

Bogumiła Jędrzejewska
Włodzimierz Jędrzejewski
Zakład Badania Ssaków PAN
17-230 Białowieża

Drapieżniki a populacje gryzoni: problem selektywnego wyłowu

Predators and rodent populations
— the problem of selective removal

1. Wstęp

Hipoteza o nielosowym wyborze ofiar przez drapieżniki postawiona przez Erringtona (1956) do dziś nie została jednoznacznie zweryfikowana empirycznie. Badacze układów drapieżca—ofiara w świecie kręgowców (głównie ptaków i ssaków) stają przed dylematami braku odpowiednich metod, trudności z uniknięciem zbyt wielu założeń wstępnych, a niekiedy też wieloznaczności wyników.

Niniejszy artykuł stanowi przegląd prób sprawdzenia, czy istnieje selektywne drapieżnictwo w stosunku do gryzoni, stanowiących podstawowy pokarm wielkiej liczby średnich i małych drapieżników (ptaków i ssaków) w Holarktyce (King 1985, Person 1985). Nie będziemy rozpatrywać wielkości presji i jej istotności w regulowaniu liczebności populacji gryzoni, co jest osobnym problemem, a tylko zagadnienie selektywności w działaniu drapieżników, tzn. sytuacje, gdy rozkład częstości danej cechy (płeć, wiek, ciężar, zdrowotność i in.) wśród osobników złowionych przez drapieżcę różni się istotnie od rozkładu dla całej populacji ofiary.

2. W poszukiwaniu metody: obserwacja w terenie czy manipulacja w laboratorium?

Na rozwoju ekologii drapieżnictwa bardzo zaważyła ta sama konieczność metodycznych uproszczeń, która leży u podstaw klasycznego modelu teoretycznego Lotki-Volterry, tzn. przyjęcie, że świat drapieżników i ich ofiar składa się z izolowanych mikrokosmosów: jeden gatunek drapieżcy—jeden gatunek ofiary, żyjących własnym życiem i zależnych tylko od siebie. Późniejsze rozwinięcia tej teorii polegały głównie na dodawaniu elementów i komplikowaniu wzajemnych interakcji (Holling 1959a, 1959b). W większości terenowych i laboratoryjnych badań ekologicznych poddawano mniej lub bardziej szczegółowej analizie także wyizolowane pary, np. norki amerykańskie (*Mustela vison* Schreber, 1777) — pizmaka *Ondatra zibethicus* (Linnaeus, 1766) (Errington 1963), gronostaja (*Mustela erminea* Linnaeus, 1758) — karczownika *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758) (Delattre 1983) i innych, albo też układ jeden drapieżnik i zespół ofiar, np. łasicy — sikor *Parus* ssp.

(Dunn 1977), puszczyka *Strix aluco* Linnaeus, 1758 — gryzoni leśnych (Southern i Lowe 1968, 1982), gronostaja — gryzoni (Erlinge 1983). Rzadziej znaleźć można sytuację odwrotną, tzn. analizę wpływu zespołu drapieżników na populację jednego gatunku ofiary, np. ptaki drapieżne i *Microtus townsendii* (Bachman, 1839) (Boonstra 1977, Beacham 1979), ssaki drapieżne i *Microtus californicus* (Peale, 1848) (Pearson 1966), zespół ptaków i ssaków drapieżnych i nornik polny *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) (Ryszkowski i in. 1973, Goszczyński 1977), przy czym wszystkie drapieżniki traktowane były niekiedy jako jeden „czynnik” bez podziału na gatunki (Pearson 1966, Boonstra 1977, Beacham 1979).

Takie samo podejście charakterystyczne było dla wszystkich prac nad selektywnością drapieżnictwa i w rzeczy samej wielu z wymienionych do tej pory badaczy stawiało także lub przede wszystkim i to pytanie — czy ofiary wyjmowane są losowo. Selektowny wyłów — jeśliby istniał — miałby duży wpływ na kształt i przebieg procesów populacyjnych (rozdród, migracja, stosunek płci, struktura wiekowa i in.).

W poszukiwaniu odpowiedzi na tak postawione pytanie stosowano generalnie dwa różne i nie mające punktów stykowych sposoby badania: prace terenowe i eksperymenty laboratoryjne bądź wivaryjne. W pracach terenowych, bardzo opornych nie tylko na próby kontrolowania, ale i określenia wszystkich działających zmiennych, dominowała metoda porównania dwu prób pochodzących z tej samej populacji gryzoni: jedna reprezentowała ofiary zjedzone przez drapieżniki (identyfikacja na podstawie wypluwek i kału), natomiast druga próba pochodziła z odłowów przeprowadzanych różnymi rodzajami pułapek i mówiła o stanie populacji żyjącej na danym terenie. Niekiedy przy okazji odłowów stosowano indywidualne znakowanie dużej liczby potencjalnych ofiar (kolczykami, obrączkami lub radionadajnikami), aby w materiale wypluwkowym i kale lub w miejscach schwytania ofiary przez drapieżnika znajdować nałożone znaczki (Southern i Lowe 1968, 1982, Christian 1975, Boonstra 1977, Beacham 1979, Madison 1979).

Metoda takiego porównania niesie kilka poważnych niebezpieczeństw, z których część była dyskutowana przez samych autorów. Są to:

1. Brak informacji, na ile próba pobrana przy użyciu pułapek odzwierciedla stan faktyczny. Nie tylko do każdego typu pułapki jest chwyтана nieco inna frakcja osobników (Pucek i in. 1969), ale także we wszystkie rodzaje pułapek łowią się tylko takie gryzonie, które już rozpoczęły życie pozagniazdowe (Gliwicz 1970).

2. Nieznajomość błędu, jaki niesie oznaczanie struktury wiekowej i wagowej populacji ofiar na podstawie szczątków z kału i wypluwek różnych gatunków drapieżników. Im młodsza ofiara, tym dokładniej strawiona (Raczyński i Ruprecht 1974). Im bardziej syty drapieżnik, tym mniej zjada ze schwytanej zdobyczy oraz słabiej ją trawi itd.

3. Niewielka ilość informacji uzyskiwana z takiego porównania. Jeśli nie znakowano ofiar kolczykami, to praktycznie jedynymi porównywalnymi cechami były gatunek oraz z mniejszą dokładnością wiek, wielkość i płeć. O statusie socjalnym, stanie rozrodczym, itd. praktycznie nie można było wnioskować. Kolczyki zwiększały ilość informacji o poszczególnych osobnikach schwytanych przez drapieżniki, ale odzyskiwalność ich była często tak mała (1—2% w pracach Boonstry 1977 oraz Beachama 1979), że uniemożliwiała wiarygodną analizę statystyczną.

4. Większość tego rodzaju badań była robiona w układach bardzo zmienionych przez człowieka. Teren badań Boonstry (1977) i Beachama (1979) był regularnie „oczyszczany” z drapieżników czworonożnych ze względu na sąsiadujący z nim rezerwat ptaków wodnych. Na powierzchni badań Pearsona (1966) w Kalifornii głównymi drapieżcami były dziczące koty domowe *Felis catus*. Obiektem prac Christiana (1975) były koty żyjące i karmione na farmie, które uzupełniały swój pokarm nornikami *Microtus pennsylvanicus* (Ord, 1815) z okolicznych łąk.

Badania terenowe nie dały pewnego potwierdzenia lub obalenia hipotezy o nielosowym drapieżnictwie, ani tym bardziej precyzyjnej charakterystyki jego wpływu na populacje ofiar. Ryszkowski i in. (1973) stwierdzili, że ponad 80% norników polnych przynoszonych do gniazd przez myszołowy *Buteo buteo* (Linnaeus, 1758) jako pokarm dla młodych, to osobniki ważące powyżej 20 g, których udział w populacji nie przekracza 40%. Boonstra (1977) i Beacham (1979) badający drapieżnictwo na populacji *Microtus townsendii*, Saint Girons (1973) badająca pokarm kilku gatunków sów oraz Christian (1975) analizujący strukturę wiekową i stosunek płci *M. pennsylvanicus* łowionych przez koty stwierdzili, że drapieżniki wybierają ofiary prawdopodobnie proporcjonalnie do ich obfitości w środowisku. O nieznacznej, względnej przewadze jakiejś klasy osobników w pokarmie drapieżników w niektórych podanych pracach ich autorzy nie byli w stanie powiedzieć, czy nie wynika ona ze sztucznego obniżenia liczebności tejże klasy w próbie pobranej przez pułapki. Jedynie Goszczyński (1977) analizując pokarm kilku gatunków drapieżników udowodnił ich selektywną presję na populację nornika polnego. Dane te przeanalizujemy dokładnie poniżej.

W drugim nurcie badań nad nielosowym drapieżnictwem (dociekaniami opartych na eksperymentach) pytanie stawiane było bardzo konkretnie, np.: czy „migranty” myszy i norników są łatwiej, niż osobniki osiadłe, chwytane przez sowy (Metzgar 1967, Ambrose 1972, Smirin 1975), gronostaja (Jamison 1975) lub łasicę (Jędrzejewska nie publ.); czy samice w rui „zwabiają” nie tylko samce własnego gatunku, ale i drapieżnika — łasica i *Peromyscus maniculatus* (Wagner, 1845), Cushing 1985; czy wysoki status socjalny osobników zwiększa ich bezpieczeństwo (Roberts i Wolfe 1974). Dociekania nad zwięks-

szoną podatnością gryzoni na skutek chorób czy złego stanu fizjologicznego były sporadyczne (Smith 1978 — gronostaj i *Peromyscus maniculatus* zarazone pasożytem *Cuterebra approximata*).

W układach eksperymentalnych większość zmiennych mogła być kontrolowana. Można było policzyć nie tylko dokładny stosunek liczby ofiar schwytanych do liczby ofiar obecnych, ale także pomierzyć czas polowania na ofiary różnych kategorii i ująć ilościowo różnice w ich zachowaniu w obecności drapieżnika (Jamison 1975, Smith 1978, Nams 1981, Cushing 1985).

Wady takich eksperymentów były następujące: (1) eksperymenty odbywały się w mniej lub bardziej sztucznych warunkach; (2) dobór ofiar dokonywany był przez badacza, on nadawał im cechy, o jakich sądził, że noszą je w naturze, np. wszystkie eksperymenty z „migrantami” (transients) uwzględniały tylko jedną ich cechę — nieznaną terenu; (3) wykorzystywano w nich często jednego osobnika drapieżcy zwykle oswojonego, zakładając brak zróżnicowania indywidualnego (Metzgar 1967, Ambrose 1972, Roberts i Wolfe 1974, Smith 1978).

Badania eksperymentalne, w przeciwieństwie do prac terenowych, zwykle wyraźnie potwierdzały nielosowy wybór ofiar przez drapieżniki, ale ekstrapolowanie tych wyników na układy naturalne jest bardzo trudne.

3. Przyczyny nielosowej presji

Pomimo wszystkich ograniczeń, jakimi obciążone są wyniki omawianych badań terenowych i laboratoryjnych bądź zagrodowych, w sumie mówią one wiele o nielosowym wyłowieniu. Pokazują, że jest to proces dynamiczny, bardzo zmienny w czasie i przestrzeni i zależny od wielkiej liczby czynników, z których tylko część została zidentyfikowana. Wyróżnić można dwa poziomy selektywnego wyłowienia, choć w naturze często trudno je rozdzielić. Pierwszy to wybór określonych gatunków z całego zespołu drobnych gryzoni, drugi to zwiększona presja na pewne klasy (kategorie) osobników w ramach populacji ofiar jednego lub więcej gatunków. Wśród mechanizmów nielosowego wyłowienia można wymienić następujące.

1. Specyfika sposobów polowań drapieżników. Nie ma chyba gatunku holarktycznego ssaka lub ptaka drapieżnego, który nie miałby w swoim menu gryzoni (np. przegląd udziału *Microtus* w diecie drapieżników od łasicy do niedźwiedzia — Pearson 1985), a dla kilkunastu gatunków (np. łasica, gronostaj, kuna, lis, puszczyk, myszołów i in.) drobne gryzonie stanowią główny lub jeden z głównych pokarmów. Behawioralne zróżnicowanie sposobów polowań umożliwia koegzystencję wielu gatunków drapieżników na jednym terenie. Przypuszczalnie każ-

dy gatunek łowi ofiary (gryzonie) nielosowo i każdy nieco inną frakcją. Młode gryzonie siedzące jeszcze w gnieździe są łatwą zdobyczą łasicy, gronostaja oraz borsuka *Meles meles* (Linnaeus, 1758) i lisa *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) (Fitzgerald 1977, Goszczyński 1977), są natomiast niedostępne dla sów i dziennych ptaków drapieżnych (Saint Girons 1973, Goszczyński 1983). Drapieżniki lokalizujące ofiary za pomocą węchu (większość ssaków) mogą np. z większym nasileniem niż ptaki drapieżne łowić samice w rui.

Goszczyński (1977) analizował strukturę wielkości norników polnych chwypanych przez sześć (z czternastu) gatunków drapieżników bytujących w agrocenozach (Turew, Wielkopolska). Wśród norników zjadanych przez borsuki dominowały osobniki o masie ciała do 5 g (młode żyjące w gniazdach). W pokarmie lisa i kun *Martes martes* (Linnaeus, 1758) i *M. foina* (Erxleben, 1777) największy udział miały norniki o ma-

	Asio otus	Tyto alba	Strix aluco	Martes sp.	Vulpes vulpes	Meles meles
Asio otus	*	●	●	●	●	●
Tyto alba	.96	*	●	●	●	●
Strix aluco	.92	.95	*	●	●	●
Martes sp.	.55	.61	.47	*	●	●
Vulpes vulpes	.42	.50	.34	.95	*	●
Meles meles	.01	.02	.01	.05	.26	*

Rys. 1. Wskaźniki podobieństwa wielkości norników polnych *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) łowionych przez sześć gatunków drapieżników w agrocenozach Polski zachodniej (dane przeliczone z pracy Goszczyńskiego, 1977; rys. 3, wg podziału ofiar na 6 klas wagowych). Liczby oznaczają wartości wskaźnika Pianki (Pianka 1973), który przyjmuje wartości od 0 (całkowita separacja) do 1 (identyczność użytkowanych zasobów). Koła są graficznym przedstawieniem odpowiednich wartości liczbowych

Similarity indices of the size of common vole *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) taken by six species of predators inhabiting agrocenoses in Western Poland (calculated from Goszczyński 1977; Fig. 3, prey distributed in 6 weight classes). Numbers are Pianka's indices (Pianka 1973) which range from 0 (complete separation) to 1 (identity of resources utilized). Filled circles show graphically the relevant figures

sie 6—15 g. Płomykówka *Tyto alba* (Scopoli, 1769), sowa uszata *Asio otus* (Linnaeus, 1758) i puszczyk najczęściej łowiły norniki o masie 16—25 g. Dane te wskazują, że drapieżniki eksploatujące tę samą populację ofiary w dużym stopniu „rozmijają się” dzięki wykorzystywaniu różnych kategorii osobników (rys. 1).

2. Nielosowa penetracja środowiska w mikro- i makroskali przez drapieżniki. N a m s (1981) wykazał, że przewaga *Clethrionomys* w diecie gronostaja wynika z intensywniejszej penetracji takich mikrośrodków, które preferuje *Clethrionomys*. Równie liczne *Peromyscus* były z tego powodu chwywane rzadziej. S o u t h e r n i L o w e (1968, 1982) badający pokarm puszczyka odkryli, że przewaga myszy zaroślowej *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) w diecie tej sowy wynikała z polowania głównie w takich mikrośrodkach, które są typowe dla myszy zaroślowej (odkryte, nie zakrzewione dno lasu).

G o s z c z y ń s k i (1985) udowodnił związek fizjografii krajobrazu z nasileniem presji drapieżcy. Przyłeśne fragmenty pól były poddane znacznie intensywniejszej penetracji drapieżników niż miejsca oddalone od lasów śródpólnych.

3. Różnice w podatności ofiar na schwytanie przez drapieżniki. W toku życia każdego osobnika jest wiele okresów, kiedy jest on bardziej niż w innych wystawiony na niebezpieczeństwo schwytania. Młode przebywające w gnieździe padają ofiarą borsuków, lisów i dzików (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758), które rozkopują nory oraz łasic, które penetrują podziemne korytarze gryzoni (G o s z c z y ń s k i 1983). Osobniki migrujące mogą być narażone bardziej niż osiadłe na ataki sów i dziennych ptaków drapieżnych (M e t z g a r 1967, A m b r o s e 1972, S m i r i n 1975) oraz łasicy i gronostaja (J a m i s o n 1975, Jędrzejewska nie publ.). Przypisywane jest to nieznanomości terenu i większej ruchliwości migrantów. Samice w rui są łatwiej niż inne wykrywane przez drapieżniki posługujące się węchem (np. przez łasice — por. C u s h i n g 1985). Podobny może być mechanizm większej podatności *Peromyscus maniculatus* będących nosicielami kilku larw pasożyta *Cuterebra*. S m i t h (1978) przypisywał fakt szybkiego ich znajdowania przez gronostaja zapachowi wydostającemu się przez otwory respiracyjne wygryzane przez pasożyta w skórze żywiciela. Jednak gryzonie zarażone tylko jedną larwą były dzięki swej mniejszej ruchliwości i aktywności trudniej wykrywalne dla drapieżnika niż osobniki zdrowe (S m i t h 1978). Wysoki status socjalny może nieść niebezpieczeństwo większej presji ze strony drapieżników polujących przez czatowanie przy norach, np. kota (R o b e r t s i W o l f e 1974).

Również jakość środowiska może mieć wpływ na poziom drapieżnictwa wobec żyjących w nim gryzoni. Osobniki żyjące w środowiskach suboptymalnych lub nieodpowiednich wydają się być bardziej narażone

na drapieżnictwo niż te, które zasiedlają środowiska optymalne (Erington 1963, Madison 1979).

4. Preferencje i awersje smakowe. Sfera preferencji i niechęci smakowych drapieżników jest najmniej poznana. Udokumentowane jest jedynie unikanie ryjówkowatych przez ssaki drapieżne, np. lisa (Macdonald 1977) i łasicę (Erlinge i in. 1974), a zjadanie ich, w dużych ilościach, przez ptaki drapieżne, np. puszczyka (Jędrzejewski i in. w druku). Trudno jest jednak zdecydowanie powiedzieć, czego zwierzęta tylko nie lubią, a co jest dla nich nieodpowiednim czy wręcz szkodliwym pokarmem.

Wymienione czynniki (tzn. zespół zachowań łowieckich typowy dla gatunku drapieżcy, nielosowa penetracja terenu przez drapieżniki i zróżnicowana podatność ofiar) powodują nielosowy wyłów, który można by nazwać selektywnością bierną. Stanowi ona dopiero predyspozycję do rozwinięcia selekcji aktywnej, czyli specjalizacji (wskutek uczenia się) w zdobywaniu ofiary łatwiejszej, lepszej, wyżej niż inne wynagradzającej wysiłek łowiecki. W naturze ten proces zachodzi bez wątplenia stale. W klimatach strefy umiarkowanej z silnie zaznaczoną sezonowością nowe rodzaje potencjalnego pokarmu pojawiają się nagle i masowo, np. ptaki migrujące, lęgi ptasie, nowe pokolenia gryzoni i in. W takich warunkach szybkie „zauważenie” obfitszej i łatwiejszej zdobyczy i następnie aktywne jej preferowanie powinno być bardziej opłacalne niż konserwatywne trwanie przy niezmiennych źródłach pokarmu. Wiele jest dowodów pośrednich na aktywną selektywność drapieżników opartą na uczeniu się. Powszechne rozwieszanie budek lęgowych w lasach i ogrodach Europy spowodowało, że w krótkim czasie drapieżniki odkrywały nowe źródło pokarmu i powodowały znaczne straty w lęgach ptaków (por. Dunn 1977).

Bezpośrednich jednak danych na temat aktywnej selekcji jest niewiele. Jędrzejewska (nie publ.) w eksperymentach wiwaryjnych z łasicami i nornicami rudymi *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) wykazała zmienność reakcji tych drapieżników na „migranty” dopuszczane do populacji osobników osiadłych. Trzy z pięciu testowanych łasic chwyciły „migranty” częściej niż wynikałoby to z ich udziału w liczbie potencjalnych ofiar, ale dni z „migrantami” i bez nich w zdobyczy były przemieszane losowo. Wywnioskowano z tego, że miała miejsce jedynie bierna selektywność, warunkowana większą podatnością na schwytanie nie znających terenu nowych nornic. Pozostałe dwie łasice aktywnie preferowały „migranty” i łowiły je regularnie do końca trwającego kilkanaście dni eksperymentu.

Brak jednak danych na temat aktywnej selekcji w warunkach naturalnych, choć wiele jest na ten temat domysłów i hipotez, zakładających nawet długoterminowe (przez rok i dłużej) zapamiętywanie przez drapieżnika przestrzennego rozmieszczenia ofiary (Sonerud 1985).

4. Konsekwencje nielosowego wyłowu dla populacji ofiar — pytania bez odpowiedzi

Z przedstawionych powyżej wyników prac nad selektywnością drapieżnictwa w stosunku do gryzoni widać, że trudno znaleźć gatunek drapieżników, który wybierałby ofiary losowo. Śmiertelność losową mogą powodować głównie czynniki abiotyczne: mróz, powódź, susza i in. Następne wobec tego pytanie, jakie należy zadać, brzmi: czy selektywność w działaniu drapieżników ma ważne konsekwencje dla populacji ofiar?

Potrzeba wiarygodnych informacji na ten temat staje się nagląca. Słowa P e a r s o n a (1985; s. 537) dotyczące rodzaju *Microtus* można odnieść do większości rodzajów drobnych gryzoni:

„Zaczynamy już wychodzić z epoki doniesień na temat zawartości wypluwek sów (w których *Microtus* często dominuje), ale dalecy jesteśmy jeszcze od poznania, jakie grupy osobników w populacjach norników są najbardziej podatne na schwytanie przez jakie drapieżniki, jaka jest presja różnych drapieżników przy różnych zagęszczeniach nornika w różnych środowiskach i różnych sezonach oraz jak norniki przystosowały się zarówno na poziomie osobnika jak i systemu socjalnego do tego, co okazuje się być niezwykle wysoką w świecie ssaków podatnością na drapieżnictwo” (tłum. autorów).

Przeprowadzone dotychczas badania nie dostarczają odpowiedzi na te pytania. Załedwie zarysowują kierunki dalszych poszukiwań. Wiele prac wskazuje jednak wyraźnie, że drapieżniki mogą być bardzo ważnym czynnikiem regulującym liczebność i strukturę populacji ofiar. Pionierskie eksperymenty terenowe manipulujące drapieżnictwem na wolno żyjącej populacji nornika burego *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761) wskazują na drapieżniki jako główny czynnik modyfikujący liczebność populacji (E r l i n g e 1987).

Do wykrycia dalszych, subtelniejszych mechanizmów wzajemnych odniesień w układzie drapieżca—ofiara potrzebne są zarówno nowe idee, jak i nowe metody w badaniach nad ekologią gryzoni i ekologią drapieżników. Te dwa kierunki, z wyjątkiem klasycznych oszacowań ilościowych presji (R y s z k o w s k i i in. 1973, E r l i n g e i in. 1983), szły jak dotąd oddzielnymi drogami, nie spotykając się prawie wcale. Zupełnie więc inaczej, niż prawdziwy drapieżnik i prawdziwy mały gryzoń.

Jesteśmy wdzięczni pp. prof. Z. Puckowi, doc. J. Goszczyńskiemu i dr E. Rajskiej-Jurgiel za krytyczne uwagi i dyskusję nad pierwszą wersją pracy.

Piśmiennictwo

- Ambrose H. W. 1972 — Effect of habitat familiarity and toe-clipping on rate of owl predation in *Microtus pennsylvanicus* — J. Mammal. 53: 909—912.
- Beacham T. D. 1979 — Selectivity of avian predation in declining populations of the vole *Microtus townsendii* — Can. J. Zool. 57: 1767—1772.
- Boonstra R. 1977 — Predation on *Microtus townsendii* populations: impact and vulnerability — Can. J. Zool. 55: 1631—1643.
- Christian D. P. 1975 — Vulnerability of meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, to predation by domestic cats — Am. Midl. Nat. 93: 498—502.
- Cushing B. S. 1985 — Estrous mice and vulnerability to weasel predation — Ecology, 66: 1976—1978.
- Delattre P. 1983 — Density of weasel (*Mustela nivalis* L.) and stoat (*Mustela erminea* L.) in relation to water vole abundance — Acta zool. fenn. 174: 221—222.
- Dunn E. 1977 — Predation by weasels (*Mustela nivalis*) on breeding tits (*Parus* ssp.) in relation to the density of tits and rodents — J. anim. Ecol. 46: 633—652.
- Erlinge S. 1975 — Feeding habits of the weasel *Mustela nivalis* in relation to prey abundance — Oikos, 26: 378—384.
- Erlinge S. 1983 — Demography and dynamics of a stoat *Mustela erminea* population in a diverse community of vertebrates — J. anim. Ecol. 52: 705—726.
- Erlinge S. 1987 — Predation and noncyclicality in a microtine population in southern Sweden — Oikos, 50: 347—352.
- Erlinge S., Göransson G., Hansson L., Hogstéd t G., Liberg O., Nilsson I. N., Nilsson T., Schantz T. von, Sylvén M. 1983 — Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden — Oikos, 40: 36—52.
- Erlinge S., Jonsson B., Willstedt H. 1974 — Jaktbeteende och bytesval hos smavesslan — Fauna Flora (Stockh.), 69: 95—101.
- Errington P. L. 1956 — Factors limiting higher vertebrate populations — Science, 124: 304—307.
- Errington P. L. 1963 — Muskrat populations — Iowa State Univ. Press, ss. 665.
- Fitzgerald B. M. 1977 — Weasel predation on a cyclic population of the montane vole (*Microtus montanus*) in California — J. anim. Ecol. 46: 367—397.
- Gliwicz J. 1970 — Relations between trappability and age of individuals in a population of the bank vole — Acta theriol. 15: 15—23.
- Goszczyński J. 1977 — Connections between predatory birds and mammals and their prey — Acta theriol. 22: 399—430.
- Goszczyński J. 1983 — Predators (W: Ecology of the bank vole. Red. K. Petruszewicz) — Acta theriol. 28, Suppl. 1: 49—54.
- Goszczyński J. 1985 — Wpływ strukturalnego różnicowania krajobrazu ekologicznego na przebieg reakcji drapieżnik—ofiara — Wydawnictwa SGGW-AR, Warszawa, ss. 80.
- Holling C. S. 1959a — The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly — Can. Entomol. 91: 293—320.
- Holling C. S. 1959b — Some characteristics of simple types of predation and parasitism — Can. Entomol. 91: 385—398.
- Jamison V. C. 1975 — Relative susceptibility of resident and transient *Peromyscus* subjected to weasel predation — M. A. thesis, Univ. Montana.

- Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Szymura A. (w druku) — Food niche overlaps in a winter community of predators in the Białowieża Primeval Forest, Poland — *Trans. Int. Congr. Game Biol.* 18.
- King C. M. 1980 — The weasel *Mustela nivalis* and its prey in an English woodland — *J. anim. Ecol.* 49: 127—159.
- King C. M. 1985 — Interactions between woodland rodents and their predators (W: The ecology of woodland rodents bank voles and wood mice. Red. J. R. Flowerdew, J. Gurnell, J. H. W. Gipps) — *Sym. Zool. Soc. Lond.* 55: 219—247.
- Macdonald D. W. 1977 — On food preference in the red fox — *Mammal Rev.* 7: 7—23.
- Madison D. M. 1979 — Impact of spacing behavior and predation on population growth in meadow voles (W: Proceedings of the Third Eastern Pine and Meadow Vole Symposium. Red. R. E. Byers) — New Paltz, New York, 20—29.
- 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.
- Nams V. 1981 — Prey selection mechanisms of the ermine (*Mustela erminea*) (W: The Worldwide Furbearer Conference Proceedings. Red. J. A. Chapman, D. Pursley) — R. R. Donnelly and Sons Co., Falls Church, Virginia, 861—882.
- Pearson O. P. 1966 — The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance — *J. anim. Ecol.* 35: 217—233.
- Pearson O. P. 1985 — Predation (W: Biology of New World *Microtus*. Red. R. H. Tamarin) — *Am. Soc. Mammal Special Publ.* 8: 535—566.
- Pianka E. R. 1973 — The structure of lizard communities — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53—74
- Pucek Z., Ryszkowski L., Zejda J. 1969 — Estimation of average length of life in bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) (W: Energy flow through small mammal populations. Red. K. Petruszewicz, L. Ryszkowski) — Polish Scientific Publishers, Warszawa, 187—201.
- Raczyński J., Ruprecht A. L. 1974 — The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets — *Acta ornithol. (Warsaw)*, 14: 25—37.
- Roberts M. W., Wolfe J. L. 1974 — Social influences on susceptibility to predation in cotton rats — *J. Mammal.* 55: 869—872.
- Ryszkowski L., Goszczyński J., Truszkowski J. 1973 — Trophic relationships of the common vole in cultivated fields — *Acta theriol.* 18: 125—165.
- Saint Girons M.-C. 1973 — L'age des micromammiferes dans le regime de deux rapaces nocturnes, *Tyto alba* et *Asio otus* — *Mammalia*, 37: 439—456.
- Smirin Ju. M. 1975 — Znakomstvo gryzunov s territoriej i uspešnost ochoty na nich ušastoj sovy i sipuchi — *Bjull. Mosk. Obšč. Ispyt. Prir. Otd. Biol.* 80 (6): 14—20.
- Smith D. H. 1978 — Vulnerability of bot fly (*Cuterebra*) infected *Peromyscus maniculatus* to shorttail weasel predation in the laboratory — *J. Wildl. Dis.* 14: 40—51.
- Sonerud G. A. 1985 — Nest hole shift in Tengmalm's owl *Aegolius funereus* as defense against nest predation involving long-term memory in the predator — *J. anim. Ecol.* 54: 179—192.
- Southern H. N., Lowe V. P. W. 1968 — The pattern of distribution of prey and predation in tawny owl territories — *J. anim. Ecol.* 37: 75—97.
- Southern H. N., Lowe V. P. W. 1982 — Predation by tawny owl (*Strix aluco*) on bank voles (*Clethrionomys glareolus*) and wood mice (*Apodemus sylvaticus*) — *J. Zool. (Lond.)*, 198: 83—102.

Summary

Both field and laboratory (or enclosure) studies attempting to demonstrate the non-random removal by predators of individuals from rodent populations had to cope with many methodological and interpretational problems. Most field studies employed a method of comparing two samples of individuals taken from the same population of prey: one coming from trapping series, and the other extracted from predators' pellets and scats. Results were most often ambiguous, because:

1. All kinds of traps produce a bias (usually unknown) in a sample composition.
2. Differentiated digestion by predators makes it difficult to accurately identify the age and size classes of prey consumed.
3. Only rough information on species, age or sex differences between two samples may be obtained. An attempt to get additional information on social status or spatial distribution of prey captured requires tagging large numbers of individuals from the potential prey population and consequently recovering tags from predators' scats and pellets. Recovery rate is often low and thus does not allow reliable conclusions.
4. Most such studies were conducted in human-altered ecosystems with non-specific or highly impoverished assemblages of predators.

Usually the field studies did not succeed in proving that non-random removal existed (Pearson 1966, Saint Girons 1973, Christian 1975, Boonstra 1977, Beacham 1979). Only Goszczyński (1977) in a detailed account of predation on common vole *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) population in agrocenoses of Western Poland found selective removal of prey by six species of avian and mammalian predators (Fig. 1).

Laboratory or enclosure experiments confirmed selective removal of some segments of prey population. Among those that suffered higher predation were transient mice and voles versus resident ones (Metzgar 1967, Ambrose 1972, Smirin 1975), estrous females vs. diestrous ones (Cushing 1985), bot fly infected vs. healthy rodents (Smith 1978), and individuals inhabiting suboptimal habitats vs. those living in optimal ones (Madison 1979).

However, the obvious shortcomings of experimental studies were: (1) their highly artificial situations; (2) the use of a single (often tamed) predatory specimen (i.e. assumed lack of individual variability); (3) not fully relevant prey categories, e.g. all "transients" were made such by experimenters, that means the animals were equipped with some traits of migrants and probably lacking some others.

After giving a survey of field and experimental studies we have attempted to derive and coordinate their least controversial results.

The non-random removal of prey may occur at a community level i.e. some species fall as victims more often than would have been expected from their share in the community (Southern and Lowe 1968, 1982, Nams 1981). This may result from the non-random penetration of microhabitats by predators. At a species level two causes of non-random removal are distinguishable: prey-derivative and predator-derivative. The first one is a greater susceptibility of some classes of prey due to e.g. unfamiliarity with the terrain and increased activity in transients, olfactory cues in estrous females and bot fly infected individuals. Increased susceptibility of prey is a prerequisite for predator's learning to seek actively an easier prey.

Predator-derivative reasons of selective removal are specific hunting modes and adaptations in different species of predators. Figure 1 (after Goszczyński 1977) illustrates convincingly that when preying on the same population of the common vole the several predators exploited its different segments.

Traditional research on rodents has often disregarded predation as a factor influencing population structure and functioning. Also studies on predators were most often confined to showing mere contribution of a given species of prey in predators' diet. A new approach as well as new methods are badly needed to fill the gap in our knowledge on the dynamics of predator-prey relationships.

(wpłynęło: 3 XII 1987 r.)