sposobach polowania istnieje ścisła korelacja między ich rozmiarami a rozmiarami ofiar. Badając pokarm czterech gatunków drapieżników afrykańskich Kruuk i Turner (1967) stwierdzili, że mimo iż zwierzęta te często polują na te same ofiary, jednak różnice w ich diecie są istotne. Tylko lew chwytą duże ofiary (bawół — 0,5 tony), chociaż podstawą jego diety są średniej wielkości zwierzęta (od 100 do 350 kg — dorosłe antylopy gnu i zebry); lampart preferuje drobną zwierzynę (od 20 do 100 kg — głównie gazy, w tym gazela Thompsona 27%) i bardzo drobną (20 kg — młode gnu). Gazy Thompsona są podstawowym pokarmem geparda

i lisaonów, ale w buszu ten ostatni gatunek zawsze wybiera średniej wielkości zwierzynę, a gepard zawsze drobną. Wymienione tu gatunki drapieżników mało konkurują ze sobą, a powodem zróżnicowania ich diety są między innymi rozmiary ofiar.

Zależność między wielkością drapieżnika a typem jego diety jest dobrze widoczna także i wśród najmniejszych drapieżników. Praca Day (1968) wskazuje na istnienie dużych różnic w pokarmie brytyjskich łasic i gronostai. Łasice żywią się głównie drobnymi gryzoniami, podczas gdy gronostaje w dużym stopniu królikami.

Eksperymenty hodowlane potwierdzają istnienie górnej granicy wielkości ofiary dostępnej dla drapieżnika o danych rozmiarach (Müller 1970). Dolną granicę wielkości ofiary wyznacza bioenergetyka drapieżnika. Według Pimlott (1967) żadne zwierzę mniejsze od bobra nie może stać się dominującym składnikiem diety wilków przez dłuższy okres. Dorosły wilk ważący od 23 do 68 kg nie jest w stanie utrzymać swego bilansu energetycznego w oparciu tylko o drobne zwierzęta.

Podobne prawidłowości obserwowano również u drapieżnych ptaków. Z reguły skład diety dużych drapieżników jest zupełnie inny niż małych. Orły lub puchacze zjadają nawet jagnięta czy zające (Bezzel i Wildner 1970, Wagner i Springer 1970), podczas gdy drobne sowy i sokoły bazują na gryzoniach myszowatych lub małych ptakach (Wooler i Triggs 1968, Mikkoła 1970). Analiza ciężaru wielu tysięcy ofiar chwypanych przez krogulce (średni ciężar ok. 220 g) i jastrzębie (800 g) wskazuje, że te dwa gatunki wyraźnie różnią się między sobą w wyborze pokarmu. Krogulec z reguły wybiera ofiary mniejsze, a jastrząb większe. Nieznaczne skrzyżowanie „interesów pokarmowych” obserwuje się tylko w klasie ofiar o ciężarze 40—80 g (Beusekom 1972).

Silnie zaznaczony u niektórych ptaków dymorfizm płciowy jest wg hipotezy Storer (1966) wywołany konkurencją o pokarm. Dymorfizm osłabia nasilenie konkurencji, która okresami mogłaby być bardzo ostra, np. na miejscach zimowania, gdzie drapieżniki koncentrują się na niewielkiej powierzchni. U wielu gatunków istnienie dymorfizmu rozszerza możliwość wyboru ofiar, a większa z reguły od samca samica jest mniej narażona na ataki innych gatunków drapieżników. Istnienie różnic w diecie u poszczególnych płci stwierdzono również w eksperymentach hodowlanych. Wykazano, że samce jastrzębi, znacznie mniejsze od samic wybierały mniejsze ofiary (Mueller i Berger 1970).

Istniejący u drapieżnych ssaków dymorfizm płciowy (odwrotnie niż u ptaków samce są większe niż samice) jest również powodem zróżnicowania diety. Wskazał na to Korytin (1968) udawadniając, że samce lisów jedzą znacznie częściej zające, podczas gdy samice bazują na gryzoniach myszowatych i padlinie. Różnice w diecie soboli różnej płci znaleźli Zaleker i Poluzadov (1967), a w diecie łasic i gronostai Day (1968).

2.2. Adaptacje morfologiczne i sposoby polowania

Cechy morfologiczne takie jak kształt, wielkość i budowa skrzydła, kształt dzioba i pazurów u drapieżnych ptaków czy budowa kończyn lub szczegóły uzębienia u czworonożnych drapieżników, również określają potencjalny charakter drapieżnictwa. Badania nad przystosowaniami ułatwiającymi drapieżnikom chwytanie ofiar zapoczątkowane przez

Severcova (1951) znajdują licznych kontynuatorów. Poniższe przykłady wskazują, że problematyka ta jest w dalszym ciągu rozwijana. Puszczyk, charakteryzujący się dzięki budowie skrzydła zdolnością do lotu manewrowego, może łowić drobne gryzonie i ptaki leśne, podczas gdy sowa uszata ze względu na budowę skrzydła należy do ptaków otwartych przestrzeni, a swoje ofiary chwyta na łąkach i polach (Smeenk 1972). Pustułka w przeciwieństwie do wszystkich sokołów nie chwyta zdobyczy w locie, a przystosowała się do polowania na powierzchni ziemi. Sprzyja temu budowa skrzydeł, łap i ogona u tego gatunku. Dziób trzmielojada, słabszy niż u innych ptaków drapieżnych, płaskie pazury nadające się do grzebania w ziemi są wyrazem morfologicznej adaptacji tego drapieżnika do chwytania owadów (Sokołowski 1972). Budowa pyska i kończyn borsuka wskazuje, że jest to gatunek często wygrzebujący pożywienie z ziemi, a duży udział składników roślinnych, owadów i dżdżownic w diecie w pełni to potwierdza (Skog 1970, Šilova-Krasova 1951). Rozwój zmysłów (wzrok u dużych ptaków drapieżnych, niebywale rozwinięty zmysł słuchu u sów czy węchu u drapieżnych ssaków) wskazuje na znaczenie tych organów w procesach zdobywania pokarmu.

Przykłady takie można mnożyć dalej, ale jest to zbyteczne, gdyż liczne prace poświęcone temu zagadnieniu ujmują problem bardziej szczegółowo (Lack 1946, Voous 1969 i inni).

Określone adaptacje morfofizjologiczne łączą się na ogół z typową dla danego gatunku strategią myśliwską. Wspomniany już Smeenk (1972) wskazuje, że puszczyk jest gatunkiem polującym z zasadzki, a sowa uszata wyszukuje ofiary w locie. Z dwóch gatunków myszołówów zimujących w Illinois jeden zdobywa pokarm wypatrując zdobyczy z jakiegoś wzniesienia (drzewo, słup), drugi poluje aktywnie (Schnell 1968a). Małe, o wydłużonym ciele łasicie bardzo często chwytają gryzonie w ich własnych norach (Nasimovič 1949), borsuk rozgrzebując nory łowi głównie młode ssaki (Andersen 1954), a myszołowy chwytają ciężarne i dorosłe osobniki (Ryszkowski, Goszczyński, Truskowski 1973).

Niektóre gatunki (wilki, liskaony, hieny) łączą się w stada, a zespołowy typ polowania ułatwia chwytanie zdobyczy.

O bardzo rzadkich przypadkach wspólnego polowania dwóch gatunków drapieżników pisze Sludskij (1964). Perewiazka, niewielki gatunek z rodziny łasicowatych, wchodzi do nor zajętych przez kolonie chomików i wypędza gryzonie prosto na czekającego lisa. Nie jest to wszakże korzyść jednostronna, gdyż część chomików zobaczywszy lisa chowa się z powrotem do nor, gdzie pada łupem perewiazki. Polowanie oddzielne nie daje tak dobrych efektów jak wspólne, gdyż chomiki mają większe możliwości ucieczki. Według Sludskiego te wspólne polowania są dosyć częste i badacz ten proponuje nazwać nowy typ stosunków adjutoryzmem (od adjutor — pomocnik).

2.3. Środowisko zajmowane przez drapieżniki

Wiele gatunków drapieżników jest ściśle związanych z określonymi typami środowisk. Z reguły areał występowania jakiegoś gatunku drapieżnika jest mniejszy od areału występowania jego ofiar (Nekipelov 1966). Zostaje w ten sposób zapewniona dostateczna dla trwania gatunku

ilość pokarmu. Oczywiście na charakter diety drapieżników wpływa zestaw potencjalnie dostępnych gatunków ofiar w danym środowisku. Prześledzenie np. pokarmu lisów w ZSRR zależnie od różnych stref geograficznych (tundra, tajga, step, pustynia itp.) jest tego dowodem (H e p t n e r et al. 1967). Jednak mimo różnic dotyczących głównie składu gatunkowego diety, rozmiary ofiar wybieranych przez lisy są tego samego rzędu bez względu na szerokość geograficzną. Nawet w obrębie niewielkiego terenu zajmowanego przez drapieżniki, różne siedliska mogą charakteryzować się odmiennymi liczebnościami i składem gatunkowym ofiar. W takich przypadkach wykorzystanie przez różne osobniki lub grupy drapieżników innych terenów łowieckich odbija się na charakterze diety (G l u e 1967, J ö n s s o n i S c h a a r 1970, N i k o d e m 1972). Znajomość środowiska, zwiększająca się z wiekiem drapieżnika, wpływa również na bardziej owocne polowanie, jak to na przykładzie rysia wykazali N e l l i s i K e i t h (1968).

Niektóre gatunki drapieżników przystosowały się do zmian będących efektem działalności ludzkiej. Tak jest z puszczykiem, który dość licznie zasiedla duże miasta. Dla tych miejskich populacji drapieżników charakterystyczna jest silnie zaznaczona ornitofagia nie występująca w takim natężeniu poza miastami (B o g u c k i 1967, Y a l d e n i J o n e s 1970).

2.4. Dostępność pokarmu

W przedziałach określonych wielkością ciała i morfologicznymi cechami, drapieżniki bytujące w danym środowisku eksploatują populacje ofiar. Na ogół w tych przedziałach drapieżniki mają możliwość wybierania spośród kilku potencjalnych ofiar. O przewadze określonego gatunku decyduje głównie jego zagęszczenie (B e l y k 1967, S a i n t G i r o n s 1968, S a r g e a n t 1972 i inni). Nie jest to jednak zależność ściśle proporcjonalna. Już obserwacje E r r i n g t o n a nad przepiórami (1934) i piżmakami (1943, 1946) wykazały, że poniżej pewnego progu liczebnego śmiertelność piskląt i młodych w danym środowisku jest niewielka, wzrasta natomiast gwałtownie po przekroczeniu poziomu wydolności środowiska. Analizy diety drapieżnych ptaków i ssaków wskazują również na istnienie pewnego progu zagęszczenia, poniżej którego polowanie na ofiarę nie jest już opłacalne i drapieżnik musi przestawić się na pokarmy zastępcze lub migrować (R y s z k o w s k i, G o s z c z y ń s k i, T r u s z k o w s k i 1973). Prawdopodobnie stopień rozproszenia osobników w populacji ofiary w połączeniu z określoną ruchliwością i ilością schronień w środowisku określa wysokość tego progu dla różnych drapieżników. Eksperymenty T i n b e r g e n a, I m p e k o n e n a i F r a n k a (1967) nad wielkością drapieżnictwa a dyspersją ofiar („ofiara” były jaja ptasie wykładane w różnych konfiguracjach przestrzennych; badano stopień zniszczenia danego układu przez drapieżne ptaki) wskazują na nasilenie wyłowu w warunkach silnego skupienia ofiar na niewielkiej powierzchni.

Być może właśnie w kategoriach dyspersji należy tłumaczyć niejasny dotąd fakt preferowania przez liczne drapieżniki gryzoni z rodzaju *Microtus* (L e v e r 1959, L u n d 1962, D a y 1968 i in.). Wymienieni autorzy obserwowali, że nawet mimo niskiego poziomu liczebności nornika (inne gatunki gryzoni były bardziej liczne) drapieżniki znacznie częściej wybierały tę właśnie ofiarę. Bezspornie mniejsza ruchliwość norników

niż gryzoni leśnych i czynniki środowiska (charakter podłoża ułatwiający drapieżnikom kopanie w poszukiwaniu gniazd i nor) nie tłumaczą w pełni tak silnego eksploataowania tego gatunku. Wydaje się, że bardzo ważną rolę odgrywa fakt, że drapieżniki, szczególnie mniejszych rozmiarów, mogą przez dłuższy czas korzystać z jednej kolonii norników, nawet jeżeli ogólne zagęszczenie populacji jest minimalne.

Oczywiście ze wzrostem zagęszczenia wzrasta liczba kontaktów między osobnikami, zwiększa się ruchliwość zwierząt, w wyniku rozrodu i dyspersji młodych rozszerza się teren zajmowany przez kolonię czy rodzinę, co prowadzi do wzrostu zauważalności ofiary i intensywniejszej eksploatacji gatunku przez drapieżniki (fig. 1). W warunkach masowych pojawów gryzoni obserwowano zupełne przestawianie diety drapieżników na łatwo dostępny pokarm (Bohnsack 1966, Heptner et al. 1967, Ryszkowski, Goszczyński, Truszkowski 1973).

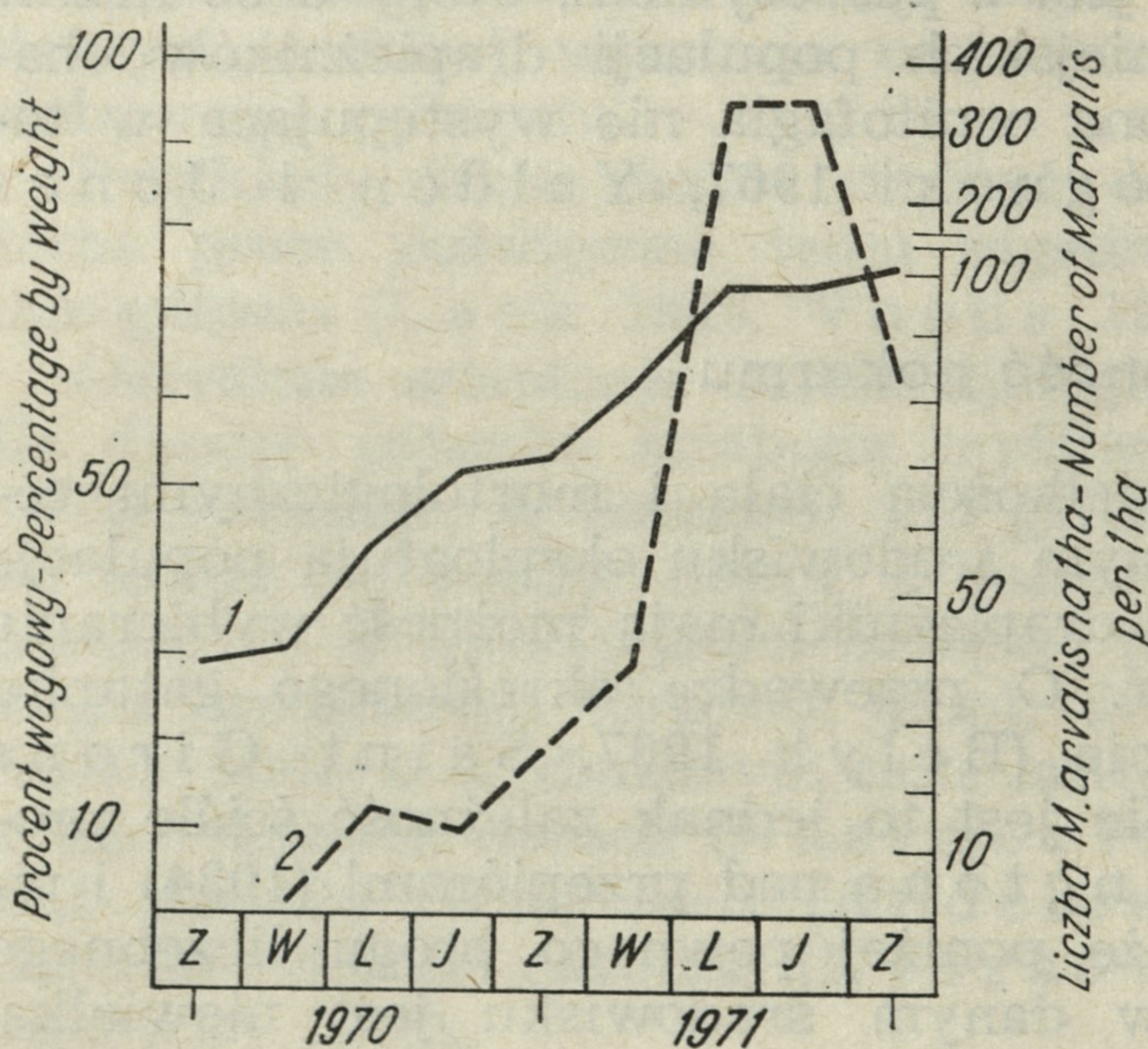


Fig. 1. Zmiany udziału *Microtus arvalis* w diecie drapieżników zależnie od zagęszczenia tego gatunku na polach (wg Ryszkowski, Goszczyński i Truszkowski 1973, nieco zmienione)

1 — udział *M. arvalis* w diecie, 2 — zagęszczenie *M. arvalis*, Z — zima, W — wiosna, L — lato, J — jesień

Variations in participation of *Microtus arvalis* in food of predators depending on density of this species in fields (after Ryszkowski, Goszczyński and Truszkowski 1973, slightly changed)

1 — participation of *M. arvalis* in food, 2 — density of *M. arvalis*, Z — winter, W — spring, L — summer, J — autumn

Wpływ zagęszczenia ofiary na stopień jej eksploatacji przez drapieżniki jest często maskowany przez szereg czynników biotycznych (np. rozwój pokrywy roślinnej na uprawach ogranicza lub uniemożliwia lisom chwytanie norników — Goszczyński 1974), czy warunki klimatyczne (gruba pokrywa śnieżna ograniczająca lisom dostęp do gryzoni — Korytin 1968 i zależność między stanem pokrywy śnieżnej a konsumpcją gryzoni przez drapieżne ptaki — Gusev 1952). Takie zmiany dostępności jednego ze składników pokarmu wpływają zazwyczaj na zmianę charakteru diety i powodują przejście na pokarm zastępczy.

W populacjach dzikich kopytnych zmiany liczebności są na ogół mniej ostre i drapieżniki odżywiające się nimi mogą wykorzystywać je przez cały rok. Ale i w tych stabilnych populacjach ofiar presja drapieżników może zmieniać się sezonowo. Stwierdzono np., że ostre zimy z grubą zalodzoną pokrywą śnieżną ułatwiają rosomakom polowanie na renifery (Teplov wg Naumova 1961). Podstawę pokarmu wilków stanowią dzikie kopytne, ale latem spory udział w diecie tych drapieżników mają zające i ptaki. Właśnie wiosną i latem te zwierzęta przystępują do rozrodu i wtedy są łatwiej dostępne dla wilków.

3. Wielkość presji drapieżników na populacje ofiar

Pod pojęciem presji rozumiem usunięcie określonej liczby lub biomasy ofiar z całości populacji w jednostce czasu. Zestawienie danych literatury (tab. I) pozwala na zorientowanie się w rozmiarach presji. Wielkość presji jest na ogół rzędu kilku lub kilkunastu procent. Większe wartości notowano tylko dla lęgów ptasich. Wysoki stopień redukcji jaj i piskląt jest w ogóle charakterystyczny dla populacji ptaków. Według L a c k a (1954) ok. 80—83% jaj nie daje dorosłych osobników. Drapieżniki bardzo rzadko są główną przyczyną śmiertelności ptaków. T i n b e r g e n (1946), analizując śmiertelność powodowaną przez krogulca wśród czterech gatunków drobnych ptaków, stwierdził, że tylko w przypadku wróbla domowego była ona znaczna, choć udział drapieżnika w redukcji ofiary sięgał tylko 8,4%.

W parkach narodowych Afryki, w warunkach minimalnej ingerencji człowieka, drapieżniki (lew, gepard, hiena) efektywnie kontrolują populacje ofiar, przy czym wielkość presji zmienia się w niewielkich granicach (tab. I). Podobne sytuacje panują w tych biotopach, gdzie liczebność wilków nie została zredukowana poniżej progu określającego efektywność kontroli nad populacjami kopytnych (P i m l o t t 1967, M i č u r i n 1970). W populacjach ofiar podlegających okresowym fluktuacjom (morniki, lemingi, gryzonie myszowate), wielkość presji zmienia się w bardzo szerokich granicach, przy czym z reguły wpływ drapieżników na niestabilne populacje jest większy przy niskich zagęszczeniach ofiary (R y s z k o w s k i, G o s z c z y ń s k i, T r u s z k o w s k i 1973, G o s z c z y ń s k i 1974). Natomiast w okresach bezpośrednio poprzedzających masowy pojaw, rozrodczość gryzoni jest tak duża, że drapieżniki mimo zmian zagęszczenia i diety nie są w stanie opanować eksplozywnego wzrostu populacji. W tej sytuacji, ze względu na ogromną dysproporcję stosunku liczebności ofiary do drapieżnika, presja spada. Niewielka presja jest charakterystyczna także dla tych terenów na których sztucznie obniżono liczebność drapieżników. Takie populacje charakteryzują się na ogół bardzo dużą śmiertelnością ofiar powodowaną innymi czynnikami. O ile w warunkach naturalnych (przed obniżeniem liczebności) udział drapieżników w ogólnej śmiertelności ofiary jest dość wysoki, np. w układzie lew—bawół — 33% (S c h a l l e r 1972) hiena—dzikie kopytne — 15—50%, kojot—zając — 50—100% (W a g n e r i S t o d d a r t 1972), to w przypadkach sztucznej redukcji drapieżników udział ten znacznie się obniża i jest podobny do sytuacji występującej w górach Sierra Nevada gdzie 23% jeleni ginie z głodu, a tylko 2% od drapieżników (C a h i l l 1971).

4. Wybiórcze działanie drapieżników na populacje ofiar

Przy wszystkich ocenach wybiórczości sprawą niezmiernie ważną jest możliwość porównania, czy udziały osobników z różnych kategorii populacyjnych są równe w terenie i wśród ofiar chwytyanych przez drapieżniki. Postępowanie takie jest niezmiernie trudne do przeprowadzenia z następujących powodów:

a. W wielu przypadkach analiz diety drapieżników niemożliwe jest wydzielenie w osobną klasę padliny.

Tabela I

Wielkość presji drapieżników na populacje ofiar
Degree of predators' pressure on populations of their prey

Drapieżnik—Predator	Ofiara — Prey	Presja na populacje—Pressure on populations (%)	Autor — Author
1	2	3	4
Duże drapieżniki — Large predators	dzikie kopytne — wild ungulates	9,0—10,0	Schaller 1972
Duże drapieżniki (w tym) — Large predators (including)	dzikie kopytne — wild ungulates	15,5	Foster, Coe 1968
Lew — Lion	dzikie kopytne — wild ungulates	13,7	
Gepard	dzikie kopytne — wild ungulates	1,8	
Lew — Lion	antylopa gnu — gnu	2,2—3,3	Schaller 1972
Lew—Lion	antylopa gnu — gnu	~1,2	Kruuk, Turner 1967
Hiena — Hyena	antylopa gnu — gnu	1,7—2,7	Schaller 1972
Hiena — Hyena	antylopa gnu — gnu	1,6—2,6	Kruuk 1970
Hiena — Hyena	zebra	11,0	
		1,7—2,3	
Hiena — Hyena	Gazela Thompsona — Thompson's gazelle	2,2—6,5	Schaller 1972
Hiena — Hyena	zebra	3,4	
Wilk — Wolf	jeleń — red deer	3,2—4,2	Schaller 1972
		~10,0	Kolenosky 1972
Drapieżne ssaki — Predatory mammals	jeleń — red deer	~2,0	Cahill 1971
Ryś — Lynx	zając — hare	2,1—6,4	Nellis, Wetmore, Keith 1972
Ryś — Lynx	jarząbek — ruffed grouse	2,1—5,7	
Ryś — Lynx	wiewiórka — squirrel	1,1—1,6	
Piesiec — Polar fox	foki (młode) — seals (young)	~2,0	Celnokov 1970
Lampart morski — Leopard seal	pingwiny Adeli — Adelie penguins	~5,0	Penney, Lowry 1967
Wydryki — Jaeger	pingwiny Adeli — Adelie penguins		Maher 1966
	jaja — eggs	2,0—3,0	
	młode — young	8,0—16,0	
Drapieżne ptaki — Predatory birds	dzikie kaczki — wild ducks	12,0	Galushin 1970
Drapieżne ptaki — Predatory birds	przepiórki — qualis derkacze — corncrakes	2,0	

1	2	3	4
Myszolów — Red-tailed hawk	zając (dorosłe) — hare (adults)	1,9—7,0	Luttich et al. 1970
	zając (młode) — hare (young)	0,3—0,8	
	jarząbek (dorosłe) — ruffed grouse (adults)	1,4—5,1	
	jarząbek (młode) — ruffed (young)	0,9—2,2	
	susły — Richardson's ground squirrel	22,0—60,0	
	dzikie kaczki (gniazda) — wild ducks (nest)	20,0—43,0	
Drapieżne ptaki — Predatory birds			
Drapieżne ssaki i wrony — Predatory mammals and crows	bażant (gniazda) — pheasant (nest)	8,4—21,6	Chesness, Nelson, Longley 1968
Wydrzyki i mewy — Jaegers and seagulls	dzikie gęsi (gniazda) — wild geese (nests)	~10,0	Mac Innes, Misra 1972
Puchacz — Great horned owl	zając — hare jarząbek — ruffed grouse	1,2—2,1 0,0—3,8	Rusch et al. 1972
Drapieżne ptaki — Predatory birds	drobne ssaki — small mammals	~10,0	Brown 1963
Puszczyk — Tawny owl	gryznie leśne — forest rodents	~8,0	Southern i Low 1968
Krogulec — Sparrow hawk	drobne ptaki — small birds	0,3—8,4	Tinbergen 1946
Drapieżne ptaki i ssaki — Predatory birds and mammals	gryznie leśne — forest rodents nornik zwyczajny — bank vole	18,2—55,8 9,4—47,4	Ryszkowski, Goszczyński, Truszkowski 1973

b. Ze względu na silne rozdrobnienie ofiar w trakcie konsumpcji, bądź ze względu na stopień strawienia pokarmu, ulegają niszczeniu elementy morfologiczne (zęby, soczewki oczu, miednice itp.), które mogą być podstawą do rozdziału zjadanych ofiar na grupy wiekowe bądź płciowe.

c. Ofiary należące do tego samego gatunku są często różnie trawione przez drapieżniki zależnie od wieku zjadanego osobnika.

d. Metody oceny samej populacji ofiar niejednokrotnie podlegają wybiórczości (np. połowy drobnych ssaków w pułapki z reguły dają wyniki odbiegające od przeciętnej w populacji, dotyczy to składu wiekowego osobników odławianych i obecnych w terenie; podobne zastrzeżenia są związane z odstrzałem zwierząt itd.).

Z tych względów oceny wybiórczości są w większości przypadków fragmentaryczne i ograniczone do dużych drapieżników, albo do tych gatunków, u których przez bezpośrednie obserwacje można ocenić stan ofiar. Bardzo często z powodu braku ocen populacji ofiar wskazuje się jedynie grupy najsilniej eksploatowane przez drapieżniki.

4.1. Skład wiekowy ofiar chwypanych przez drapieżniki

W obrębie dzikich kopytnych zjadanych przez duże drapieżniki stwierdzono wybiórczość w stosunku do młodych lub starszych osobników populacji (tab. II). To zjawisko jest silnie zaznaczone u pumy, u której połowę ofiar stanowią zwierzęta stare bądź młode, podczas gdy ich udział w populacji sięga zaledwie 23% (Spalding i Lesowski 1971). Wybiórcze działanie pum na te właśnie grupy wiekowe jeleni podkreślał już wcześniej Hornocker (1970). Wilki polują głównie na stare kopytne, co wykazano w licznych pracach (Pimlott, Shannon, Kolenosky 1969, Mech i Franzel 1971, Kolenosky 1972). Selektywne działanie wilków na stare zwierzęta ma bez wątpienia związek ze słabą kondycją tych osobników źle znoszących długą pogon przez drapieżniki. Prawie 90% łowionych przez rosomaka kopytnych to także zwierzęta stare. Natomiast rysie wybierają z reguły cieleta kopytnych, rzadko chwytając osobniki dojrzałe (Haglund 1968). Podobnie kojoty atakują przede wszystkim młodzież kopytnych i to głównie osobniki w złej kondycji (Murie 1941). Wśród drapieżnych ssaków afrykańskich, hieny szczególnie często atakują młode gazy. Impala, gatunek gazeli najliczniejszy w Transwalu, jest ze względu na swe rozmieszczenie wykorzystywana przez liczne drapieżniki, ale ofiarą padają przeważnie cieleta, bądź osobniki młode w wieku do dwóch lat (Hirst 1969). Natomiast w Serengeti podstawę pokarmu hien, oprócz padliny, stanowią stare kopytne (Kruuk 1970).

Na podstawie tego dość pobieżnego przeglądu można sformułować wniosek, że presja drapieżników na kopytne koncentruje się na skrajnych grupach wiekowych. Czynnikiem limitującym presję jest, jak się wydaje, łatwość zdobycia tych zwierząt przez drapieżniki. Decyduje w tym wypadku nie tyle liczebność danej grupy co kondycja, warunki fizyczne (dojrzałe jelenie mogą stawiać czynny opór drapieżnikom) i zdrowotne zwierząt. Kojoty odżywiają się w dużej mierze młodzieżą jeleni głodują, gdy jelenie podrosną (Ogle 1971). Zwierzęta dorosłe i zdrowe, nawet jeżeli są atakowane, rzadko padają ofiarą drapieżników. Presja drapieżnych ssaków na młode lub stare osobniki dotyczy nie tylko kopytnych. Szczególnie jaskrawo sytuacja wygląda w układzie piesiec-foki. W pewnych warunkach (brak lemingów) pieśce atakują nowo narodzone foki. Przy tym ofiarami padają tylko zwierzęta w wieku do 2 dni; starszych osobników pieśce nie atakują. I w tym przypadku czynnikiem ułatwiającym polowanie jest stan fizyczny ofiar (Celnokov 1970).

Wśród ptaków to zjawisko występuje również często. Pisklęta pingwinów Adeli są atakowane przez wydrzyki. Wybiórczość w stosunku do piskląt wynika, jak się wydaje, ze wzajemnych relacji sił i ciężarów ciał, w układzie drapieżnik-ofiara. Podrośnięte młode stają się, ze względu na wielkość, praktycznie nieosiągalne dla wydrzyków (Maher 1966). Podobne fakty notowano również dla licznych krukowatych, które niszczą pisklęta świeżo po wykluciu, nie ruszając osobników podrośniętych bądź starych (Balsler, Dill, Nelson 1968, Chesness, Nelson, Longley 1968). Srokosz, który sam jest niewielkim drapieżnikiem, atakuje głównie młode ptaki. Udział piskląt sięga 75% ogółu jeżdżonych przez niego ptaków. Obrączki ptaków znalezione w gnieździe krogulca w okolicach Oxfordu świadczą o tym, że główną zdobyczą drapieżnika były młode, a nie dorosłe osobniki (Gibb wg Lacka 1954).

Tabela II

Wybiórcze działanie drapieżników na populacje dzikich kopytnych
 Selective effect of predators on populations of wild ungulates

Drapieżnik —Predator	Ofiara—Prey	Klasy wiekowe —Ages classes of prey	Frekwencja klas w populacjach ofiary —Frequency of classes in prey populations	Frekwencja wśród chwytanych przez drapieżniki ofiar— Frequency among prey caught by predator (%)	Autor —Author
Ryś—Lynx	dzikie kopytne— wild ungulates	cielęta— calves jednoroczne— one-year old dorośle—adult	27 18 55	65 35	Haglund 1968
Rosomak— Wolverine	dzikie kopytne— wild ungulates	cielęta— calves jednoroczne— one-year old dorośle—adult	27 18 55	12 88	
Puma	jeleń— —red deer	młode—young 1,5 lat—1.5 years old dorośle—adults	20 26 51	23 11 40	
Puma	jeleń — red deer	stare — old młodsze niż 1,5 lat — youn- ger than 1,5 years starsze (8,5-9,5 lat) — older (8,5-9,5 years)	3	26 +	Hor- nocker 1970
Wilk — Wolf	jeleń — red deer	przeciętny wiek (lata) — average age (years)	2,02	2,43	Kolen- osky 1972
Duże drapieżniki afrykańskie — Large African predators	antylopa— antelope	cielęta i młode calves and young dorośle—adults		+ —	Hirst 1969

+ szczególnie silna presja na daną grupę, — bardzo słaba presja.

+ particularly strong pressure on given group, — very weak pressure.

Oczywiście od powyższej reguły istnieją wyjątki. Prawdopodobnie sam skład wiekowy populacji ofiar może w znacznej mierze wpływać na preferowanie określonych grup. Kruk (1967) analizując skład pokarmu hien wykazał, że w Serengeti drapieżniki w mniejszym stopniu wykorzystują cieleta kopytnych niż w Ngorongoro. Według niego ta odmienna presja wiąże się między innymi z lokalnymi różnicami składu wiekowego populacji ofiar. Na istnienie sezonowych zmian wybiórczości wskazał również Simeonov (1971) stwierdzając, że frekwencja młodych myszy i norników w diecie sów jest najwyższa w sezonach letnio-jesiennych, co jest odbiciem zmian w układzie populacji ofiary.

Wydaje się, że w przypadkach gdy ofiara jest bardzo mała w stosunku do drapieżnika (np. w układach: sowy i dzienne ptaki drapieżne — drobne gryzonie), wybiórczość staje się funkcją zagęszczenia dostępnych dla drapieżnika ofiar. Na podstawie analiz ciężaru (ciężar ciała może być w przybliżeniu wskaźnikiem wieku) norników przynoszonych do gniazd przez stare myszołowy wykazano preferowanie cięższych (starszych) osobników populacji (fig. 2). Oceny składu populacji w terenie dokonano w tym przypadku metodą wylewania nor, co pozwoliło na

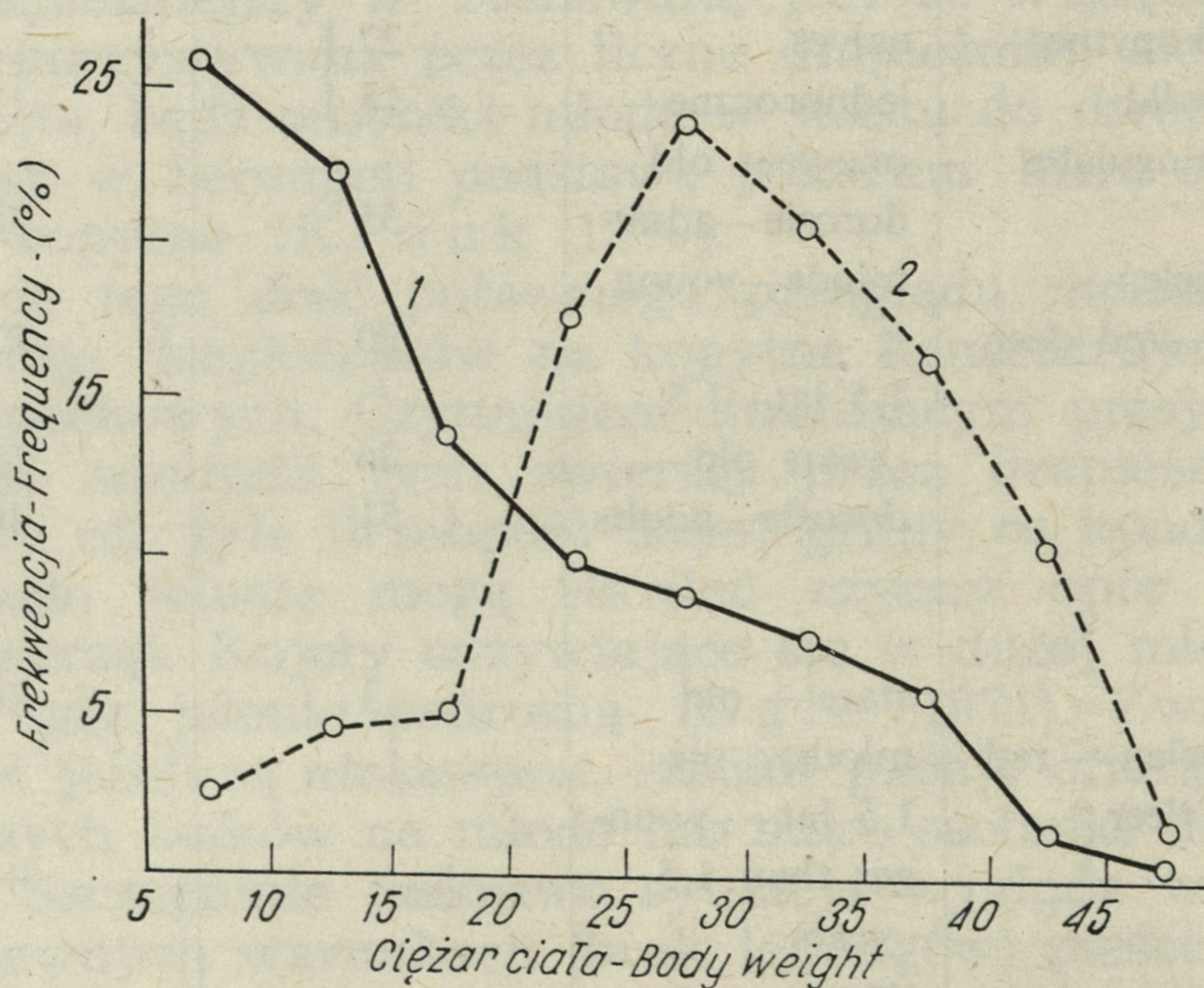


Fig. 2. Rozkład ciężarów ciała *M. arvalis* odłowionych na polach (1) i chwytyanych przez *Buteo buteo* (2) (wg Ryszkowski, Goszczyński i Truszkowski 1973)

$$N_1 = 2\,132, \quad N_2 = 436$$

Distribution of body weights of *M. arvalis* caught in fields (1) and caught by *Buteo buteo* (2) (after Ryszkowski, Goszczyński and Truszkowski 1973)

$$N_1 = 2\,132, \quad N_2 = 436$$

określenie udziału bardzo młodych, jeszcze nie wychodzących na powierzchnię upraw norników. Oczywiście te młode zwierzęta są praktycznie niedostępne dla skrzydlatych drapieżników i ich udział w diecie jest zerowy lub bardzo niski. Southern i Low (1968) przez zakolczykowanie kilkuset drobnych gryzoni leśnych i analizę wypluwek puszczyków wykazali brak wybiórczości w stosunku do grup wiekowych ofiar. Odłowy pułapkami żywołownymi pozwalają na ocenę tylko

łownej części populacji począwszy od pewnego progu wiekowego. Wszystkie bardzo młode osobniki nie są jeszcze rejestrowane przez pułapki, a jednocześnie nie mogą być chwytane przez sowy. Te fakty zdają się potwierdzać zależność presji od praktycznej dostępności pewnych grup wiekowych ofiar.

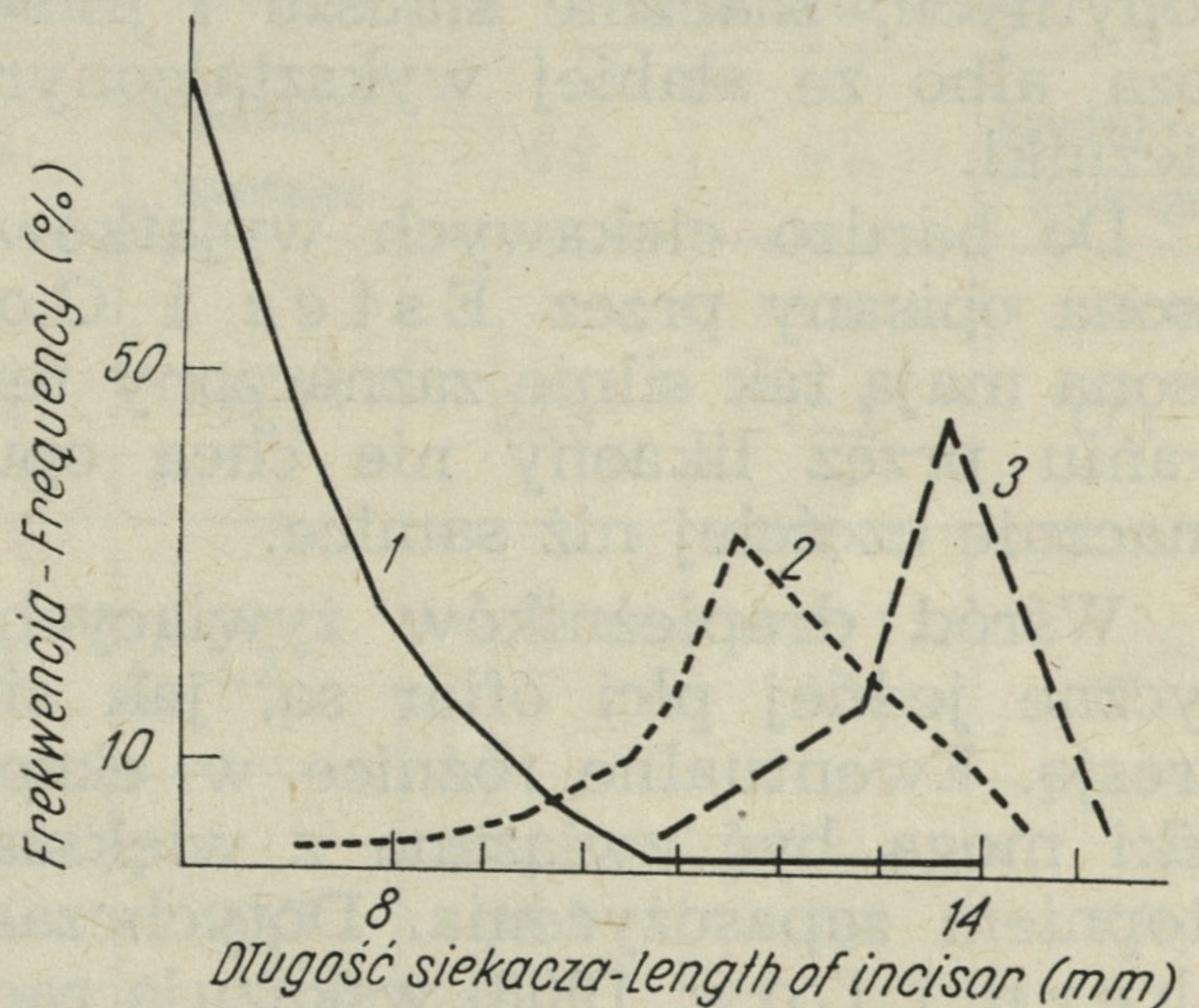
Czynniki takie jak: specjalizacja łowiecka drapieżnika określona jego warunkami fizycznymi i morfologicznymi, sposób polowania (pojedynczy bądź zespołowy), wzajemny stosunek ciężaru ciała drapieżnika i ofiary, kondycja fizyczna ofiar w danej grupie wiekowej, zagęszczenie ofiar praktycznie dostępnych dla drapieżników, wpływają na rozmijanie się interesów pokarmowych u sympatrycznych gatunków drapieżników, nawet jeżeli korzystają one z tego samego gatunku pokarmu. Doskonale ilustrują to wyniki Haglunda (1968), który stwierdził, że ryś i rosomak, odżywiające się jeleniami, wybierają z populacji zupełnie inne osobniki — ryś atakuje głównie młode jelenie, podczas gdy rosomak chwytą z reguły zwierzęta stare. Również autor na podstawie swych badań nad kompleksem drapieżników odżywiających się nornikiem zwyczajnym stwierdził rozmijanie się interesów pokarmowych (fig. 3) u różnych gatunków drapieżnych zwierząt. Ogromna większość

Fig. 3. Różnice w natężeniu połowów *M. arvalis* o określonej długości siekacza przez różne drapieżniki (Goszczyński, dane niepublikowane)

1 — borsuk, 2 — lis, 3 — puszczyk

Differences in intensity of captures of *M. arvalis* with given incisor length by different predators (Goszczyński, unpublished data)

1 — badger, 2 — fox, 3 — tawny owl



norników chwytanym przez borsuki to osobniki nowo narodzone bądź bardzo młode. Lisy i kuny, choć również potrafią rozgrzebywać nory w poszukiwaniu gniazd, to jednak bazują na średniej wielkości zwierzętach. Natomiast sowy wybierają swoje ofiary tylko spośród naziemnej części populacji. Przykład ten wskazuje na istnienie specjalizacji pokarmowej w stosunku do różnych grup związanej ze sposobem i możliwościami polowu (rozgrzebywanie nor przez borsuki, polowanie aktywne lisów, polowanie z zasadzki puszczyka).

Wydaje się, że obecność między innymi takich „mechanizmów rozdzielczych”¹ warunkuje brak konkurencji. Tylko w rzadkich przypadkach, przy długotrwałej depresji liczebnej ofiary i braku pokarmów buforowych, może nastąpić skrzyżowanie się interesów pokarmowych różnych gatunków drapieżników.

¹ Innym mechanizmem pozwalającym uniknąć konkurencji są wg autora masowe migracje drapieżników (np. liczne gatunki sów i myszołówów) związane bezpośrednio z obfitością pokarmu. Gatunki migrujące należą do silnie wyspecjalizowanych pokarmowo i ich odlot przy depresji ofiary jest wywołany niemożliwością przestawienia się na pokarm zastępczy (Hagen 1965, Mysterud 1970).

4.2. Wybiórczość w stosunku do płci ofiar

Przegląd danych z literatury na temat presji wilków, rysi i psów na sarny i jelenie wskazuje, że częściej chwytane są samice (np. stosunek ♂♂ do ♀♀ w układzie ryś-sarna wynosi 1 : 2, w układzie wilk-sarna 1 : 1,8, pies-sarna 1:1,7). Szczególnie ostro presja na samice jest zaznaczona w układzie wilk-jeleń, gdzie stosunek samców do samic równa się 1:8,2 (B u b i e n i k 1966). Przewaga samic chwytych przez te trzy gatunki drapieżników wynika z większej dostępności kóz i łań, które są mniejsze i słabsze i na które drapieżniki mogą polować nie wystawiając się na takie niebezpieczeństwo jak przy atakach na samce. Są jednak prace wskazujące na zupełnie inny układ presji, choć powód (mechanizm) presji pozostaje ten sam. Część autorów podkreśla, że w okresie zimowym samce kopytnych osłabione walkami w okresie rui stanowią łatwą zdobycz dla drapieżników.

Sposób polowania może również wpływać na zmiany wybiórczości w stosunku do płci ofiar. Wilki np. polując watahą mogą z powodzeniem atakować dorosłe samce łosi czy odyńce, na które w pojedynkę z reguły nie napadają (H e p t n e r et al. 1967). Ogólnie jednak samice kopytnych, znacznie słabsze i mniej wytrzymałe od samców, bez poroża albo ze słabiej wykształconym, są płcią preferowaną przez drapieżniki.

Do bardzo ciekawych wyjątków należy układ likaon-gazele Thompсона opisany przez E s t e s i G o d d a r d (1967). Samce gazel Thompсона mają tak silnie zaznaczony terytorializm, że nawet przy prześladowaniu przez likaony nie chcą opuszczać granic swego areału i giną znacznie częściej niż samice.

Wśród drapieżników żywiących się małymi ofiarami warunki fizyczne jednej płci ofiar są, jak się wydaje, czynnikiem określającym presję. Ewentualne różnice w eksploatacji jednej z płci przez drapieżniki mogą być związane z większą ruchliwością czy osiadłością, bądź stopniem zapasożycenia. Dotychczasowe prace (P e a r s o n 1966, S o u t h e r n i L o w 1968) wskazują raczej na brak wybiórczości w stosunku do płci ofiar, bądź na słabo zaznaczoną przewagę samic wśród zjadanych osobników (S i m e o n o v 1971). Ten ostatni opierając się na dość dużym materiale przeanalizował skład płciowy ofiar sów. U nornika zwyczajnego, i to jedynie w okresie jesiennym i zimowym, stwierdzono odchylenie od stosunku 1:1 na korzyść samic.

Drapieżniki odżywiające się ptakami w sezonie lęgowym z reguły chwytają wysiadujące samice. S a r g e a n t (1972), badając drapieżnictwo lisów wśród ptactwa wodnego, stwierdził, że 85% złowionych w tym czasie kaczek stanowiły samice.

4.3. Stan zdrowotny ofiar

Analizując wybiórczość drapieżników w stosunku do ofiar o różnym wieku i płci niezmiernie trudno jest wskazać ogólnie obowiązującą regułę. Wszyscy autorzy natomiast zgodnie podkreślają, że w obrębie gatunku ofiar drapieżniki najczęściej wybierają osobniki słabe, chore bądź w jakiś sposób upośledzone. Przy omawianiu wybiórczości w stosunku do grup wiekowych wspomniałem już o nasileniu presji drapieżników na młode zwierzęta o ograniczonych możliwościach obrony

i uciezki lub przeciwnie, o szczególnie silnym eksploatowaniu starych wycieńczonych osobników.

W ZSRR badanie zdobyczy przynoszonej przez ptaki drapieżne jest stosowane dla wykrywania ognisk infekcyjnych, gdyż presja drapieżników skupia się głównie na osobnikach zarażonych. Badania takie wykazały, że wśród 178 gryzoni schwytych przez skrzydlate drapieżniki 3 były chore na dzumę, natomiast na blisko 22 tys. tych gryzoni odłowionych w pułapki nie stwierdzono żadnego zarażonego zwierzęcia. Porównanie pokarmu przynieszonego młodym myszom przez rodziców

Tabela III

Stan zdrowotny osobników *Microtus arvalis*, złowionych przez myszowoy i za pomocą pułapek (procent "chorych") (Folitarek, wg Naumova 1961)

State of health of *Microtus arvalis* caught by red-tailed hawks and in traps (% of "diseased") (Folitarek after Naumov 1961)

Rodzaj schorzenia — Kind of disease	Osobniki złowione przez myszowoy — Individuals caught by red-tailed hawks			Osobniki złowione w pułapki — Individuals caught in traps		
	♂♂	♀♀	średnio— average	♂♂	♀♀	średnio— average
Zarażone robakami pasożytniczymi — Infested by parasitic worms	41,2	29,4	34,5	22,9	12,2	17,1
Zrosty narządów wewnętrznych — Adhesions of internal organs	3,4	1,3	2,2	—	—	—
Patologiczne zmiany wątroby — Pathological changes in liver	20,3	21,1	20,7	14,3	2,4	7,9
Patologiczne zmiany śledziony — Pathological changes in spleen	68,5	47,2	56,3	34,3	26,8	30,3

do gniazd ze składem populacji w terenie wykazało, że presja myszowoy ogniskuje się na osobnikach osłabionych (tab. III) (Formozov wg Naumova 1961). Są też inne prace wskazujące, że zarażenie pasożytami ofiar zwiększa prawdopodobieństwo ich śmierci ze strony drapieżnika (Cowan 1946). Liczne przykłady świadczą o zdolności odróżniania przez ptaki drapieżne ofiar upośledzonych fizycznie od zdrowych. Obserwowano np. wychwytywanie przez krogulce ptaków zranionych, ślepych bądź w złej kondycji ze stad złożonych z wielu zdrowych osobników (Durango wg Lacka 1954). Analiza ofiar chwytych przez krogulce wykazała, że ponad 20% stanowią osobniki odbiegające od normy. Podobne wyniki otrzymano przy analizie ofiar łowionych przez sokoły (Rudebeck 1950/1951). Również sępy są zdolne do różnicowania rannych ssaków od zdrowych (Schaffer 1938).

Obserwacje nad drapieżnictwem wydrzyków w koloniach pingwinów Adeli potwierdzają powyższe fakty. Wprawdzie wydrzyki zjadają

8% wszystkich piskląt, ale przeważają wśród nich osobniki słabe i chore, które i tak wg ocen autora (Ma her 1967) zginęłyby.

Drapieżne ssaki w momencie wybuchu epizoozji masowo zaczynają wykorzystywać gatunek zaatakowany chorobą. Takie fakty notowano przy szerokim wystąpieniu robaczyc w populacji zająca bielaka, gdzie osłabione osobniki były wyłapywane bez trudu przez wilki, psy i lisy (N a u m o v 1961). Zjawisko gwałtownego przestawienia diety lisów na łatwo dostępną ofiarę obserwowano bardzo często przy wybuchu myksomatozy wśród królików (L o c k i e 1956, L e v e r 1959). Natomiast w populacjach nie opanowanych na taką skalę przez choroby obserwuje się nasilenie presji drapieżników na osobniki upośledzone. I tak rosomak, który z reguły atakuje stare kopytne, w większości przypadków napada na zwierzęta niepełnocenne z punktu widzenia łowieckiego: np. ze złamanymi nogami, silnie wycieńczone (M y r b e r g e t, G r o v e n i M y h r e 1949). Identyczne wnioski na temat wpływu rosomaka na kopytne sformułował wcześniej H a g l u n d (1968). Dwudziestoletnie badania nad śmiertelnością saren w Szwecji wykazały, że psy i lisy często napadają na silnie wycieńczone i chore osobniki. Drapieżniki były w 13,5% powodem śmierci saren, natomiast aż 58,6% zwierząt ginęło z wycieńczenia. Ponieważ głód jest tak poważnym czynnikiem śmiertelności, to w tej sytuacji presja drapieżników, która i tak koncentruje się na osobnikach osłabionych, nie ma znaczenia w redukcji sarny (B o r g 1970). P i m l o t t (1967), oceniając wpływ wilków na populacje kopytnych, doszedł do wniosku, że ofiarami wilków padają osobniki i tak skazane na eliminację ze stada. Wśród ofiar pumy przeszło 50% zabitych jeleni wapiti i mulaków, to zwierzęta o bardzo złej kondycji (poniżej połowy normalnej ilości szpiku kostnego) lub zwierzęta z obrażeniami ciała, ze złamaniami kończyn, postrzałki itp. (H o r n o c k e r 1970).

Fakty te wskazują na sanitarną rolę drapieżników przyczyniających się do eliminacji osłabionych ofiar. Liczni autorzy (P i m l o t t 1967, P i e n a a r 1969, C e l c o v - B e b u t o v 1970) podkreślający sanitarną rolę średnich i dużych drapieżników, zwracają równocześnie uwagę na konieczność utrzymywania liczebności drapieżnych zwierząt na poziomie gwarantującym zachowanie równowagi biologicznej, bowiem poniżej pewnego progu drapieżniki nie są w stanie efektywnie kontrolować populacji ofiary.

Niewielka ilość prac omawiających znaczenie presji drapieżników na populacje drobnych gryzoni nie pozwala w tej chwili na formułowanie wniosków co do roli sanitarnej drapieżników wśród tych zwierząt.

4.4. Osiadłość i migracyjność

Liczne eksperymenty terenowe, dotyczące zwłaszcza drobnych gryzoni, wykazały, że obsadę danego terenu można rozdzielić na dwie grupy: zwierzęta osiadłe i zwierzęta migrujące. Jak się wydaje zwierzęta osiadłe mają przewagę nad migrantami przejawiającą się w lepszej znajomości terenu, miejsc schronienia itp. Z tego powodu ofiarą drapieżników winny padać w pierwszym rzędzie migranci słabo orientujące się w terenie. Terenowe obserwacje potwierdzały ten pogląd. Wśród gołębi domowych chwytyanych przez sokoły przeważały osobniki błądzące lub zupełnie nowe w objętym badaniami rejonie (U t t e n d o r f e r wg L a c k a 1954). Podobne wnioski na temat nutrii wyciągnął także E r r i n g t o n

(1943). Eksperymentalne potwierdzenia tych obserwacji terenowych uzyskał Metzgar (1967). Do pokoju wpuszczono partię myszy na przeciąg 2—10 dni, by miały możliwość zapoznać się z nowym dla nich terenem. Następnie myszy wyławiano, a w pokoju zamykano sowę i ponownie wpuszczano myszy „osiadłe” wraz z partią myszy nowych nie znających terenu, które odpowiadały osobnikom migrującym. Z 20 migrantów sowa złapała 11, natomiast z 20 osiadłych tylko 2. Metzger przypuszcza, że skład wiekowy i płciowy ofiar w diecie drapieżnych ptaków zależy w dużej mierze od hierarchii w populacji powodującej usuwanie pewnych osobników i błędzenie ich po terytorium.

Brak jest ścisłych ocen wpływu osiadłości czy migracyjności na wielkość presji drapieżników. Opisowe dane dotyczą pewnych przypadków masowych wędrówek lemingów i następujących w ślad za nimi drapieżników, które w tym okresie intensywnie niszczą swoje ofiary. Dodatkowym potwierdzeniem tego zjawiska mogą być zmiany diety lisów (wzrost spożycia norników) w okresie nasilonych zabiegów agrotechnicznych na uprawach. Zabiegi te z jednej strony ułatwiają dostęp do gniazd i nor zakrytych dotychczas przez roślinność, ale z drugiej, poprzez mechaniczne zniszczenie środowiska (orki, podorywki, bronowanie), powodują migrację na inne uprawy. Prawdopodobnie obydwie czynniki wpływają na zwiększenie konsumpcji ofiar (G o s z c z y ń s k i 1974).

5. Drapieżniki a zwierzęta domowe i dzikie

5.1. Wpływ drapieżników na zwierzęta domowe

W szczególnych przypadkach drapieżniki mogą powodować szkody w stadach hodowlanych zwierząt lub straty na fermach ptasich i innych gospodarstwach. Z reguły wielkość tych strat wywołanych przez drapieżniki jest minimalna i przy niewielkich zabezpieczeniach ze strony hodowców może być zredukowana do zera.

Szerokie badania nad szkodami wyrządzanymi przez lisy w Irlandii wyjaśniły, że ptactwo domowe pada ofiarą tych drapieżników głównie na odkrytych przestrzeniach, a tylko dwa razy zanotowano podkopywanie się lisów do kurników. W sumie napaści lisów na ptaki domowe nie mają ekonomicznego znaczenia dla większych gospodarstw i farm. Podobnie przejawskrawione okazały się poglądy czyniące lisa odpowiedzialnym za redukcję jagniąt. Wizualne obserwacje wykazały, że albo matki aktywnie odpędzały lisa, albo same drapieżniki uciekały przy zbliżeniu się jagnięcia. Tylko jeden raz zarejestrowano napaść lisa na zdrowe jagnię. Fakt zjadania przez lisy trupów i wnętrzności padłych zwierząt był powodem utrwalenia błędnej opinii o lisie jako łowcy jagniąt (F a i r l e y 1969).

W USA na podstawie alarmujących doniesień farmerów rozpoczęto walkę z kojotami mającymi przetrzebiać stada owiec. Władze stanowe tylko w 1965 roku wydały przeszło 5,5 mln dolarów na walkę z drapieżnikami. Jak wykazały późniejsze badania farmerzy skrajnie wyolbrzymiali straty powodowane przez kojoty (M c C a b e i K o z i c k y 1972). Również doniesienia z Australii, gdzie prowadzona jest na wielką skalę hodowla owiec, wskazują na minimalną redukcję tych zwierząt przez drapieżniki. Ogromna większość strat w pogłowie jest powodowana wy-

cieńczeniem, opuszczeniem młodych przez matki, obrażeniami poporodowymi itp. Udział drapieżników w ogólnej śmiertelności owiec wynosi zaledwie 1,3% (Dennis 1964). Starker i Wolfe (1970) badając wpływ orłów australijskich na owce stwierdzili, że jedna gnieźdząca się para tych ptaków zabiera 6 jagniąt z 4000 urodzonych, co jest ubytkiem bez znaczenia, zważywszy że część jagniąt to sztuki padłe. Podobne wnioski (7 chwytyanych jagniąt na 4000 urodzonych) sformułowali Brown i Watson (1964) dla orłów szkockich. Należy podkreślić, że w obu przypadkach redukcja (zakładając, że wszystkie schwytane zwierzęta były żywe) sięga zaledwie 1,5—1,8 promille.

Inne skrzydlate drapieżniki porywając od czasu do czasu drób czy gołębie nie wyrządzają znaczącej szkody, chociażby ze względu na swoją niską liczebność. Na przykład zagęszczenie jastrzębia gołębiarza, osławionego „szkodnika”, jest w tej chwili w Polsce i w wielu okolicznych krajach tak niskie, że rozmiary presji tego gatunku na ptactwo domowe odpowiadają prawdopodobnie setnym częściom promila.

Również straty wyrządzone wśród bydła i owiec przez wilka nigdy nie osiągały poważnych rozmiarów. Oficjalne dane z lat siedemdziesiątych ubiegłego stulecia dla guberni kijowskiej określiły straty na 0,65% pogłowia bydła i 0,29% pogłowia drobnej rogacizny. W tym samym okresie w guberni wołyńskiej łupem wilków padło 1,36% pogłowia bydła (Kornev wg Heptner et al. 1967). Zwiększanie presji drapieżników na bydło zanotowano w latach następujących po pierwszej wojnie światowej i wojnie domowej w ZSRR. Przyczyną był wzrost liczebny populacji wilka. Przeciętne straty tego okresu dla całego terytorium oceniono na 0,45% pogłowia. 30% tych strat przypadło na okresy zimowe, gdy bydło trzymano na otwartych pastwiskach. Podobne zwiększenie presji na bydło i owce wystąpiło po drugiej wojnie światowej. W owczarstwie straty sięgały 1—1,5% stada podstawowego (Heptner et al. 1967). Normalnie jednak szkody wyrządzane przez wilki są nieporównanie niższe i rzadko sięgają 0,1% stanu pogłowia. Należy pamiętać, że w tych wszystkich ocenach w niewiadomym stopniu uwzględniono także padlinę, sztuki zaginione itd. Stan liczebny wilków w chwili obecnej obniżył się tak dalece, że nawet w ZSRR pojawiają się głosy żądające zaprzestania odstrzału tych drapieżników i wypłaty premii (Mičurin 1970). W innych krajach Europy liczebność wilków jest bardzo niska.

Niedźwiedzie, nawet w latach gdy ich zagęszczenie było dość wysokie, nigdy nie stanowiły poważnego zagrożenia dla owczarstwa i bydła domowego. Gatunek ten jest bowiem polifagiem i tylko pojedyncze osobniki specjalizowały się w polowaniach na owce.

W Afryce, gdzie hodowla bydła jest prowadzona w praktyce w warunkach naturalnych, wpływ drapieżników na pogłowie również nie ma istotnego znaczenia, mimo że wprowadzenie bydła na tereny normalnie wykorzystywane przez dzikie kopytne niekorzystnie odbija się na zdrowotności populacji, ułatwiając drapieżnikom zdobycie pokarmu.

Należy zatem podkreślić, że na uznanie pewnych gatunków za wybitnie szkodliwe dla rozwoju hodowli miały wpływ pojedyncze obserwacje i skargi osób bezpośrednio poszkodowanych, bez uwzględnienia rzeczywistych rozmiarów presji drapieżników. Obiektywna analiza wpływu drapieżnika na zwierzęta domowe wykazuje z reguły, jak przesadne były poglądy dotyczące tego czy innego gatunku. Okazało się, wbrew powszechnemu przekonaniu, że pumy w ogóle nie napadają na bydło (Cahill 1971). W Kanadzie owce, nawet w niestrzeżonych stadach, nigdy nie były

atakowane przez rysie (Saunders 1963). Podobna sytuacja panuje w tych krajach europejskich (włączając i Polskę), gdzie występuje ryś. Tylko na Słowacji notowano ataki tego drapieżnika na drób i owce (Sumiński 1973).

5.2. Drapieżniki a zwierzyna łowna

Liczne organizacje i zrzeszenia myśliwych na całym świecie jeszcze do niedawna widziały w drapieżnych zwierzętach tylko potencjalnego konkurenta korzystającego z tych samych zasobów. Toteż każdy drapieżnik podejrzany o chwytanie zwierzyny łownej był bezlitośnie tępiony. Podstawą do wydania wyroku skazującego była analiza diety albo zgoła jednostronne obserwacje pokarmu. Niekiedy samo futro było istotnym powodem odstrzału, a argumenty o „szkodliwości” zwierzęcia dodawano tylko pro forma.

Niektórym gatunkom ze względu na ich drobne rozmiary, nocny tryb życia lub duży potencjał rozrodczy udało się przeżyć te akcje eksterminacyjne zachowując dawną liczebność. Inne bądź wyginęły całkowicie, bądź ich liczebność została tak silnie obniżona, że dalsze ich przetrwanie stoi pod znakiem zapytania.

Jeszcze nie tak dawno wydawano autorytatywne opinie o szkodliwości gatunku, nie oceniając rzeczywistych rozmiarów presji drapieżnika na ofiarę, ani znaczenia drapieżnictwa dla samej ofiary. Właśnie poprzez zlikwidowanie lub poważne zredukowanie stanu drapieżników na wielu terenach otrzymano poniewczasie informacje o regulacyjnej roli drapieżników w populacjach ofiary. Obniżenie liczebności drapieżników powoduje z reguły gwałtowny wzrost zagęszczenia populacji ofiary aż do momentu, gdy zniszczenie środowiska i brak pokarmu, wtórnie oddziałując na populację, ostro redukuje jej stan liczebny i to do poziomu niższego niż istniejący przy obecności drapieżników. Przykład mulaka z północnej Arizony doskonale to ilustruje. Wytepienie drapieżników spowodowało tak eksplozywny wzrost populacji mulaka, że rychło dały znać o sobie skutki nadmiernego wypasu przejawiające się w degradacji pokrywy roślinnej i wielkiej śmiertelności powodowanej przez epizootcje i brak pokarmu (Allee et al. 1949, Dorst 1971). Łosie, które ok. 1912 roku przeszły po lodzie na wyspę Isle Royale, znalazły tam bardzo dobre warunki rozwoju. Niczym nie ograniczona rozrodczość doprowadziła do eksplozywnego rozwoju populacji, co w konsekwencji spowodowało wyniszczenie środowiska i gwałtowną redukcję pogłowia. Dopiero wprowadzenie na wyspę wilków stało się czynnikiem stabilizującym populację łosia na poziomie nie przekraczającym wydolności środowiska (Aldous i Krefting 1946, Krefting 1951). Podobne doniesienia napływają również z Afryki. Likaon był przez długi okres uważany za drapieżnika, nie zasługującego na ochronę. Dopiero w ostatnich latach okazało się, że jest on bardzo ważnym regulatorem liczebności drobnych i średnich rozmiarów antylop. Nadmierny wzrost populacji impali, która zagraża bilansowi przyrodniczemu w parku Krugera był spowodowany właśnie zlikwidowaniem stad likaonów (Estes i Goddard 1967). Również duże drapieżniki (lew, gepard, hieny), jak wykazały badania na terenie Serengeti, są integracyjną częścią parku. Ich rola polega na utrzymaniu bilansu danego środowiska (Schaller 1972). Dzisiejszy pogląd na rolę drapieżników afrykańskich najlepiej ilustrują słowa Pienar (1969): „Nie ma

podstaw do oceny dużych drapieżników jako destrukcyjnego elementu w cenozach; ich działalność jest niezbędnym czynnikiem sprzyjającym zdrowotności ofiar i regulującym ich liczebność. Drapieżniki tylko w tych przypadkach mogą znacząco wpływać na liczebność ofiar, jeżeli ich polowanie ma głęboko wyspecjalizowany charakter. Utrzymywanie wodopojów, walka z kłusownictwem i epizoocjami to daleko bardziej efektywna i rozumna gospodarka niż stosowana w przeszłości walka z drapieżnikami”.

Wykrycie tych mechanizmów regulacyjnych pozwala inaczej spojrzeć na podkreślany przez różnych autorów fakt zwiększenia pogłowia zwierzyny bezpośrednio po likwidacji drapieżników (Frank 1970, Jensen 1970, Spittler 1972). Wzrost liczby pozyskanych zajęcy, kuropatw i bażantów jest prawdopodobnie tylko chwilowy i na dłuższą metę niemożliwy do utrzymania sztucznymi środkami. Wskazują na to wyniki badań Chessnessa, Nelsona, Longleya (1968), którzy stwierdzili, że już w następnym roku po zniszczeniu drapieżników eksperymentalny teren nie wykazywał żadnych przewag nad kontrolnym, gdzie drapieżniki były ciągle obecne. Populacje drobnej zwierzyny i ptactwa łownego pozbawione naturalnego czynnika selekcyjnego są narażone na gwałtowny wybuch epizoocji w znacznie większym stopniu niż populacje rozwijające się w obecności drapieżników. Obserwacje prowadzone przez dłuższy okres często wykazują, że mimo spadku ilości drapieżników populacja ofiar nie wzrasta. Takie obserwacje nad ptakami drapieżnymi skłoniły Celcov-Bebutova (1970) do postulowania nasycenia terenów łowieckich zwierzętami z różnych poziomów troficznych (w tym i drapieżnikami). Uważa on, że w funkcjonowaniu ekosystemów skrzydlate drapieżniki są poważnym czynnikiem stabilizacji ofiar, a taki właśnie układ jest korzystny dla łowiectwa. W populacjach zwierząt kopytnych wręcz zaleca się utrzymywanie pewnej ilości drapieżników (Rausch 1969, Mičurin 1970). Obserwacje nad populacjami jeleni i łosi wykazały, że dla zbilansowania współzależności wilk-łoś na jednego wilka winno przypadać 30 łosi, a dla układu wilk-jeleń na jednego drapieżnika 100 jeleni (Pimlott 1970). Okazało się także, że sama populacja ofiary rozwijająca się w obecności drapieżników charakteryzuje się zwiększoną rozrodczością. Ten fakt, przy jednoczesnej dużej śmiertelności wśród młodych kopytnych w rejonach, gdzie wilki zostały wytępione, trzeba rozpatrywać jako reakcję kompensacyjną populacji (Pimlott 1967).

Tak więc, jeżeli drapieżniki ograniczają populację ofiary, jest to zjawisko na dłuższą metę korzystne. Z reguły udział zwierząt drapieżnych w śmiertelności ofiar jest nieznaczny. W Hiszpanii rysie redukują 2,5% pogłowia danieli (Valverde 1957). Ten sam gatunek drapieżnika w CSRS jest odpowiedzialny za redukcję 0,3—3,7% pogłowia jeleni i 1,1—3,6% pogłowia saren (Novakova i Hanzl 1968). Okazało się, że nawet drapieżniki przebywające na terenach, gdzie prowadzi się hodowlę drobnej zwierzyny i ptactwa w niewielkim stopniu korzystają z tego pokarmu. Na przykład tylko 2% łasic schwytych w obrębie gospodarstwa bażanciego miało w żołądkach resztki tych ptaków (Walker 1972). Podobne były wnioski Sabatosa i Sladka (1968) dotyczące pokarmu dziennych ptaków drapieżnych i sów odstrzelonych w bażanciarniach. Przebadanie pokarmu lisów na terenach zajętych pod hodowlę nutrii wykazało, jak rzadko ten gatunek jest wykorzystywany przez drapieżniki (Pavlov i Kiris 1956).

Wbrew powszechnie panującym poglądom stwierdzono bardzo niską presję drapieżnych ptaków na populacje kaczek i przepiórek (G a l u s h i n 1970). Krogulec, najliczniejszy ptak drapieżny w Finlandii, nie ma znaczenia w łowiectwie, a jego wpływ na populacje drobnych ptaków nie powoduje obniżenia ich liczebności (S u l k a v a 1966). Ptactwo łowne i domowe stanowi 0,8% ogólnej liczby jedzonych przez sowy ptaków, co jest wielkością bez znaczenia, zważywszy że podstawą pokarmu sów są drobne gryzonie (G l u e 1972). Obserwacje w Wielkiej Brytanii, gdzie ostatnio na większą skalę jest prowadzona introdukcja bażanta, wykazały, że stare jastrzębie nie chwytają świeżo wypuszczonych ptaków, a dopiero młode drapieżniki zaczynają polowanie na bażanty (Y o u n g 1972). Badacz ten postuluje tak planować wypuszczanie bażantów, żeby do okresu rozlotu młodych jastrzębi bażanty podrosły i nauczyły się posługiwać ukryciami.

Niektóre drapieżniki, np. lisy, w okresie wychowu młodych i przy braku pokarmów buforowych mogą redukować znaczną część populacji zajęcy (S o v i š 1967). Należy jednak pamiętać, że istniejąca w wielu krajach tendencja do przekształcania pól, lasów i łąk w „woliery” bez uwzględnienia pojemności środowiska jest, w świetle starych, ale wciąż aktualnych doświadczeń E r r i n g t o n a (1934), nierealna. Próby sztucznego zwiększenia pojemności środowiska poprzez redukcję drapieżników są, o czym już była mowa, niebezpieczne dla samej populacji protegowanego przez nas zwierzęcia, a dodatkowo, jak wykazały najnowsze badania, takie akcje są ekonomicznie nieopłacalne. W stanach Colorado, New Mexic i Wyoming ustalono, że bez względu na 30-letnie prace nad wytępieniem drapieżników, liczebność kojota i innych zwierząt drapieżnych nie uległa zmianie. Jedynie w stanie Wyoming stwierdzono obniżenie liczebności tych zwierząt (L i n h a r t i R o b i n s o n 1972). Także w USA wykazano, że plany ograniczenia liczebności drapieżników jaskrawo przewyższają rozmiary szkód przez nie wyrządzanych. Okazało się, że w wielu przypadkach straty ponoszone na walkę z drapieżnikami są wielokrotnie większe od ekonomicznych zysków będących efektem (o ile to się uda ze względu na duży potencjał rozrodczy) zniszczenia kojotów (M c C a b e i K o z i c k y 1972). Analiza ekonomiczna wykazała, że chociaż po zredukowaniu drapieżników zwiększyło się wyraźnie pozyskanie bażantów, to odłów jednego drapieżnika kosztuje 21 dolarów, a każde dodatkowo przy tym otrzymane pisklą 4,5 dolara (C h e s n e s s, N e l s o n, L o n g l e y 1968). Również w Irlandii, gdzie za odstrzał lisów wypłacane są premie, stwierdzono, że odstrzał obniża liczebność tylko na krótki okres. Same szkody wyrządzane przez lisy są przeceniane, a celowość takich akcji wątpliwa (F a i r l e y 1971).

Przy wszelkich tego typu analizach wykazujących fiasko i bezzasadność przedsięwzięć pomijane są, ze względu na trudności w ocenie, pozytywne strony obecności drapieżników. Sprawa selektywnego działania drapieżników na zwierzęta łowne musi być uwzględniona. Wydaje się, że poprzez sam odstrzał czy odłów nie można w sposób tak efektywny, jak to robią drapieżniki, regulować stanu zdrowotnego populacji.

Na szczególną uwagę zasługują przeprowadzone ostatnio oceny wpływu zabiegów agrotechnicznych na redukcję drobnej zwierzyny i ptactwa łownego w Czechosłowacji i Polsce (H e l l 1967, P i e l o w s k i 1971). W świetle tych badań okazało się, że maszyny rolnicze używane do sprzętu zielonek, zbóż itp. dziesiątkują populacje zwierząt łownych. Według H e l l a (1967) straty powodowane przez zabiegi agrotechniczne są więk-

sze niż pozyskanie zwierzyny. Roczny przyrost populacji zajęcy zmniejsza się o 26—56%, kuropatw o 23—50%, bażantów o 62%, a saren o 11%. Podkreślenia wymagają dwa aspekty tej sprawy: pierwszy — zwierzęta i ptaki zranione lub martwe są zjadane przez drapieżniki, a ponieważ metody oceny diety nie pozwalają na rozgraniczenie sztuk żywych i padliny, toteż padłe i zranione sztuki idą na karb presji drapieżników; drugi — wysiłki łowiectwa powinny zmierzać w kierunku nawiązania współpracy z rolnictwem w celu przedsięwzięcia odpowiednich środków zaradczych (np. szerokie instalowanie urządzeń wypłaszających i odstraszających na maszynach rolniczych, ustalenie terminów zabiegów w porozumieniu z organizacjami łowieckimi itp.), gdyż tu, a nie w walce z drapieżnikami, leży główne źródło zwiększenia pogłowia zwierzyny.

Coraz częściej przewagę uzyskują poglądy, że drapieżniki są czynnikiem niezbędnym w funkcjonowaniu ekosystemów. O tych nowych prądach pisze Charles (1966) ironicznie komentując fakt przemianowania w USA bez istotnych zmian personalnych „Oddziału do walki z drapieżnikami i gryzoniami” na „Oddział ochrony dzikich zwierząt”.

6. Możliwość kontroli populacji ofiar przez drapieżniki

Drapieżniki nie są jedynym źródłem śmiertelności w populacjach ofiar. Oprócz nich poważną rolę odgrywają epizoocje, śmiertelność będąca efektem wycieńczenia lub głodu i czynnik antropogeny. Sumaryczna śmiertelność (od drapieżników i z innych powodów) wpływa na charakter zmian liczebnych w populacji. Sytuacje, w których drapieżniki byłyby bezpośrednim powodem spadku liczebności populacji ofiar, tzn. gdyby presja i działanie selekcyjne przewyższały lub były równe przyrostowi populacji, są raczej rzadkie. Notowane przypadki prawie całkowitej redukcji pogłowia saren przez wilki (Heptner et al. 1967) należy położyć na karb niewłaściwej metodyki oceny presji. Mimo że na większości przebadanych tusz były widoczne ślady zerowania wilków, to jednak drapieżniki te niekoniecznie musiały być przyczyną śmierci ofiar.

Stopień redukcji populacji jest z reguły niższy od przyrostu, co nie wyklucza regulacyjnego wpływu drapieżników na zagęszczenie ofiary. Eksperymenty Schnell (1968b) wskazują, że drapieżnictwo w populacjach bawełniaka odgrywa większą rolę w regulowaniu zagęszczenia niż pokarm, stosunki wzajemne osobników w środowisku i czynniki klimatyczne. Prawdopodobnie podany wyżej przykład nie może być regułą obowiązującą we wszystkich przypadkach, lecz wskazuje na fakt, że drapieżnictwo jest w stanie wpływać na przebieg dynamiki liczebności ofiary, jeżeli tylko potencjał rozrodczy ofiary nie stoi w rażącej dysproporcji do rozrodczości drapieżnika. Badany przez Wagnera i Stodarta (1972) układ kojot-zając jest tego przykładem. Autorzy analizując przebieg zmian liczebności obu tych gatunków i rolę kojotów w śmiertelności ofiary stwierdzili, że obserwowany trend zmian liczebności zajęcy łączy się ze zmianami drapieżnictwa kojotów.

Regulacja liczebności ofiary może być realizowana nie tylko poprzez usunięcie dużej części populacji, ale również dzięki wyspecjalizowanemu polowaniu. Takie sytuacje są typowe w populacjach dzikich kopytnych wystawionych na presję drapieżników. Drapieżniki odławiając wybiórczo pewne osobniki, np. samice kopytnych, mogą istotnie wpływać na dynamikę liczebności ofiary, nawet jeżeli rozmiary presji nie są wielkie. Popu-

lacja dzikich kopytnych może w pewnych granicach reagować na zwiększoną presję drapieżników zmianami rozrodczości (P i m l o t t 1967). Prowadzi to do stanu dynamicznej równowagi między drapieżnikiem a ofiarą. Zwierzęta drapieżne ograniczają populację, a jednocześnie usuwając osobniki chore i osłabione, działają we własnym interesie, likwidując potencjalne epizoocje.

Inaczej przedstawia się sprawa w populacjach ofiar podlegających ostrym fluktuacjom. Potencjał rozrodczy i rotacja biomasy ofiar są wielokrotnie wyższe niż u drapieżników korzystających z tej ofiary. W tych populacjach drapieżniki nie mogą wpływać na ogólny przebieg dynamiki liczebności ofiary. W okresach depresji zwierzęta drapieżne eksploatują populację intensywnie, ale na poziomie wyznaczonym przez próg dostępności. Z reguły właśnie wtedy muszą uzupełniać swoją dietę innymi pokarmami. W momencie wzrostu liczebności populacji ofiary drapieżniki mogą jedynie zmienić swoją dietę intensywniej polując. Ponieważ jednak nasilenie rozrodu gryzoni zbiega się na ogół z bujnym rozwojem pokrywy roślinnej, to wyłów nie jest na tyle efektywny, by mógł zahamować wzrost liczebności ofiary. Zwiększenie liczby drapieżników w okresie wzrostu liczebności ofiary dokonuje się głównie poprzez imigrację drapieżnych zwierząt z innych terenów, bądź aktywację potencjalnych drapieżników. Pełna „mobilizacja” drapieżników (tak ilościowa jak i jakościowa — zmiany diety) następuje znacznie później, w momencie gdy ofiara osiąga taki pułap liczebności, że presja drapieżników powoduje nieznaczną tylko śmiertelność. Na przykład w czasie masowego pojawu nornika burego, sowa błotna redukowała zaledwie 0,05% populacji (C h i t t y 1938). Cały kompleks drapieżników odżywiających się nornikiem zwyczajnym w okresie masowego pojawu tego gryzonia redukuje ok. 10—20% populacji, podczas gdy w latach depresji lub spadku liczebności redukcja sięga 80% (R y s z k o w s k i, G o s z c z y ń s k i, T r u s z k o w s k i 1973). Być może na pewnych izolowanych terenach lub przy lokalnych gradacjach drapieżniki mogą stłumić lub zahamować wzrost ofiary. W takich przypadkach, np. masowe żerowanie ptaków krukowatych i wyłów przez „stałe” drapieżniki, może wpłynąć znacząco na liczebność. Z reguły jednak zmiany (wskazują na to cykle lemingów w tundrze czy norników na polach uprawnych Europy wschodniej i środkowej) mają zasięg o wiele większy i są niemożliwe do opanowania przez drapieżniki, a wygasanie szczytów liczebności łączy się z epizoocjami lub zahamowaniem rozrodczości. Szczegółowe badania nad presją drapieżników na nornika zwyczajnego potwierdzają te wnioski (T h i o l l a y 1968, R y s z k o w s k i, G o s z c z y ń s k i, T r u s z k o w s k i 1973).

P e a r s o n (1971), który również stwierdził, że wpływ drapieżników jest najbardziej intensywny przy obniżeniu liczebności ofiary, uważa że wyłów gryzoni w tym okresie w znacznym stopniu określa przyszłą amplitudę zmian i granice czasowe cykli. Obniżenie w tym okresie liczebności ofiary do poziomu uniemożliwiającego powstanie masowego pojawu w tym samym jeszcze lub w przyszłym roku byłoby właśnie zasługą drapieżników. Obserwacje M a h e r a (1967) nad izolowanymi populacjami norników i rolą łasicowatych w redukcji ich liczebności, mogłyby potwierdzić hipotezę Pearsona. Pearson zakłada więc, że gdyby nie działalność drapieżników w okresie spadku i depresji liczebności ofiary, masowy pojaw występowałby częściej i osiągałby inny pułap. Oczywiście gwałtowne wahania liczebności i tak występują (po przekroczeniu pew-

nego progu liczebności przez ofiarę drapieżniki tracą panowanie nad populacją), ale ich rozkład czasowy jest inny niż miałyby to miejsce przy braku drapieżników.

W wielu przypadkach sztuczna redukcja drapieżników doprowadziła do sytuacji, w których presja drapieżników na ofiarę jest tak nieznaczna, że nawet przy założeniu daleko idącej wybiórczości, zwierzęta drapieżne nie mogą efektywnie kontrolować populacji ofiar. Ich rola polega wtedy na sanitarnym działaniu, przejawiającym się w eliminacji części osobników chorych lub wycieńczonych. Wydaje się jednak, że i to sanitarne działanie jest mocno ograniczone, o czym świadczy wysoka śmiertelność ofiar z wycieńczenia czy głodu.

Prawdopodobnie w badaniach układu drapieżnik-ofiara ważną rolę odegra w przyszłości modelowanie komputerowe pozwalające, oczywiście po zebraniu niezbędnych danych wyjściowych, na:

- a. Przewidywanie przyszłych zmian w składzie populacji ofiary pod wpływem selektywnego działania drapieżnika.
- b. Wskazanie momentów nasilenia presji na gatunek będący podstawą utrzymania drapieżnika, bądź na inne gatunki eksploatowane przy depresji podstawowej ofiary.
- c. Przewidywanie stanu populacji drapieżnika na podstawie stanu populacji ofiary bądź ofiar.

7. Podsumowanie

O ile duże drapieżniki zostały dobrze zbadane (znany jest ich wpływ ilościowy i jakościowy na populacje ofiar, określono nawet wysokość progu liczebnego drapieżnych zwierząt, pozwalającego na efektywne regulowanie eksploatowaną populacją), to dane dotyczące drapieżnych zwierząt średnich i małych rozmiarów są jeszcze zbyt skąpe. Łączy się to niewątpliwie z trudnościami oceny samych populacji ofiar (są to z reguły drobne gryzoni), jak i z koniecznością ujmowania drapieżników łącznie jako kompleksu. Informacje o tym, jak wpływa presja na przebieg późniejszych zmian liczebności ofiar, jakie znaczenie dla populacji drobnych gryzoni ma wybiórcze usuwanie przez drapieżniki pewnych osobników, byłoby bardzo istotne przy rozpatrywaniu problemu drapieżnictwa jako całości.

Mimo tych braków, pozostałe pozycje literaturowe wskazują, że drapieżniki nie są tylko, zależnie od punktu spojrzenia, obojętnym lub szkodliwym zwieńczeniem piramidy troficznej, które można usunąć bez szkody dla całości ekosystemu. Przeciwnie, ona sama oddziałując zwrotnie na populacje przez siebie wykorzystywane, w wielu przypadkach określają najbardziej optymalny dla danego środowiska poziom liczebności ofiary. Często presja ogniskuje się na określonych kategoriach populacyjnych (wiekowych, płciowych) co powoduje, że mimo ogólnej niewielkiej redukcji drapieżniki mogą kontrolować populację ofiary. Poprzez selektywne działanie na osobniki chore lub osłabione przyczyniają się do podniesienia zdrowotności w eksploatowanych populacjach. Tym samym nie stanowią konkurencji dla człowieka wykorzystującego te same zasoby.

Postulowane przez łowiectwo utrzymanie zagęszczenia drapieżników na bardzo niskim poziomie lub zupełna ich redukcja wynika z bezkry-

tycznej akceptacji poglądu, że człowiek lepiej potrafi regulować populacje dzikich zwierząt niż robiące to od niepamiętnych czasów drapieżniki. Chęć utrzymania pewnych gatunków preferowanych przez człowieka na wysokim poziomie, przekraczającym pojemność środowiska lub introdukcje na tereny, gdzie możliwość włączenia gatunku w istniejący system jest znikoma, były powodem gwałtownych akcji przeciw drapieżnikom jako czynnikowi ograniczającemu. Nie uwzględniono przy tym faktu, że ponoszone koszty przekraczały zyski, a sztucznie utrzymane populacje były bardzo niestabilne i mało odporne na epizootcje, często dziesiątkujące ich stan liczebny. Przy próbach zwiększenia pogłowia zwierzyny drobnej i płowej należy kierować się znajomością ekosystemu, a nie tylko chęcią maksymalizacji produkcji. Stąd wypływa konieczność dokładnego poznania powiązań troficznych istniejących w danym środowisku i ustalania liczebności zwierzyny na poziomie określonym przez zasobność pokarmową i ilość schronień, presję drapieżników i ekonomiczny koszt zabiegów łowieckich.

We wszystkich rozważaniach pomijano także inny aspekt drapieżnictwa — wpływ na gryzonię. Jeżeli hipoteza Pearsona (patrz poprzedni rozdział) jest słuszna, to sztuczna redukcja drapieżników byłaby ciosem wymierzonym w rolnictwo. Jeżeli natomiast zwierzęta drapieżne nie odgrywają tak znaczącej roli w sterowaniu cyklicznymi zmianami, to jednak ich presja w okresach masowych pojawów ma znaczenie dla ochrony plonów. Bezpośrednie usuwanie z populacji osobników, a poprzez wyłów karmiących i ciężarnych samic — również likwidacja całych miotów, ogranicza straty wyrządzane w tym okresie przez gryzonię na uprawach. Przy dużych zagęszczeniach norników, gdy zbyt silnie eksploatowana roślinność nie odrasta lub gdy zwierzęta odżywiają się ziarnem, wyłów drapieżników może mieć bardzo istotne znaczenie. Często o dalszej rentowności upraw (np. lucerny) decyduje nieznaczne nawet obniżenie rozmiaru zniszczenia.

Wiele populacji drapieżników zostało silnie ograniczonych liczebnie, co nie pozwala im odgrywać takiej roli, do jakiej są predysponowane. Wydaje się, że należałoby dać im szansę ponownego włączenia się w ekosystemy, co byłoby z pożytkiem tak dla łowiectwa jak i rolnictwa.

Piśmiennictwo

- Aldous S. E., Kresting L. W. 1946 — The present status of moose on Isle Royale — Trans. N. Amer. Wildl. Conf. 11: 296—306.
- Alle W. C., Park O., Emerson A. E., Park T., Schmidt K. P. 1949 — Principles of animal ecology — Philadelphia, XII—837 pp.
- Anderson J. 1954 — The food of the Danish badger — Dan. Rev. Game Biol. 3: 1—76.
- Balser D. S., Dill H., Nelson H. K. 1968 — Effect of predator reduction on waterfowl nesting success — J. Wildl. Mgmt. 32: 669—682.
- Belyk V. J. 1967 — Materialy po zimnemu pitaniju jakutskogo kolonka — Trudy n-i Inst. Životn. Syria i Puš. 21: 48—53.
- Bengston S. A. 1971 — Hunting methods and choice of prey of Gyrfalcons *Falco ruscicolus* at Myvatn in northeast Iceland — Ibis, 113: 468—476.
- Beusekom C. F. Van, 1972 — Ecological isolation with respect to food between Sparrow-hawk and Goshawk — Ardea, 60: 72—96.

- Bezzel A. Wildner H. 1970 — Zur Ernährung bagerischer Uhus (*Bubo bubo*) — Vogelwelt, 91: 191—198.
- Bocheński Z. 1960 — Pokarm puchacza *Bubo bubo* L. w Pieninach — Acta Zool. Cracov. 5: 311—330.
- Bogucki Z. 1967 — O pokarmie puszczyka gnieźdzącego się w śródmieściu Poznania — Przegl. Zool. 11: 71—74.
- Bohnasack P. 1966 — Über die Ernährung der Schleiereule *Tyto alba*, insbesondere außerhalb der Brutzeit, in einem westholsteinischen Massenwechselgebiet der Feldmaus, *Microtus arvalis* — Corax, 1: 162—172.
- Borg K. 1970 — On mortality and reproduction of roe deer in Sweden during the period 1948—1969 — Viltrevy, 7: 121—149.
- Brown L. H. 1963 — Observation on East African birds of prey — E. Afric. Wildl. J. 1: 5—17.
- Brown L. H., Watson A. 1964 — The Golden Eagle in relation to its food supply — Ibis, 106: 78—100.
- Bubienik A. B. 1966 — Vliv rysa (*Lynx lynx* L.) a vilka (*Canis lupus* L.) na strukturu populaci srnči (*Capreolus capreolus* L.) a jeleni zvěře (*Cervus elaphus* L.) — Lynx, 6: 7—10.
- Cahil J. L. 1971 — Puma — Sierra Club Bull. — 56; 18—22.
- Cais L. 1963a — Badania nad składem pokarmowym kilku gatunków sów — Zesz. nauk UAM, Poznań, 4: 3—21.
- Cais L. 1963b — Materiały do fauny ssaków woj. rzeszowskiego — Zesz. nauk. UAM Poznań, 4: 22—40.
- Celcov-Bebutov A. M. 1970 — Pernatye chiščniki a ochotniče chozjaistvo — Trudy IX meždun. Kongr. Biologov-ochotovedov, 1969 M: 449—457.
- Celnokov F. G. 1970 — O vzaimootnošenijach piescov i detenyšej kotikov — Vopr. Geogr. Kamčatki, 6: 151—158.
- Charles G. 1966 — The state US. the Predator — Audobon Mag. 68: 436—442.
- Chesness R. A., Nelson M. M., Longley W. H. 1968 — The effect of predator removal on pheasant reproductive success — J. Wildl. Mgmt. 32: 683—697.
- Chitty D. 1938 — A laboratory study of pellet formation in the Short-eared Owl (*Asio flammeus*) — Proc. zool. Soc. A, London, 108: 267—287.
- Cowan I. Mc T. 1946 — Parasites, diseases, injuries and anomalies of the Columbian black tailed deer, *Odocoileus hemionus columbianus* (Richardson), in British Columbia — Canad J. Res. 24: 71—103.
- Czarnecki Z. 1956 — Obserwacje nad biologią sowy uszatej (*Asio otus* L.) — Pr. Kom. mat. przyr. Pozn. TPN, 18: 1—38.
- Czarnecki Z., Foksowicz T. 1954 — Obserwacje dotyczące składu pokarmu mysołowa zwyczajnego (*Buteo buteo* L.) — Ekol. Pol. A, 2: 477—484.
- Czarnecki Z., Gruszczyńska J., Smoleńska E. 1955 — Badania nad składem pokarmu płomykówki *Tyto alba guttata* (C.L.Br.) w latach 1950—1952 w województwie poznańskim — Pr. Kom. mat. przyr. Pozn. TPN, 16: 3—35.
- Černiavskij F. B. 1967 — O vzaimootnošenijach pesca i nekotoryh vidov tundrovych ptic — Zool. Ž. 46: 937—940.
- Day M. G. 1968 — Food habits of British stoats (*Mustela erminea*) and weasels (*Mustela nivalis*) — J. Zool. London, 155: 485—497.
- Dennis S. M. 1964 — Tales from dead lambs: results of a survey of lambing losses — J. Agric. West Aust. 5: 200—203.
- Dorst J. 1971 — Zanim zginie przyroda — Warszawa, 460 pp.
- Dwernychuk L. W., Boag D. A. 1972 — How vegetative cover protects duck nests from egg-eating birds — J. Wildl. Mgmt. 36: 955—958.
- Elton C. 1942 — Voles, mice and lemming — London, 496 pp.

- Errington P. L. 1934 — Vulnerability of bob-white populations — *Ecology*, 15: 110—128.
- Errington P. L. 1943 — An analysis of mink predation upon muskrats in North-Central United States — *Agric. exp. Sta. Iowa State Coll. Res. Bull.* 320: 797—924.
- Errington P. L. 1946 — Predation and vertebrate populations — *Q. Rev. Biol.* 21: 144—177, 221—245.
- Estes R. D., Goddard J. 1967 — Prey selection and hunting behaviour of the African wild dog — *J. Wildl. Mgmt.* 31: 52—70.
- Fairley J. S. 1969 — The fox as a pest of agriculture — *Irish Nat. J.* 16: 216—219.
- Fairley J. S. 1971 — The control of the fox *Vulpes vulpes* (L.) population in northern Ireland — *Sci. Proc. Roy. Dubl. Soc. B* 3: 43—47.
- Ferens 1953 — Puchacz *Bubo bubo* L. w Polsce, jego biologia i obyczaje — *Ochr. Przyr.* 21: 78—114.
- Foster J. B., Coe M. J. 1968 — The biomass of game animals in Nairobi National Park, 1960—1966 — *J. Zool.* 155: 413—425.
- Frank H. 1970 — Die Auswirkung von Raubwild — und Raubzeugminderung auf die Strecken von Hase, Fasan und Rebhuhn in einem Revier mit intensivster Landwirtschaftlicher Nutzung — *Trudy IX meždun. Kongr. Biologov-ochotovedov*, 1969 M: 472—479.
- Frankiewicz E. 1962 — *Lis* — Warszawa, 72 pp.
- Galushin V. M. 1970 — Ecological and economic effects of birds of prey in the central region of the European part of the USSR — *IUCN Publ. new Ser.* 17: 166—174.
- Glue B. E. 1967 — Prey taken by the Barn Owl in England and Wales — *Bird Study*, 14: 169—183.
- Glue B. E. 1972 — Bird prey taken by British owls — *Bird Study*, 19: 91—96.
- Goszczyński J. 1972 — Metody badania pokarmu drapieżnych ptaków i ssaków — *Wiad. Ekol.* 18: 360—374.
- Goszczyński J. 1974 — Studies on the food of foxes — *Acta theriol.* 19.
- Gusev V. M. 1952 — O značeni glubiny snežnogo pokrova dlja ptic pitajuščichsja myševidnymi gryzunami — *Zool. Ž.* 31: 471—474.
- Hagen Y. 1965 — The food, population fluctuations and ecology of the Long-eared Owl (*Asio otus* L.) in Norway — *Meddr. St. Viltunders.* 2: 1—43.
- Hagen Y. 1969 — Norske underskelser over arkomproduksjonen hos rovfugler og unglar satf i relasjon til smagna-gérbestanden des vekslinger — *Fauna (Norge)* 22: 73—126.
- Haglund B. 1968 — De fyra stora rovdjuren — *Kgl. skogs — och lantbruksakad. Tidsskr.* 107: 134—147.
- Harmata W. 1969 — Analiza pokarmu sowy uszatej, *Asio otus* (L.) z rezerwatu Łęczzak k. Raciborza w woj. opolskim — *Przeł. zool.* 13: 98—101.
- Hell P. 1967 — Príspevok k poznaniu vplyvu mechanizovanej rastlinnej výroby na populáciu užitočnej poľnej poľovnej zveri — *Acta zootecn.* 15: 145—158.
- Heptner V. G., Naumov N. P., Jurgenson B. P., Sludskij A. A., Čirkova A. F., Bannikov A. G. 1967 — *Mlekopitajušče Sovetskogo Sojuza* d. 2 — Moskva, 1004 pp.
- Hirst S. M. 1969 — Population in a Transvaal Lowveld Nature Reserve — *Zool. Afric.* 4: 199—230.
- Hornocker M. G. 1970 — An analysis of mountain lion predation upon male deer and elk in the Idaho primitive area — *Wildl. Monogr.* 21: 1—39.
- Jensen B. 1970 — Effect of a fox control programme on the bag of some other game species — *Trudy IX meždun. Kongr. Biologov-ochotovedov*, 1969 M: 480.

- Jönsson I., Schaar C. 1970 — Hornugglans *Asio otus* föde i Lund vintern 1969/70 — Vår Jägelvärd, 29: 303—304.
- Kolenosky G. B. 1972 — Wolf predation on wintering deer in east-central Ontario — J. Wildl. Mgmt. 36: 357—369.
- Korytin S. A. 1968 — Zimnaja ekologija lisicy v Kirovskoj oblasti — Bjull. MOIP, Biol. 73: 33—44.
- Krefting L. W. 1951 — What is the future of the Isle Royale moose herd? — Trans. N. Amer. Wildl. Conf. 16: 461—470.
- Kruuk H. 1967 — Competition for food between vultures in East Africa — Ardea, 55: 117—193.
- Kruuk H. 1970 — Interactions between populations of spotted hyaenas (*Crocuta crocuta* Erxleben) and their prey species — Oxford-Edinburgh: 359—374.
- Kruuk H., Turner M. 1967 — Comparative notes on predation by lion, leopard, cheetah and wild dog in the Serengeti area, East Africa — Mammalia, 31: 1—27.
- Kulczycki A. 1964 — Badania nad składem pokarmowym sów z Beskidu Niskiego — Acta zool. Cracov. 9: 530—559.
- Lack D. 1946 — Competition for food by birds of prey — J. Anim. Ecol. 15: 123—129.
- Lack D. 1954 — The natural regulation of animal numbers — Oxford, 343 pp.
- Lever R. J. A. 1959 — Diet of foxes since myxomatosis — J. Anim. Ecol. 28: 359—375.
- Linhart S. B., Robinson W. B. 1972 — Some relative carnivore densities in areas under sustained coyote control — J. Mammal. 53: 880—884.
- Lockie J. D. 1956 — After myxomatosis — Scott. Agric. 36: 65—69.
- Lutich S., Rusch D. H., Meslow E. Ch., Keith L. B. 1970 — Ecology of Red-tailed Hawk predation in Alberta — Ecology, 51: 190—203.
- MacInnes Ch. D., Misra R. 1972 — Predation on Canada goose nests at McConnel river, northwest territories — J. Wildl. Mgmt. 36: 414—422.
- Maher W. J. 1966 — Predations impact on penguins — Nat. History, 1: 42—51.
- Maher W. J. 1967 — Predation by weasels on the winter population of lemmings, Banks Island, Northwest territories — Canad. Fld. nat. 81: 248—250.
- McCabe R. A., Kozicky E. L. 1972 — A position on predator management — J. Wildl. Mgmt. 36: 382—394.
- Mech L. D., Franzel J. 1971 — Ecological studies of the timber wolf in northeastern Minnesota — N. centr. Forest exper. Sta. St. Paul. Minnesota: 1—62.
- Metzgar L. H. 1967 — An experimental comparison of Screech Owl predation on resident and transient white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) — J. Mammal. 48: 387—391.
- Mikkola H. 1970 — On the activity and food of the Pygmy Owl (*Glaucidium passerinum*) during breeding — Ornis Feen. 47: 10—14.
- Mičurin L. N. 1970 — Vlijanie volka na populacje dikovo serevnovo olenia na severe Srednej Sibirii — Trudy IX mezhdun. Kongr. Biologov-ochotovedov, 1969 M: 514—516.
- Mueller H. C., Berger D. D. 1970 — Prey preferences in the Sharp-skinned Hawk: the roles of sex, experience and motivation — Auk, 87: 452—457.
- Murie A. 1941 — Ecology of the Coyote in the Yellowstone — U.S. Dept. int. nat. Park Serv.: 1—206.
- Müller H. 1970 — Beiträge zur Biologie des Hermelins, *Mustela erminea* Linné 1758 — Säugetierk. Mitt. 18: 293—380.
- Myrberget S., Groven B., Myhre R. 1969 — Jervesporinger i jotunheimem — Fauna (Norge) 22: 237—252.

- Mysterund I. 1970 — Hypotheses concerning characteristic and causes of population movements in Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus* L.) — *Nytt Mag. Zool.* 18: 49—74.
- Nasimovič A. A. 1949 — Biologija laski na Kolskom polustrove v svjazi z konkurentnymi otnošeniami z gornostaem — *Zool. Ž.* 28: 31.
- Naumov N. P. 1961 — Ekologia zwierząt — Warszawa, 532 pp.
- Nekipelov N. V. 1966 — Osobennosti pitaniya chiščnych mlekopitajuščich opredelajuščie ich mesto v biocenozach i epizootologičeskoe značenie — *Izd. Irkutsk. n-i protivočumn. Inst. Sibirii i daln. Vost.* 26: 215—244.
- Nellis C. H., Keith L. B. 1968 — Hunting activities and success of lynxes in Alberta — *J. Wildl. Mgmt.* 32: 718—722.
- Nellis C. H., Wetmore S. P., Keith L. B. 1972 — Lynx — prey interactions in central Alberta — *J. Wildl. Mgmt.* 36: 320—329.
- Nikodem Z. 1972 — Analiza zrzutek sowich z terenu wideł rzeki Wisły i Wieprza — *Przegl. zool.* 16: 46—59.
- Novakova E., Hanzl R. 1968 — Contribution à la connaissance du rôle joué par le lynx dans les communautés sylvicoles — *J. Forest.* 2: 114—126.
- Ogle T. 1971 — Predator — prey relationship between coyotes and white tailed deer — *NW. Sci.* 45: 213—218.
- Pavlov M. P., Kiris I. B. 1956 — Pitaniye lisicy (*Vulpes vulpes* L.) v prijazovskich plavnijach Kubanii zaselonnych nutrej (*Myocastor coypus* Md.) — *Zool. Ž.* 35: 987—988.
- Pearson O. P. 1966 — The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance — *J. Anim. Ecol.* 35: 217—233.
- Pearson O. P. 1971 — Additional measurement of the impact of carnivores on Californian voles (*Microtus californicus*) — *J. Mammal.* 52: 41—49.
- Penney R. L., Lowry G. 1967 — Leopard seal predation on Adelie penguins — *Ecology*, 5: 878—882.
- Pielowski Z. 1971 — Badania nad zającem — *Łowiec Pol.* 6: 1393: 2—3.
- Pienaar U. de V. 1969 — Predator — prey relationships among the larger mammals of the Kruger National Park — *Koedoe (Pretoria)*, 12: 108—176.
- Pimlott D. H. 1967 — Wolf predation and ungulate populations — *Amer. Zoologist*, 7: 267—278.
- Pimlott D. H. 1970 — Predation and productivity of a game populations in North America — *Trudy IX meždun. Kongr. Biologov-ochotoviedov 1969 M:* 63—73.
- Pimlott D. H., Shannon J. A., Kolenosky G. B. 1969 — The ecology of the timber wolf in Algonquin Provincial Park — *Ontario Dept. Lands and Forest Research Rept.* 82, 92 pp.
- Pinowski J., Ryszkowski L. 1961 — Pokarm błotniaka stawowego (*Circus aeruginosus* L.) — *Ekol. Pol. B*, 7: 55—61.
- Pinowski J., Ryszkowski L. 1962 — The effect Buzzard's versatility as a predator — *British Birds*, 55: 470—475.
- Raczyński J., Ruprecht A. 1974 — The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets — *Acta ornithol.* 14: 1—14.
- Rausch R. A. 1969 — A summary of wolf studies in southcentral Alaska; 1957—1967 — *Trans. N. Amer. Wildl. Nature Res. Conf.* 34: 117—130.
- Rosenzweig M. L. 1966 — Community structure in sympatric carnivora — *J. Mammal.* 47: 602—612.
- Rudebeck G. 1950/1951 — The choice of prey and modes of hunting of predatory birds with special reference to their selective effect — *Oikos*, 2: 65—88, 3: 200—231.

- Ruprecht A. 1964 — Analiza składu pokarmu płożykówwki *Tyto alba guttata* (C. L. Br.) z Aleksandrowa Kuj., Ciechocinka i Raciążka w latach 1960—1961 — Zesz. nauk. UMK, Biol. 7: 45—66.
- Ruprecht A. 1971 — O składzie pokarmu płożykówwki (*Tyto alba guttata*) z Nie-szawy (woj. bydgoskie) — Przyr. Pol. zachod. 9: 72—78.
- Rusch D. H., Melsow C. E., Doerr P. D., Keith L. B. 1972 — Response of Great Horned Owl populations to changing prey densities — J. Wildl. Mgmt. 36: 282—297.
- Ryszkowski L., Wagner C. K., Goszczyński J., Truszkowski J. 1971 — Operation of predators in a forest and cultivated fields — Ann. zool. Fenn. 8: 160—168.
- Ryszkowski L., Goszczyński J., Truszkowski J., 1973 — Trophic relationships of the common vole in cultivated fields — Acta theriol. 18: 125—165.
- Rzebik-Kowalska B. 1972 — Badania nad pokarmem ssaków drapieżnych w Polsce — Acta zool. Cracov. 17: 415—506.
- Sabatos K., Sladek J. 1968 — Príspevek k poznaniu potravy dravcov a sov v bažantici počas mimoriadne tuhej zimy 1962—63 — Biológia (Bratislava), 23: 363—369.
- Saint-Girons M. Ch. 1968 — Analyse der fluctuations du regime de l'Effraie, *Tyto alba*, dans le department de la Somme Nord de la France, pendant une pullution de *Microtus arvalis* — Věst Čsl. Spol. zool. 32: 185—198.
- Sargeant A. B. 1972 — Red fox spatial characteristics in relation to waterfowl predation — J. Wildl. Mgmt. 36: 225—236.
- Saunders J. K. Jr. 1963 — Food, habits of the lynx in Newfoundland — J. Wildl. Mgmt. 27: 384—390.
- Schaffer E. 1938 — Ornithologische Ergebnisse zweier Forschungsreisen nach Tibet — J. Orn. 86: 1—349.
- Schaller G. B. 1972 — The endless race of life — Nat. History, 81: 38—43.
- Schnell G. D. 1968a — Differential habitat utilization by wintering Rough-legged and Red-tailed Hawks — Condor, 70: 373—377.
- Schnell J. H. 1968b — The limiting effects of natural predation on experimental cotton-rat populations — J. Wildl. Mgmt. 32: 698—711.
- Serafiński W. 1954 — Badania nad składem pokarmu puszczyka — Chrońmy Przyr. ojcz. 10: 40—49.
- Severcov S. A. 1951 — Problemy ekologii životnyh — Moskva, 169 pp.
- Shelford V. E. 1954 — The relation of Snowy Owl migration to the abundance of the collared leming — Auk, 62: 592—596.
- Šilova-Krasova C. A. 1951 — O pitanii borsuka v Buzyluskom boru — Zool. Ž. 30: 286—288.
- Simeonov S. 1971 — Vozrastov i polov sastav na njakoj grizaci v hranata na sovi — Annu. Univ. Sofia, 63: 1—8.
- Skoog P. 1970 — The food of the Swedish badger, *Meles meles* (L.) — Viltrevy, 7: 1—120.
- Skuratowicz W. 1950 — Badania nad składem pokarmu puszczyka (*Strix aluco* L.) w latach 1946—48 — Pr. Kom. mat. przyr. Pozn. TPN, 12: 1—10.
- Sludskij A. A. 1964 — Vzaimopomošč vo vremena ochot u chiščnikov različnyh vidov (adjutoryzm) — Zool. Ž. 43: 1205—1211.
- Smeenk C. 1972 — Ökologische Vergleiche zwischen Waldkauz *Strix aluco* und Waldohreule *Asio otus* — Ardea 60: 1—71.
- Sokołowski J. 1972 — Ptaki ziem polskich — Vol. II — Warszawa, 456 pp.
- Solomon M. E. 1949 — The natural control of animal population — J. Anim. Ecol. 18: 1—15.

- Southern H. N. 1970 — The natural control of a population of Tawny Owls (*Strix aluco*) — J. Zool. London, 162: 197—285.
- Southern H. N., Low V. P. W. 1968 — The pattern of distribution of prey and predation in Tawny Owl territories — J. Animal Ecol. 37: 75—97.
- Soviš B. 1967 — Prispevok k potravnej ekologii a populacnej dynamike lisky obyčajnej so zretolom na jej hospodarsky vyznam — Acta zootechn. 15: 159—171.
- Spalding D. J., Lesowski J. 1971 — Winter food of the cougar in South-central British Columbia — J. Wildl. Mgmt. 35: 378—381.
- Spittler H. 1972 — Über die Auswirkung der durch die Tollwut hervorgerufenen Reduzierung der Fuchs population auf den Niederwildbesatz in Nordrhein — Westf. Z. Jagdwiss, 18: 76—95.
- Starker L. A., Wolfe T. O. 1970 — Food habits of nesting Wedgetailed Eagles, *Aquila audax*, in south-eastern Australia — CSIRO Wildl. Res. 15: 1—17.
- Storer R. W. 1966 — Sexual dimorphism and food habits in three North American accipiters — Auk, 83: 423—436.
- Sulkava P. 1966 — Warpushan leka — Suom. luonto, 25: 81—86.
- Sumiński P. 1962a — Badania nad formą krajową żbika (*Felis silvestris*, Schreber) na tle jego rozmieszczenia geograficznego — Folia forest. Polon. 8: 5—81.
- Sumiński P. 1962b — Próba ustalenia hierarchii nisz siedliskowych naszych drapieżników, *Carnivora* — Przegl. zool. 6: 53—66.
- Sumiński P. 1966a — Borsuk — Warszawa, 80 pp.
- Sumiński P. 1966b — Ssaki drapieżne w Polsce ich znaczenie i przyszłość — Chrońmy Przyr. ojcz. 4: 14—26.
- Sumiński P. 1973 — Ryś — Warszawa, 125 pp.
- Thiollay J. M. 1968 — La pression de predation estivale du Busard Cendré *Circus pygargus* L. sur la population de *Microtus arvalis* en Vendée — Terre et la Vie, 114: 321—326.
- Thiollay J. M. 1969 — Essai sur les rapaces du midi de la France. Distribution — ecologie Hibou Grand Duc, *Bubo bubo* L. — Alauda, 37: 15—27.
- Tinbergen L. 1946 — De Sperwer als roofvijand van Zangvogels — Ardea, 34: 1—213.
- Tinbergen N., Impekovén M., Frank D. 1967 — An experiment on spacing-out as a defence against predation — Behaviour, 28: 307—321.
- Valverde J. A. 1957 — Notes ecologiques sur le lynx d'Espagne — Terre Vie, 1: 51—67.
- Voous K. H. 1969 — Predation potential in birds of prey from Surinam — Ardea, 57: 117—148.
- Wagner F. H., Stoddart L. 1972 — Influence of coyote predation on black-tailed jackrabbit populations in Utah — J. Wildl. Mgmt. 36: 329—342.
- Wagner G., Springer M. 1970 — Zur Ernährung des Uhus *Bubo bubo* in Oberengadin — Orn. Beob. 63: 77—94.
- Walker D. R. G. 1972 — Observations on a collection of weasels (*Mustela nivalis*) from estates in southwest Herfordshire — J. Zool. 166: 474—480.
- Wendland V. 1972 — Zur Biologie des Waldkauzes (*Strix aluco*) — Vogelwelt, 93: 81—91.
- Wilusz Z. 1958 — Z metodyki badań nad składem pokarmu niektórych ptaków drapieżnych — Ekol. Pol. B, 4: 269—276.
- Witkowski J. 1962 — Analiza pokarmu pustułki *Falco tinnunculus* gnieźdzącej się w mieście — Acta Univ. Wratisl. 3: 75—88.
- Wooler R. D., Triggs G. S. 1968 — Food of the Long-eared Owl in Invernesshire — Bird Study, 15: 164—166.

- Yalden D. W., Jones R. 1970 — The food of suburban Tawny Owls — *Naturalist*, 914: 87—90.
- Young J. 1972 — The Pheasant and the Sparrow-hawk — *Birds*, 4: 94—99.
- Zaleker V. L., Poluzadov N. B. 1967 — Zimnee pitanie sobolej raznovo pola i vozrasta — *Trudy n-i Inst. Životn. Syria i Puš.* 21: 25—33.
- Zykova L. J. 1967 — Materiały po ekologii, dynamike čislennosti i vzaimootnošenijam zajca-belaka, lisicy i rysi v Okskom zapovednike — *Trudy Oksk. gos. Zapov.* 7: 32—54.

Summary

An estimate is given in this paper, on the basis of more recent data in literature, of the effect of predators on populations of their prey.

A discussion is given of some of the factors affecting the choice of prey by predator. A review of studies on the composition of the food of predators shows that there is a close relation between the size of the predator and the size of its victims. The potential character of a predatory way of life is determined by morphological characters, which in turn influence the hunting strategy characteristic of the species. Predators are able to choose from among several species of prey within the habitat in which they live, but it would appear that preference for a given prey depends to some degree on the latter's accessibility (chiefly the numbers available) (Fig. 1).

The extent of the pressure (ratio of number removed to those potentially accessible) of large predators on wild ungulates varies from approximately 3—4 to 13—17% (Tab. I). In some biotopes in which the numbers of predators are extremely limited, pressure on prey and the participation of the predator in total mortality of the prey are minimal, and the effect of predatory activities on bird populations is similar. It is only in the case of nests that reduction may become greater, but a high mortality rate among clutches of eggs is in general characteristic of birds (Lack 1954). Great difference in the level of pressure are characteristic of predators feeding on small mammals, the populations of which are subject to cyclic variations (Tab. I).

It is of course obvious that not only pressure characterizes the whole of the relations between predator and prey; in fact the selective activities of predators are of far greater importance, and may be manifested in the form of significant effect of the predator on:

a. Given age groups of the populations of its prey (Tab. II). Pressure is usually concentrated on extreme age groups (either young or old individuals), and such situations are frequent among predators feeding on ungulates (Tab. II). The concentration of predatory activities on young individuals is very often due to a poor state of health, to the young animal having been deserted by its mother, etc. In the case of populations of predators feeding on rodents it is more the numbers in the given group than age which is the factor defining hunting intensity, although this depends on the predator's biology (Fig. 2 and 3).

b. One of the sexes of its prey. In populations of ungulates it is most often the weaker females which fall victim to predators. The amount of data available on the effect of predators on individuals of the given sex in the case of rodents is too small to permit of drawing conclusions.

c. Ill, parasitized, starving individuals etc. The majority of authors agree that the pressure of predators is concentrated on this particular class, and they emphasise the sanitary role of predators in the populations of their prey (Tab. III).

d. Migrating or stray individuals. Field observations and experiments in enclosures confirm the importance of a knowledge of the habitat as a protective factor.

Many controversial opinions have arisen in relation to the problem of predators and domestic and game animals. A review of data in literature on the effect of predatory birds and mammals on domestic animals indicate that the damage done is often of no economic importance.

Predators considered by man as competitors, as feeding on game animals, have been the object of numerous attempts at reducing their numbers, and the increase in ungulate populations directly after predators had been liquidated appeared to provide justification for such undertakings. It has proved, however, that predators form a very important factor limiting the numbers of the animals they prey on and that after the predators had been killed the populations of their prey, after a period of sudden increase, decreased as the result of destruction of the habitat, starvation and epizooties. The numerous studies made recently on the extent of pressure on game animals have shown that the reduction is only slight. The limiting effect of predators consists in their selective activities in relation to certain groups in the population. By preying on weaker, diseased or physically defective animals the predators additionally raise the state of the population's health, preventing epizooties and freeing the herd of the less valuable animals. At the present time the majority of researchers incline to the opinion that predators form an integrating factor in ecosystems, favouring stabilization of their prey on a level which ensures that man is able to obtain the maximum benefits from game animals. It is recommended that a certain number of predators should be maintained among ungulate populations as it has been found that such populations are characterized by increased natality when predators are present, this forming a manifestation of compensatory reaction on the part of their prey. The results of economic studies also provide support for this attitude to predators. As a rule the costs involved in control of predators far exceed the benefits obtained from liquidation of these animals.

Large predators, in cases where their numbers have not been greatly limited, may keep numbers of their prey within limits preventing increase in density, which in itself is dangerous to the victim population. Their regulating effect (by direct removal of a certain part of the population and selective action on certain groups) is reduced to maintaining a state of dynamic balance between prey and predator. It would appear that such regulating influence is possible if the reproductive potential of the predator is not grossly disproportionate to the natality of its prey.

Predators feeding on populations of their prey which are subject to periodical fluctuations are not able to prevent mass appearances, although they may influence the frequency and numbers of such occurrence. The role of predators in such populations is not clear and further studies are required to solve this problem. These predators, by directly removing rodents, reduce the extent of damage done in the biocenoses of cultivated fields when rodents occur in very large numbers.