

Jacek Goszczyński

Muzeum i Instytut Zoologii PAN
ul. Wilcza 64
06-697 Warszawa

Między wrogością a współdziałaniem – interakcje drapieżnych

From hostility to cooperation –
the interactions among predators

1. Wstęp

Drapieżniki są grupą niezmiernie zróżnicowaną pod względem wielkości ciała, trybu życia, sposobów zdobywania pokarmu, systemów rozrodczych i socjalnych.

Różnice fizyczne, ekologiczne i behawioralne sprzyjają powstawaniu wielorakich związków między poszczególnymi gatunkami. Wszystkie, lub prawie wszystkie, typy interakcji przytaczane w podręcznikach ekologii (Odum 1977, Pianka 1981) można ilustrować przykładami zaczerpniętymi z tej grupy zwierząt. Tego typu enumeracja byłaby jednak dość jałowym i poniekąd sztucznym zajęciem, ponieważ stosunki między tymi samymi gatunkami mogą zmieniać się od skrajnie antagonistycznych do obojętnych.

Bardziej rozsądnym i ekologicznym podejściem wydaje się zastosowanie klasyfikacji opartej na aktywności życiowej drapieżników. Zgodnie z redukcjonistyczną postawą jaką przyjąłem, większość oddziaływań między różnymi gatunkami drapieżnych ssaków jest konsekwencją trzech procesów: zdobywania pokarmu, odpoczynku i rozrodu. Relacje te można z grubsza sprowadzić do następujących typów oddziaływań: 1 – zabijania lub korzystania z aktywności łowieckiej innych drapieżników, 2 – korzystania z cudzych ukryć i schronień oraz 3 – krzyżówek międzygatunkowych. W jakimś stopniu, może za wyjątkiem punktu trzeciego, związki te występują także wśród drapieżnych ptaków.

2. Zabójstwa

2.1. Zabijanie dla zdobycia pokarmu

Zabijanie osobników jednego gatunku przez osobniki innego gatunku może być czystym drapieżnictwem, jeżeli pokonany jest zjadany przez zwycięzcę. Ten typ relacji jest prawdopodobnie najczęstszą i najłatwiejszą do zaobserwowania formą oddziaływań międzygatunkowych w zespołach drapieżnych ptaków i ssaków.

Duże drapieżniki chętnie polują na mniejsze. Tygrysy wykazują wyraźną predylekcję do zjadania psów na Syberii, Dalekim Wschodzie Rosji a także w Indiach. Skłonne są do podjęcia dużego ryzyka zbliżając się do osiedli ludzkich, byle tylko zdobyć ulubioną ofiarę (Geptner i Naumov 1972, Šyškín 1976). Ale psy nie stanowią znaczącej pozycji w jadłospisie tygrysów.

Wzajemne animozje są dość powszechne w stosunkach między psowatymi i kotowatymi. Jedna z par lisich w środkowej Polsce, jak wykazały analizy pokarmu

znajdowanego przy norach, wyraźnie upodobała sobie koty domowe. Jednak, podobnie jak psy w pokarmie tygrysów, tak i koty w pożywieniu lisów są raczej wyjątkiem niż regułą (Goszczyński 1995). Takie indywidualne upodobania mogłyby rozwinąć się w prawdziwe drapieżnictwo, gdyby koty w biotopie lisów były liczne, a inny pokarm występował w niedomiarze. Zapewne lisy żyjące w populacjach zasiedlających miasta i tereny podmiejskie zaczną z czasem włączać koty w skład stale wykorzystywanych pokarmów.

Zjawiska okazjonalnego zabijania są często rejestrowane u różnych gatunków drapieżnych ptaków i ssaków (Geptner i Naumov 1967, Klem i in. 1985, Jędrzejewski i in. 1993). Przekształcenie incydentalnych przypadków w stałą regułę wymaga dużej dostępności potencjalnej ofiary, oportunistycznego drapieżnika i zmiany behawioru łowieckiego. Ten ostatni może być rozwijany i wzmacniany na drodze obserwacji i uczenia się. Zaczątki tego procesu można obserwować na terenach, gdzie wilki stykają się z wieloma wałęsającymi się i zdziczałymi psami domowymi (Fritts i Paul 1989, Okarma 1992). Podobne zjawisko zaobserwowano po aklimatyzacji jenota we wschodniej Europie. W momencie, gdy zaczął on zwiększać swój zasięg występowania, duże rodzime drapieżniki zaczęły na niego polować. Np. w Polsce, w Puszczy Białowieskiej, zarówno rysie jak i wilki systematycznie odwiedzają nory jenocie i gatunek ten zaczyna wchodzić w skład pokarmu dużych drapieżników (Jędrzejewski i in. 1992).

Kuny niekiedy plądrują nadziemne gniazda ptaków drapieżnych, głównie myszołowa, zjadając przy tej okazji pisklęta tego gatunku. Drapieżnictwo kun nie jest specjalnie znaczące w ogólnej śmiertelności myszołowa, ale występuje corocznie w sezonie gniazdowym.

Czarne niedźwiedzie na Dalekim Wschodzie Rosji są z upodobaniem łowione i zjadane przez większe od nich – niedźwiedzie brunatne. Ocenia się, że wyłów przez osobniki silniejszego gatunku, zwłaszcza w latach niedoboru pokarmu, może obniżać pogłowie mniejszego gatunku. Wrogiem czarnych niedźwiedzi nad Amurem są też tygrysy. Oszacowano, że każdy tygrys zabija nie mniej niż jednego–dwa niedźwiedzie w ciągu roku. Według prowizorycznych wyliczeń tygrysy na tym terenie redukują corocznie ok. 3–4% pogłowia niedźwiedzia (Kučerenco 1976).

Również afrykańskie drapieżne często wykorzystują inne gatunki tego samego rzędu jako pokarm. Wśród ofiar lamparta w Kalahari 20% składu pożywienia stanowiły mniejsze gatunki drapieżnych, takie jak żeneta, otocjon i szakal czaprakowy. Intensywność drapieżnictwa, mierzona w tym przypadku procentem zabójstw w stosunku do liczby spotkań z ofiarą, była wysoka i wynosiła od 20 do 100% (Bothma i Le Riche 1984). Inne duże koty, takie jak lew i gepard, także polują na mniejsze drapieżne (Eloff 1984, Mills 1984).

Polowanie drapieżników na inne drapieżniki, jak wynika z przytoczonych powyżej przykładów, może być czasem istotnym czynnikiem śmiertelności. Może nawet wpływać na dynamikę liczebności populacji ofiary zwłaszcza wtedy, gdy wyłów ma wyraźnie selektywny charakter.

Wydaje się, że takie oddziaływanie ma miejsce w relacjach łasicy z ptakami drapieżnymi, głównie myszołowem zwyczajnym. Malutka łasica jest szczególnie podatna na ataki wszystkich większych czworonożnych krewnych, ponieważ nie może czynnie przeciwstawić się im. Łasica jest jednak zwinna, spostrzegawcza i szybka, toteż przypadki jej zabicia przez lisy, kuny czy gronostaje są stosunkowo rzadkie. Nie bez znaczenia są zapewne i nikłe wartości smakowe łasicy, która nie należy do pokarmów preferowanych przez inne drapieżne ssaki ze względu na obecność gruczołów zapachowych (Errington 1937).

Inaczej sprawa wygląda w przypadku ptaków drapieżnych. Nie odznaczają się one subtelnym węchem, toteż zapach łasicy nie jest wystarczającą barierą przed ich spożyciem. Obecność drobnych łasicowatych w pożywieniu wielu gatunków ptaków drapieżnych była odnotowana w całej Europie (Korpimäki i Norrdahl 1989). W Polsce najważniejszym drapieżnikiem łasicy jest myszołow zwyczajny. W zimowym pokarmie tego ptaka łasice są rzadko spotykane. Natomiast na większości terenów, na których badano pożywienie myszołowa w okresie gniazdowym, łasice stanowiły stały składnik pokarmu (tab. I). Okresy rozrodczy i wychowu młodych u obu gatunków zachodzą na siebie. Łasica sama zdobywa pokarm dla siebie i młodych. Ponieważ jej potrzeby energetyczne w tym okresie są ogromne, wiele czasu spędza na łowach. Na otwartych przestrzeniach jest łatwo zauważalna dla myszołowów. Nadmierny wyłów jednej płci może wpływać na dynamikę liczebności łasicy tym bardziej, że śmierć matki pociąga za sobą nieuchronną śmierć płodów lub młodych. Prawdopodobnie wpływ ten jest większy w terenach o przewadze otwartych przestrzeni, ponieważ w lasach łasice częściej korzystają z osłony roślinności runa i podszytu. Ze wstępnych szacunków wynika, że myszołowy mogą redukować znaczną część populacji łasicy (tab. I), ale wymaga to dalszych badań.

2.2. Zabójstwa w obronie własności

Zabójstwo może być konsekwencją obrony upolowanego przez drapieżnika pokarmu. Średniej wielkości drapieżniki są czasem zabijane przez duże, jeżeli zbyt zaangażują się w zjadanie znalezionej padliny i na czas nie dostrzegą powracającego do zdobyczy wilka, rysia czy niedźwiedzia (Geptner i Naumov 1967, Mech 1970 i in.).

Obrona nory, miejsca schronienia czy gniazda może być także powodem śmiertelnych starć między drapieżnikami. Odnotowywano je w relacjach lis–jenot, borsuk–jenot, borsuk–lis, a także wśród drapieżnych ptaków (Klem i in. 1985,

Tab. I. Szacunkowe oceny presji myszołowców na łasicę w sezonie gniazdowym (V–VII)
Impact of common buzzards on weasels in Poland (May–July)

Charakterystyki Parameters	Teren badań Study area					
	Wielkopolska Western Poland	Polska środkowa Central Poland		Wschodnia Polska Eastern Poland		
		Rogów	Puszcza Pilicka Pilicka forest	Sobibór Sobibór forest	BPN Białowieża National Park	
					Lasy interior	Ekoton edges
Procent łasic w pokarmie myszołowa (biomasa) Percentage of weasels in buzzard diet (biomass)	0,80	1,08	1,00	0,50	0,43	0,85
Zagęszczenie myszołowa* Density of buzzards N/10 km ²	8,7	6,0	9,7			19,4
Liczba zjadanych łasic** Number of weasels eaten by buzzards	7,3	6,8	10,0		8,8	17,3
Zagęszczenie łasic*** Density of weasels N/10 km ²	38,0	10,0	?	?		36,0
Redukcja (%) Reduction (%)	19,0	68,0			24,0	49,0
Źródła Source of data	Truszkowski (1979), Goszczyński (1977)	Goszczyński i (and) Piłatowski (1986) Goszczyński (1991) Goszczyński niepubl. (unpubl.)	Keller niepubl. (unpubl.) Sosnowski (1991) Sosnowski niepubl. (unpubl.)	Keller niepubl. (unpubl.)		Jędrzejewski et al. (1994, 1995)

*Uwzględniono tylko pary lęgowe i przyjęto, że para odchowuje 2 pisklęta.
Only nesting pairs have been considered and 2 fledings per pair have been assumed.
**Założono trzy miesiące presji (maj–lipiec), 70 g pokarmu na dobę na myszołowa i masę ciała łasicy – 60 g.

Impact of buzzards has been computed for three months (May–July), the average food requirements of 70 g per bird, and weasels body mass – 60 g have been assumed.

***Średnia z ocen zimowych i letnich.

Mean from winter and summer censuses.

Nasimovič i Isakov 1985). Np. jenoty w całym nowym areale występowania chętnie korzystają z już gotowych nor, najczęściej lisich i borsucznych. Jeżeli wybiorą nory nie zamieszkałe lub porzucone przez dawnych właścicieli, z reguły nie prowadzi to do konfliktów, ponieważ i borsuki, i lisy mają liczne nory zastępcze. Czasem jednak próba zawłaszczenia zajętej nory kończy się śmiercią uzurpatora (Nasimovič i Isakov 1985).

2.3. Inne rodzaje zabójstw

Wiele drapieżników zabija osobniki rekrutujące się spośród mniejszych, drapieżnych gatunków, ale ich nie zjada. Agresywny behavior i będące jego konsekwencją międzygatunkowe zabójstwa są szczególnie częste wśród psowatych. Rejestrowano je w stosunkach między wilkami a kojotami (Stenlund 1955, Carbyn 1982, Pacquet 1989), między wilkami a lisami (Mech 1966, Peterson 1977), a także między kojotami i lisami (Sargeant i Allen 1989) w Kanadzie i Stanach Zjednoczonych. W azjatyckich stepach osobniki należące do małych gatunków psowatych, np. korsak, są zabijane przez większe od nich lisy i wilki (Geptner i Naumov 1967), a w środkowej i wschodniej Europie wilki zabijają jenoty i lisy (Okarma 1992). Czasem, jak wspomniałem, w ślad za zabójstwami idzie zjedzenie ofiary i w pewnych okolicznościach ten typ relacji może przekształcać się w drapieżnictwo, w wielu jednak przypadkach drapieżnik nie zjada takiej zdobyczy. Np. lwy często zabijają inne drapieżne, ale rzadko je spożywają. Do takich zabijanych, lecz nie jedzonych gatunków należą: hieny, ratele i surykatki (Eloff 1984).

Prześladowanie jednych drapieżników przez drugie jest często ujmowane jako odmiana konkurencji. Np. Case i Gilpin (1974) konkurencję międzygatunkową dzielą na eksploatacyjną, kiedy zasoby środowiska są limitowane dla gatunku (populacji) przez ich współużytkowanie przez inne gatunki, i na interferencyjną, gdy dominant ogranicza dostęp do tych zasobów innym gatunkom na drodze fizycznej, behawioralnej czy chemicznej. Można dyskutować, czy podana definicja konkurencji nie jest zbyt szeroka, jako że w wielu przypadkach obejmuje również drapieżnictwo. Natomiast jej niewątpliwą zaletą było zwrócenie uwagi na fakt, że jeden gatunek może wpływać na inne nie tylko przez lepsze wykorzystanie pokarmu, środowisk, czy odmienną aktywność, ale także przez przepędzanie, prześladowanie i zabójstwa. Separacja pokarmowa, przestrzenna i zmiana aktywności mogą być konsekwencją nie tylko lepszej specjalizacji, ale także monopolizacji zasobów przez dominujący gatunek. Wydaje mi się zresztą, że jest to, jeżeli nie najczęstsza, to na pewno najszybsza droga rozdziału nisz.

Prześladowanie i zabijanie mniejszych drapieżników przez większe może być faworyzowane przez dobór, ponieważ służy doskonaleniu technik łowieckich tych większych. Na powstanie tego behavioru miał zapewne wpływ dobór podobny do

tego, który wykształcił u drapieżników behavior „zabaw dziecińczych” wśród rodzeństwa. W konsekwencji drapieżnik agresywny może być lepszym łowcą swych „normalnych” ofiar, może wygrywać z innymi osobnikami tego samego gatunku przy ustalaniu własnej pozycji socjalnej lub opanowywaniu terytorium. Ubocznym efektem, choć czasem bardzo istotnym dla kondycji osobnika i jego szans rozrodczych, może być pozbycie się konkurentów – osobników innych gatunków polujących na te same ofiary.

Na poziom i intensywność antagonistycznych relacji mogą wpływać warunki środowiskowe i klimatyczne. W Szwecji stwierdzono przypadki zabijania kun leśnych przez lisy (Lindström i in. 1995), co jest praktycznie nie znanym w Europie Środkowej zjawiskiem. Badacze skandynawscy, np. Storch i in. (1990), sugerowali, że lisy utrzymują kuny na niskim poziomie przez ich prześladowanie, a nie dlatego, że są bardziej efektywnymi łowcami wspólnych ofiar. Część tych zabójstw odnotowano w kryjówkach kun. Zabójstwom sprzyja bez wątpienia fakt, że kuny w lasach borealnych, w odróżnieniu od kun w Europie Środkowej, wybierają na miejsca schronień ukrycia naziemne. Uważa się, że jest to adaptacja do surowego klimatu, minimalizująca straty ciepła, choć po części wybór schronień naziemnych jest również konsekwencją braku schronień nadrzewnych (dziupli). W badaniach telemetrycznych wykazano istotny wpływ lisów na śmiertelność tumaków. Śmiertelność powodowana presją lisów może osiągać poziom 13% w skali rocznej (Lindström i in. 1995). Jest więc prawdopodobne, że na północy areału kun, lis i inne drapieżniki limitują populację tumaka, ponieważ ten nie może wybierać nadrzewnych ukryć.

Również Mulder (1990) uważa, że presja lisów (zabijanie gronostaj) istotnie ograniczyła liczebność populacji tego zwierzęcia w niektórych regionach Danii.

3. Ekologiczne konsekwencje zabójstw

3.1. Wpływ zabijania na liczebność

Bez względu na powody, dla których jedno drapieżniki zabijają drugie: czy dla zaspokojenia głodu, czy w obronie nory i potomstwa, czy też na skutek zachowań agresywnych, drapieżne mogą, jeżeli ich presja jest silna, ograniczać liczebnie słabszych partnerów, kształtować ich rozmieszczenie lub powodować ich wyparcie z pewnych obszarów. Postronnemu obserwatorowi wydaje się, że łapanie i zabijanie osobników jednego gatunku drapieżnika przez inny jest na tyle rzadkie, że nie może znacząco wpływać na dynamikę liczebności takiej ofiary. Należy jednak pamiętać, że zwykle drapieżniki występują w znacznie mniejszych zagęszczeniach niż zwierzęta roślinożerne. Dlatego też drapieżnik zaspokajający w 50% swoje potrzeby energetyczne przez zjadanie gryzoni i w 1% przez konsumpcję swych mniejszych „krewnych”, może w równie istotny sposób oddziaływać na obie kategorie ofiar.

Poprzednio wskazywałem na kilka prawdopodobnych przypadków silnej presji jednego gatunku na drugi, np. mysołowów na łasice w Polsce, lisów na kuny w Skandynawii itd. Obecnie chcę przytoczyć kilka przykładów separacji przestrzennej między drapieżnikami.

3.2. Unikanie przestrzenne i zmiany aktywności

Prześladowania i zabójstwa przyczyniają się do ewolucji behewioru unikania u gatunków słabszych fizycznie. Na istnienie tego zjawiska wskazywano już od dawna. Było ono rejestrowane i przez profesjonalnych biologów, i przez traperów, ale było słabo poznane. Dopiero zastosowanie technik radiotelemetrycznych umożliwiło bardziej wnikliwe opisanie jego przejawów i konsekwencji ekologicznych.

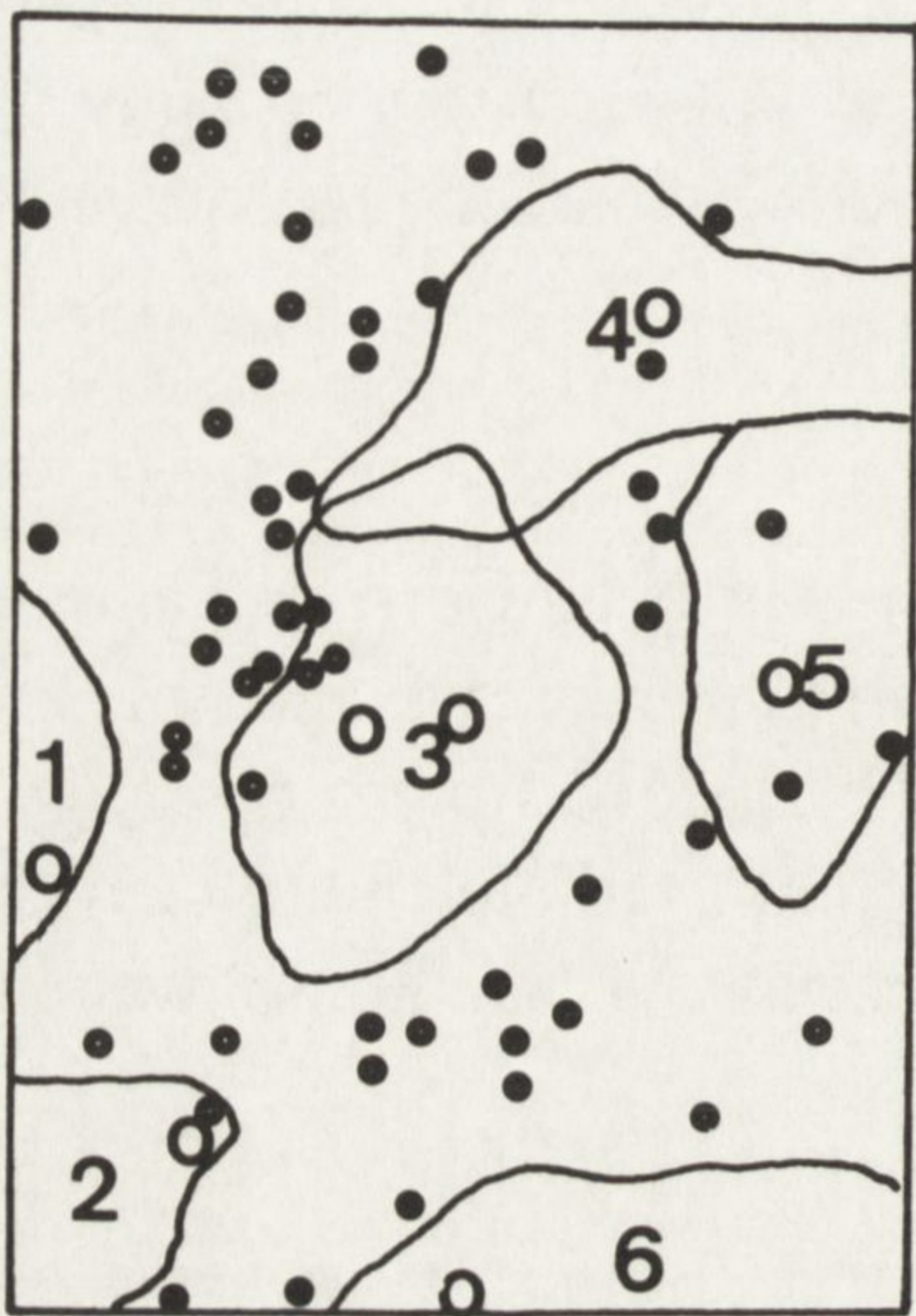
Unikanie może przybierać różne formy:

1. Osobniki słabszego gatunku starają się utrzymywać bezpieczny dystans od miejsca pobytu dominanta. Wykazano to w przypadku sympatrycznych lisów i kojotów badanych metodami radiotelemetrycznymi (Voigt i Earle 1983). Stwierdzono, że jeżeli odległość spadała poniżej pewnego bezpiecznego minimum, w cytowanym przykładzie było to ok. 300 m, lisy salwowały się szybką ucieczką. Również w badaniach Sargeanta i in. (1987) rzadko rejestrowano odległość mniejszą niż 1 km między lisem a kojotem. Na Dalekim Wschodzie Rosji, gdzie współwystępują tygrys i czarny niedźwiedź, obserwowano paniczną ucieczkę niedźwiedzi w momencie spotkania świeżego tropu tego kota (Kučerenko 1976). Ten sam autor powołując się na opinie treserów zwierząt twierdzi, że niedźwiedzie stanowczo odmawiają występów na cyrkowej arenie, jeżeli wcześniej prezentowały się na niej tygrysy. Bezpieczną odległość od prześladowcy można osiągnąć przez ucieczkę w trzeci wymiar. Tak postępują pantery mgliste na terenach, gdzie współwystępują z tygrysami i lampartami. Osobniki tego gatunku przechodzą na nadrzewny tryb życia i odżywiają się w znacznej mierze ofiarami zdobywanymi wśród drzew: małpami i ptakami.

2. Drapieżniki słabsze unikają terenów intensywnie penetrowanych przez silniejszego partnera, nawet wówczas, jeżeli są to obszary bardzo atrakcyjne pod względem pokarmowym (Voigt i Earle 1983).

3. Jeżeli rewiry sympatrycznych gatunków częściowo nakładają się, to z reguły towarzyszy temu separacja w czasie. Osobniki słabszego gatunku penetrują areał silniejszego tylko wówczas, gdy przebywa on w innej jego części.

4. Istnieje wyraźnie widoczna tendencja do lokowania własnych terytoriów poza rewirami zajmowanymi przez osobniki gatunku dominującego lub, jeżeli jest to niemożliwe, do zakładania areałów na granicach i stykach areałów użytkowanych przez silniejszych partnerów. Powyższa prawidłowość dotyczy także wyboru miejsc gniazdowych (rys. 1). O takich przypadkach donoszą np. Carbyn (1982) oraz



Rys. 1. Rozmieszczenie nor lisów (czarne kropki) w zależności od położenia terytoriów (1–6) i nor kojotów (większe kółka). Za Voigt i Earle (1983), nieco zmienione Location of red fox dens (black circles), coyote dens (open circles) and coyote ranges (1–6). Acc. Voigt & Earle (1983), slightly modified

Thurber i in. (1992), którzy analizowali, na podstawie badań radiotelemetrycznych, rozmieszczenie terytoriów kojotów i wilków. Podobne zjawisko wycofywania się lisów na peryferie rewirów zajmowanych przez kojoty obserwowano w wielu rejonach Stanów Zjednoczonych i Kanady (Dekker 1983, Voigt i Earle 1983, Harrison 1986, Sargeant i in. 1987).

W takich sytuacjach sympatryczne gatunki mogą wykazywać duże podobieństwo składu pożywienia i preferencji środowiskowej, toteż jedynie równoczesne śledzenie przemieszczeń obu gatunków i analiza przestrzennego rozkładu ich rewirów pozwala na wykrycie istniejącego zróżnicowania. I tak np., mimo przestrzennej izolacji lisów i kojotów w Ontario, pokarm obu gatunków był bardzo podobny i oba drapieżniki preferowały te same typy środowisk (Voigt i Earle 1983). Niekiedy jednak wyparcie słabszego gatunku na inny teren zmusza go do zmiany składu pokarmu, co powoduje, że w ślad za separacją przestrzenną następuje separacja troficzna.

Behavior unikania nie chroni przed zabójstwem, choć może je minimalizować i umożliwiać egzystencję słabszego drapieżnika. Dotyczy to jednak przede wszystkim osobników dorosłych, zajmujących własne areale. Szczególnie zagrożone są młode drapieżniki, gdy podczas dyspersji przechodzą przez terytoria zajęte przez osobniki silniejszego gatunku, lub wtedy, gdy próbują zakładać własne rewiry.

Należy jednak wspomnieć o tym, że behavior unikania może być łagodzony przez dużą dostępność pokarmu. Obserwowano np. wspólne i jednoczesne użytkowanie padłego bydła przez korsaki i lisy w stepach środkowej Azji (Geptner i Naumov 1967).

Wzrost zagęszczenia gatunku silniejszego zwykle intensyfikuje zabójstwa i może być przyczyną wypierania słabszego partnera z dotychczas zajmowanych terenów. Niekiedy populacja słabszego partnera może się utrzymywać na pewnym obszarze jedynie dzięki migracjom osobników z innych okolic. Mimo behavioru unikania zabójstwa mogą czasem prowadzić do wykluczania (przestrzennego). Na to zjawisko wskazywano w przypadku kojotów i wilków. Wypieranie kojotów przez wilki

zarejestrowano np. w *Isle Royal National Park* w Michigan (Mech 1966, Krefting 1969).

Sargeant i in. (1987) wysuwają hipotezę mechanizmu, dzięki któremu kojoty mogą przyczyniać się do spadku liczebności lisów. Według nich wzrost zagęszczenia kojotów wywołuje u lisów reakcję unikania kontaktów z silniejszym drapieżnikiem i wycofywanie się z wspólnie zajmowanych terenów. W pierwszym etapie tego procesu można nie obserwować spadku zagęszczenia lisów, ponieważ mają one tendencję do grupowania się na terenach chwilowo nie zasiedlonych przez kojoty. Dalszy wzrost liczebny populacji kojotów może jednak prowadzić do stopniowego eliminowania słabszego drapieżnika.

Człowiek bezpośrednio, przez wyłów lub odstrzał, może zmieniać natężenie tych interakcji. Efektem wytępienia wilków na pewnych obszarach Ameryki Północnej była ekspansja kojota, który zwiększył areał występowania na północy i wschodzie Stanów Zjednoczonych (Nowak 1978). Podobne zjawisko, tym razem wzrostu pogłowia lisów, zaobserwowano po redukcji liczebności kojotów w Dakocie (Johnson i Sargeant 1977, Sargeant i in. 1987).

Człowiek może także zmieniać stosunki między drapieżnikami przez samą swoją obecność. Np. okolice silnie uczęszczanych dróg, o dużym nasileniu ruchu kołowego, w jednym z parków narodowych Alaski były omijane przez wilki, toteż tereny te stanowiły lokalne refugia kojotów. Natomiast zamknięte dla ruchu drogi w głębi parku były opanowane przez wilki, a liczebność kojotów była tam minimalna (Thurber i in. 1992). Podobne zjawisko zaobserwowano w przypadku lisów, które znacznie częściej niż kojoty zasiedlają tereny przyległe do osiedli ludzkich, farm i dróg (Dekker 1983, Sargeant i in. 1987).

4. Inne adaptacje drapieżników–ofiar

4.1. Wprowadzenie

Niekiedy neguje się znaczenie drapieżnictwa twierdząc, że nie wpływa ono w sposób znaczący na poziom liczebności i śmiertelność gatunków ofiar.

Jednak, oprócz dowodów bezpośrednich, liczne przykłady specyficznego zachowania się drapieżników, które są zarazem potencjalnymi ofiarami silniejszych gatunków, świadczą, że wpływ ten musiał być istotny, skoro powstały i utrwały się cechy behawioru, a także istnieją pewne struktury socjalne przeciwdziałające drapieżnictwu.

4.2. Opieka nad potomstwem

Niektóre mniejsze gatunki drapieżnych ssaków mogą prowadzić życie socjalne i tworzyć grupy. Powstanie instytucji piastuna i stróża jest przejawem strategii antydrapieżniczej. Zjawisko stróżowania przez starsze osobniki w grupach i ostrzegania przed dostrzeżonym ptakiem drapieżnym było opisywane w przypadku surykatek.

Piastun u wilków czy niedźwiedzi opiekuje się młodszym rodzeństwem i broni go, jeżeli napastnik nie jest zbyt duży, lub ostrzega i skłania swych podopiecznych do ukrycia się albo ucieczki, gdy sam nie może się czynnie przeciwstawić intruzowi. Tak zwane „pomocnice” u lisów, będące zwykle starszymi córkami dominującej samicy, oprócz dostarczania szczeniętom pokarmu, pełnią również funkcje obronne i ostrzegawcze. Powstanie tego swoistego zawodu było możliwe u tych gatunków, u których osobniki mogły poświęcać część swego czasu rodzinie nie ponosząc uszczerbku w zaspokajaniu własnych potrzeb pokarmowych. Wszystkie gatunki z tej grupy to albo gatunki polifagiczne, mogące w krótkim czasie zdobyć dla siebie odpowiednią ilość pokarmu, albo wynagradzane za pracę zwracaniem pożywienia przynieszonego przez starszych członków grupy (tak jest u socjalnych psowatych).

U gatunków monogamicznych lub o przewadze zachowań monogamicznych pilnowanie potomstwa jest zwykle domeną jednej płci. Czasem samiec i samica przemiennie stróżują przy norze. Jeżeli samiec jest w stanie dostarczyć odpowiednią ilość pokarmu partnerce i młodym, wówczas samica pilnuje młodych. Natomiast jeżeli samica musi sama zdobyć pokarm, bo odżywia się małymi ofiarami lub niewielkimi obiektami pokarmowymi, wówczas samiec na czas nieobecności partnerki przejmuje funkcję opiekuna szczeniąt. Taki podział ról obserwowano u jenotów (Yamamoto 1987, Kuhala 1992).

4.3. Penetracja terenu i sposoby ucieczki

Tchórz w trakcie swoich wędrówek po rewirze dobiera trasę tak, by przez cały czas pozostawać w ukryciu runa, podszytu, sitowia, szuwarów itp. (Weber 1988). Zachowanie to jest interpretowane jako zabezpieczenie przed atakami ptaków drapieżnych.

Kuny leśne niechętnie przemieszczają się przez otwarte przestrzenie. Jeżeli decydują się na to, zwykle tak dobierają trasę, by biegła ona wzdłuż alei, zadrzewień, od jednej kępy drzew do drugiej. Zmienia się także sposób lokomocji zwierzęcia. Kuny polując w lasach poruszają się krok za krokiem lub niewielkimi skokami; pokonując otwartą przestrzeń czynią to szybko i dużymi susami. Jest to zapewne behawioralna adaptacja do minimalizowania spotkań z szybszymi i większymi od nich ssakami drapieżnymi. Ucieczka na drzewo jest najczęstszą i najbardziej skuteczną obroną.

Również niedźwiedzie czarne, młode niedźwiedzi brunatnych, a także liczne gatunki kotów w razie niebezpieczeństwa wspinają się na drzewa. W tej samej sytuacji inne drapieżne chronią się w norach i naziemnych kryjówkach.

4.4. Pozorowanie śmierci

Jenoty, wolno poruszające się, są łatwo doganiane przez psy i wilki; początkowo zwykle przyjmują postawę obronną, czasem nawet pozorują ataki na napastnika, ale

w razie zdecydowanej napaści agresora udają nieżywe, by przy sprzyjającej okazji próbować ucieczki. Znacznie szybsze i zwinniejsze od jenotów lisy tylko w wyjątkowych przypadkach pozorują śmierć.

4.5. Odstraszanie zapachowe

Wydzielina gruczołów zapachowych skunksa jest skutecznym środkiem odstraszającym. Broń zapachowa tego gatunku jest dodatkowo wspomagana ubarwieniem ostrzegawczym. U tchórzy sekrecja gruczołów przyodbytowych jest zabezpieczeniem przed zakusami czworonożnych drapieżników. Zapach nie jest skuteczną obroną przed atakami skrzydlatych wrogów, toteż tchórze starają się nie opuszczać bezpiecznej strefy roślinności naziemnej.

5. Wykorzystywanie aktywności łowieckiej innych gatunków i ochrona zdobyczy

5.1. Kradzież lub zawłaszczanie zdobyczy

Korzystanie z efektów działalności łowieckiej innych gatunków jest dość częste zwłaszcza u drapieżników oportunistycznych. Lisy, pieśce, jenoty, a czasem kuny w okresie zimowym sporą część swojego zapotrzebowania pokarmowego pokrywają odżywiając się resztkami zdobyczy wilków, rysi, niedźwiedzi brunatnych czy polarnych. Ostre zimy i zlodzenie powierzchni śniegu mogą sprawiać, że normalnie wykorzystywane przez nie pożywienie (drobne ssaki, owoce, jagody) staje się chwilowo niedostępne, toteż drapieżniki aby przeżyć muszą pasożytować na bardziej sprawnych łowcach.

Zjawisko to dotyczy nie tylko północnych obszarów Eurazji; jest powszechne także w innych strefach klimatycznych. Resztki zdobyczy dużych drapieżników są jak wiadomo wykorzystywane przez szakale w Afryce. Fakty podjadania przez lisy i kojoty tusz łośi i innych kopytnych zabitych przez wilki odnotowywano także na kontynencie północnoamerykańskim (np. P a c q u e t 1989).

Według klasycznej nomenklatury takie interakcje można zaliczyć do pasożytnictwa. Jednak wilki raczej rzadko powracają do upolowanej ofiary, którą najczęściej zjadają od razu, pozostawiając trochę resztek (B i b i k o v 1985), toteż ich straty własne są niewielkie. Inaczej rzecz ma się z rysi, który wielokrotnie wykorzystuje raz upolowany pokarm (P u l l i a i n e n 1981, K o s s a k 1988, J ę d r z e j e w s k i i i n. 1993). Utrata zdobyczy może być niekiedy przyczyną śmierci zwierzęcia.

Wśród drapieżnych są gatunki tak wyspecjalizowane w zabieraniu innym pokarmu, że należałoby je wyodrębnić w osobną kategorię – rabusiów. Hieny są na tyle silne, i dodatkowo zwykle działają w grupach, że bez trudności odbierają zdobycz gepardom i samicom lamparta, a czasem nawet lwom (B o t h m a i L e R i c h e 1984). Jest to już czyste pasożytnictwo, gdzie stroną poszkodowaną są koty.

Do rabunku posuwają się czasem wilki zabierające rysiom ich zdobycz (Jędrzejewski i in. 1992, 1993). Są to jednak przypadki rzadkie lub odnotowywane w specyficznych warunkach pogody, gdy wilki nie mogą w pełni wykorzystać swych zdolności łowieckich.

Swoistą strategię „przechwytywania” pokarmu stosuje niekiedy rosomak, który wykorzystuje wydzielinę swych gruczołów przyodbytowych do grabieży łupu innych drapieżników. Znane są przypadki odpędzania przez rosomaka kojotów, puma a nawet niedźwiedzi od upolowanej przez nie zdobyczy (Ekman 1958, Curio 1976).

5.2. Ochrona zdobyczy

Częstą formą ochrony jest ukrywanie zdobyczy: zakopywanie jej w śniegu, zagrzebywanie w ściółce, umieszczanie w dziuplach, przykrywanie gałęziami lub listowiem. Tak postępują kuny i lisy, rysie i niedźwiedzie (Želtuchin 1986, Kossak 1988, Jędrzejewski i in. 1989, 1993, Goszczyński 1995). Dobrze rozwinięta pamięć i orientacja przestrzenna drapieżnych pozwala im odszukać takie schowki niekiedy po długim czasie. Stwierdzano, że tumaki potrafiły odnajdywać jaja, drobne gryzonie i inne rodzaje pokarmu nawet po upływie kilku miesięcy od momentu ich ukrycia (Pulliainen 1980). Niezależnie od ukrycia zdobyczy duże drapieżniki, dopóki mogą korzystać z upolowanego pokarmu, koczują w pobliżu takiej spiżarni (Novikov 1971, Kossak 1989).

Ukrywanie zdobyczy jest reakcją na złodziejstwo. Rysie w lasach białowieskich starannie maskują upolowane przez siebie ofiary (Jędrzejewski i in. 1989), podczas gdy rysie w Szwecji, tam gdzie zagęszczenie lisów jest małe, nie ukrywają swego łupu (Haglund 1966). Często schowki są znakowane, zwykle moczem lub wydzieliną gruczołów zapachowych. Nie jest do końca jasne dlaczego. Zwykle sądzi się, że jest to oprócz informacji na własny użytek, ostrzeżenie dla współplemieńców (Goszczyński 1995). Niewykluczone jednak, że zapach drapieżnika maskuje zapach zdobyczy, odstrasza potencjalnych, mniejszych i słabszych, amatorów i utrudnia lokalizację schowka.

Odciąganie zdobyczy, głównie dużych ofiar, od miejsca jej upolowania też służy jej ochronie. Maksymalna odległość na jaką lamparty w Kalahari przenosiły zdobycz wynosiła 4,9 km. Samce pantery nim rozpoczęły konsumpcję odnosiły łup na średnią odległość 410 m, podczas gdy samice z młodymi na 740 m. Mniejsze samice są bardziej narażone na ataki padlinożerców, a ponadto chęć zapewnienia młodym spokoju i bezpieczeństwa w czasie posiłku może odgrywać rolę w wyborze miejsca spożycia ofiary (Bothma i Le Riche 1984).

Krańcową formą chronienia zdobyczy jest jej ukrywanie na drzewach. Gepardy i lamparty, a także inne koty, zwłaszcza te polujące na terenach otwartych,

zabezpieczają się w ten sposób przed kradzieżą i grabieżą łupu przez mniejsze i większe gatunki padlinożerców.

5.3. Współdziałanie czy dyskretne pasożytnictwo?

Niektóre ssaki drapieżne potrafią korzystać z aktywności łowieckiej innych gatunków, by zwiększać swój sukces polowania. Celują w tym zwłaszcza psowate, prawdopodobnie najinteligentniejsze wśród drapieżnych, dołączając się do polujących łasicowatych. Tego rodzaju ugrupowania międzygatunkowe tworzą we wschodniej Europie i Azji – lis i perewizka, a w Ameryce Północnej – kojot i miejscowy borsuk. Perewizka *Vormela peregusna* jest niewielkim drapieżnikiem wielkości mniej więcej naszego tchórza, polującym na gryzonie stepowe żyjące w norach. Wielokrotnie obserwowano, jak do wybierającej się na polowanie perewizki dołącza lis. Perewizka wnika w nory gryzoni i stara się schwytać zdobycz pod ziemią. Jednak część ofiar próbuje ucieczki na powierzchnię, gdzie z kolei czyha na nie lis. Zdezorientowana ofiara, gdy spostrzeże lisa, zazwyczaj ponownie chroni się pod ziemię i tam może paść łupem perewizki. Uważa się, że skojarzenie tych dwóch strategii łowieckich czyni polowanie bardziej wydajnym od polowań indywidualnych, a sam typ interakcji został nazwany adiutoryzmem od łacińskiego *adiutor* – pomocnik. Według autora tego określenia (Sludskij 1964), polowania takie są dość częste w Turkmenii i mogą stanowić do 20% akcji łowieckich obydwu gatunków. Sludskij uważa, że mogą się one przekształcać w komensalizm i mutualizm. Na podobnych zasadach polują na króliki kojot i borsuk amerykański. Borsuk stara się pochwycić królika w gęstych zaroślach, podczas gdy kojot pilnuje obrzeży.

Być może obydwa gatunki łasicowatych zyskują na wspólnych łowach, ale nigdy nie widziano, by zapraszały do polowania swoich psowatych partnerów. Perewizka i borsuk amerykański są więc może większymi tradycjonalistami niż lis i kojot, a może zaproszenie ma bardziej subtelny z ich strony, umykający uwadze badacza, charakter. Za tym ostatnim przemawia fakt, że łasicowate mimo towarzystwa psowatych nie rezygnują z polowania.

Bywają również przypadki, gdy drapieżniki korzystają z działalności łowieckiej innych drapieżników nie w pełni świadomie. Według mnie do takich sytuacji dochodzi na przykład wtedy, gdy stogi z niewymłóconym zbożem są zasiedlane przez gryzonie, a także przez drobne drapieżniki: łasice, gronostaje czy tchórze. Polowanie łasic w obrębie takiego „biotopu” często zmusza gryzonie do salwowania się ucieczką poza stóg, co wykorzystują ptaki drapieżne i sowy czatujące na jego wierzchołku.

6. Korzystanie ze schronień i gniazd: zalety i zagrożenia

Odrębną kategorię stanowią przypadki korzystania z nor lub gniazd wykopanych czy zbudowanych przez inne drapieżniki. Prawdopodobnie jednym z powodów,

obok oportunistycznego pokarmowego i dużej płodności, kariery jenota w Europie wpływającym na szybkość opanowywania przez ten gatunek nowych terenów był fakt, że mógł on korzystać z gotowych schronień (tab. II). Sam kopie nory rzadko i niechętnie; jeżeli już się na to decyduje – są to konstrukcje proste, nie gwarantujące ani dużego bezpieczeństwa, ani komfortu termicznego. Możliwość adaptowania na własne potrzeby istniejących ukryć może wpływać na zmniejszenie śmiertelności młodych w sezonie rozrodczym, a także dorosłych w czasie snu zimowego.

Tab. II. Rodzaje schronień wykorzystywanych przez jenoty w nowym geograficznym areale występowania tego gatunku

Kind of shelters used by raccoon dogs in a new geographical range of this species

Rodzaj ukrycia Kind of shelters	Północny zachód europejskiej części Rosji Northwestern part of Russia		Ukraina Ukraine	Tataria Tatar	Polska Poland
	%				
Nory lisie i borsucze Badger and fox dens	42,8	50,0	42,0	77,8	58,2
Okopy i ziemianki Old trenches and dug-outs	19,7	23,0	13,0		
Stare zabudowania i stogi Abandoned settlements and hayricks	6,0	3,0		4,8	3,3
Dziuple drzew, wywroty, sterty chrustu Holes in trees, windfalls, piles of wood derbies	16,5	24,0	44,0	11,2	12,0
Nisze w wąwozach i brzegach rzek Niches in ravines and river banks	15,0				
Samodzielnie wykopane nory Dens dug by raccoon dogs					7,0
Inne Others				6,2	19,5
Liczba schronień Number of shelters	133	260	?	?	218
Źródło Source of data	Danilov et al. (1979)	Geller (1959)	Korneev (1954)	Popov (1956)	Włodek i (and) Krzywiński (1986)

Przykładem dalekich systematycznie powiązań jest wykorzystywanie gniazd myszołowów i jastrzębi przez kuny. Gniazda takie w sezonie letnim są chętnie użytkowane jako schronienia, nieraz przez długi okres.

Każdy z trzech występujących u nas drapieżników korzystających stale lub okresowo z nor (lis, borsuk i jenot) może przyczyniać się do rozprzestrzeniania niekiedy bardzo groźnych chorób wywoływanych przez ektopasożyty, np. świerzbowce, i inne organizmy chorobotwórcze (K u a h a l a 1992). Każdy z tych drapieżników odwiedza nory położone w obrębie swego areału osobniczego czy terytorium, wybierając miejsca na odpoczynek, przyszłą norę rodzinną czy poszukując partnerów do rozrodu.

Chore na wściekliznę drapieżniki, np. jenoty, zbliżając się do nor zajętych przez inne gatunki drapieżnych, nie zwracają uwagi na odstraszącą postawę i zachowanie właściciela. Brak reakcji przybysza na warknięcia, pomruki, jeżenie sierści i mimikę pyska, zmusza właściciela do zaatakowania intruza. Z reguły zwierzę broniące nory lub potomstwa samo ulega zranieniom i zarażeniu wirusem. Intensywne i obejmujące duże tereny epizoocje wścieklizny, a także świerzbu, zmieniają pierwotne stosunki liczebne w zespole drapieżników korzystających z nor, bowiem gatunki bardziej płodne szybciej „odbudowują” swoją liczebność. W Polsce od pewnego czasu systematycznie wzrasta udział jenotów wśród ogółu zarażonych zwierząt (Mól 1987, 1996), ale nie wiadomo, czy wpływa to na liczebność rodzimych drapieżnych.

7. Krzyżówki międzygatunkowe

Wiele drapieżników, zwłaszcza osobniki rekrutujące się z populacji leżących na krańcach zasięgu gatunku, wykazuje tendencję do krzyżowania się z osobnikami innych gatunków. Podobne zjawiska odnotowywano również wtedy, gdy liczebność izolowanych przestrzennie populacji spadała do niskiego poziomu. Brak partnerów rekrutujących się z tego samego gatunku jest przyczyną hybrydyzacji z drapieżnikami synantropijnymi. Krzyżówki między wilkiem a psem domowym odnotowano we Włoszech (B o i t a n i 1982) i w wielu rejonach europejskiej i azjatyckiej części Rosji (B i b i k o v 1985). Podobnie i krzyżówki żbika z kotem domowym, choć słabo poznane, wydają się należeć do tej samej kategorii (S u m i ń s k i 1962). Hybryda z gatunkiem synantropijnym jest w takiej sytuacji przechowalnią genów dzikiego gatunku.

Znane są także mieszańce dzikich gatunków drapieżników, np. kuny leśnej i sobola zwane kidusami (N a s i m o v i č 1973). Wykazują one cechy pośrednie między formami wyjściowymi. Udział kidusów, jak wykazały analizy pozyskiwanych skór, może być w niektórych rejonach Syberii i Uralu dość wysoki (N a s i m o v i č 1973). Jednak, jak podkreśla Š v a r c (1959), przy krzyżowaniu się z formami wyjściowymi, cechy mieszańców szybko zanikają nie wywierając wpływu na ewolucję gatunków macierzystych. Mieszańce natomiast mogą odznaczać się mniejszą żywotnością. Sądzi się, że tak jest właśnie w przypadku kidusa, u którego

zauważono oznaki zwyrodnień, np. anomalie w budowie czaszki i skrócenie kręgów (Nasimovič 1973).

Przypadki krzyżowania się wilków z kojotami obserwowano w ostatnich kilkudziesięciu latach we wschodniej Kanadzie i Minnesocie w Stanach Zjednoczonych (Wayne i Jenks 1991, Wayne i Gittleman 1995). Na tych terenach liczebność wilków na skutek redukcji ich stanu i zmian środowiskowych znacznie spadła, podczas gdy zasięg występowania kojotów rozszerzył się. Pierwotne mieszańce były formami pośrednimi, przypominającymi wyglądem zarówno kojota, jak i wilka. Na podstawie badań genetycznych przypuszcza się, że pierwsze krzyżówki powstawały między samcami wilków i samicami kojotów, ponieważ wśród mieszańców wiele osobników miało mitochondrialny DNA charakterystyczny dla kojotów (Wayne i Jenks 1991).

Wszystkie dane wskazują również na to, że cynamonowo ubarwiony psowaty zwany przez Amerykanów *red wolf* (wilk rudy, *Canis rufus*) także jest krzyżówką kojota i wilka. Początkowo występował on dość licznie w południowo-wschodnich stanach USA. Jednak jego liczebność tak szybko zmniejszała się, że w 1975 roku uznano go za zwierzę wymarłe w stanie dzikim. Przez krzyżowanie i selekcję niewielu osobników, które przetrwały w niewoli, zwiększono jego pogłowie i podjęto próby przywrócenia go naturze. Nie znaleziono dotychczas żadnych typowych dla wilka rudego sekwencji genetycznych potwierdzających jego odrębność (Wayne i Gittleman 1995). Według tych autorów proces krzyżowania się wilków i kojotów, którego efektem było powstanie wilka rudego, rozpoczął się na początku migracji Europejczyków na kontynent północnoamerykański. W XVIII wieku rozwój osadnictwa, wylesianie i zabijanie wilków doprowadziło do sytuacji, jaką dziś obserwuje się we wschodniej Kanadzie i Minesocie. Populacja wilków zanikała, a ocalałe osobniki zaczęły krzyżować się z bardziej odpornymi na prześladowanie przez ludzi kojotami. Wilk rudy jest więc najprawdopodobniej hybrydą kojota i wymarłego już podgatunku wilka, po którym być może odziedziczył kolor futra.

Norka amerykańska sprowadzona do Europy mogła, jako bardziej sprawny w polowaniu i nieco większy gatunek, przyczynić się do wyparcia rodzimej norki europejskiej na skutek konkurencji (Popov 1949, 1964, Danilov i Tumanov 1976, Maran 1991, Sidorowich 1993, Maran i Hettonen 1995). Jest jednak i inna hipoteza lansowana przez Ternovskij'ego (1977). Obydwa łasicowate różnią się liczbą chromosomów (u norki amerykańskiej jest ich 30, a u europejskiej 38 – Grafodatskij i in. 1976) i płody będące efektem krzyżówek międzygatunkowych giną w łonie matki. Ternovskij sugeruje, że większe samce norki amerykańskiej wygrywają konkurencję o samice norki europejskiej z samcami tego drugiego gatunku. Dodatkowo, gatunek północnoamerykański wcześniej

rozpoczyna rozród, toteż samce norki amerykańskiej mogą kojarzyć się najpierw z samicami własnego, a potem i obcego gatunku. Ponieważ jednak potomstwo takich krzyżówek nie przeżywa, efektem jest spadek liczebny populacji norki europejskiej.

Inną hipotezę tłumaczącą zanikanie norki europejskiej przedstawił Grinqvist (1981), który przeglądając materiały muzealne stwierdził, że wiele z okazów wygląda na mieszańce tchórza i norki europejskiej. Autor ten połączył to odkrycie z faktem, że w północnej Europie początkowe dekady obecnego wieku były ciepłe, co sprzyjało rozprzestrzenianiu się tchórza na północ. Grinqvist sugeruje, że norka europejska była stopniowo wchłaniana przez tchórza („*gradually absorbed by polecats*”). Występowanie dzikich hybrydów między tymi dwoma gatunkami jest znane od dawna w piśmiennictwie rosyjskim (Ognev 1931, Novikov 1939). Również i nowsze doniesienia (Tumanov i Zverev 1986) wskazują, że w naturze nadal spotyka się mieszańce obu tych zwierząt.

8. Uwagi końcowe

Z dokonanego przeglądu wynika, że relacje między drapieżnikami są bardzo złożone. Oprócz konkurencji, drapieżnictwa *sensu stricto* i pasożytnictwa – a więc wręcz podręcznikowych przykładów interakcji – obejmują one takie formy, jak: współdziałanie w łowach, hybrydyzacja, korzystanie z ukryć i schronień itd.

Efektom tych relacji są zachowania antydrapieżnicze wśród drapieżników, powstawanie grup socjalnych, rozwój różnorodnych odmian opieki nad potomstwem, czy też adaptacje morfologiczne, np. u skunksa.

Jest bardzo znamienne, że zależnie od okoliczności (proporcji liczebnych współwystępujących gatunków, zasobów pokarmu i jego dostępności, stanu fizjologicznego osobników itp.), oddziaływania międzygatunkowe zmieniają się w bardzo szerokich granicach, co świadczy o plastycznym behawiorze większości gatunków drapieżnych.

O dziwo, szczególnie słabo poznane są ekologiczne konsekwencje zabijania osobników jednych gatunków przez drugie. W większości przypadków nie potrafimy powiedzieć, na ile jest ono intensywne i jak wpływa na liczebność, rozmieszczenie i zmiany areału sympatrycznych gatunków. Często wnioskujemy o sile tych oddziaływań *post factum*, np. po wyeliminowaniu lub znacznym zmniejszeniu liczebności któregoś z gatunków w takim zespole. Zgromadzenie dalszych faktów, miejmy nadzieję, przyczyni się do rozstrzygnięcia tych wątpliwości.

Podziękowania. Jestem wdzięczny Kolegium Redakcyjnemu i anonimowym Recenzentom „Wiadomości Ekologicznych” za wnikliwe uwagi dotyczące spraw merytorycznych i redakcyjnych mego artykułu.

Piśmiennictwo

Bibikov D. L. 1985 – Volk – Izd. Nauka, Moskva.

- Boitani L. 1982 – Wolf management in intensively used areas of Italy (W: Wolves of the world. Red. F. H. Harrington, P. C. Paquet) – Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, 146–157.
- Bothma J. Du. P., Le Riche E. A. N. 1984 – Aspects of the ecology and the behaviour of the leopard *Panthera pardus* in the Kalahari desert – Koedoe, suppl. 27: 295–297.
- Carbyn L. N. 1982 – Coyote population fluctuations and spatial distribution in relation to wolf territories in Riding Mountain National Park, Manitoba – Can. Field–Nat. 96: 176–183.
- Case T. J., Gilpin M. R. 1974 – Interference competition and niche theory – Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 71: 3073–3077.
- Curio E. 1976 – The ethology of predation – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Danilov P. I., Rusakov O. S., Tumanov I. L. 1979 – Chiščnyje zverii Severo–Zapada SSSR – Nauka, Leningrad.
- Danilov P. I., Tumanov I. L. 1976 – Kunii Severo-Zapada SSSR – Nauka, Leningrad.
- Dekker D. 1983 – Denning and foraging habits by red foxes, *Vulpes vulpes*, and their interactions with coyotes, *Canis latrans*, in central Alberta, 1972–1981 – Can. Field–Nat. 97: 303–306.
- Ekman S. 1958 – Über den nordeuropäischen Vielsfraß (*Gulo gulo* L.) – Z. Säugetierkunde, 23: 3–4.
- Eloff F. C. 1984 – Food ecology of the Kalahari lion *Panthera leo vernayi* – Koedoe, suppl. 27: 249–258.
- Errington P. L. 1937 – Food habits of Iowa red foxes during a drought summer – Ecology, 18: 53–61.
- Fritts S. H., Paul W. J. 1989 – Interactions of wolves and dogs in Minnesota – Wildl. Soc. Bull. 17: 121–123.
- Geller M. Ch. 1959 – Biologija ussurijskogo enota akklimatizirovannogo na severo-zapade evropejskoj časti SSSR – Tr. Nauč. Isledov. Inst. Selskogo Chozjajstva Krajnego Severa, 9: 115–124.
- Geptner V. G., Naumov N. P. 1967 – Mlekopitajuščie Sovetskogo Sojuza. II. Morskie korovy i chiščnyje – Izd. Vyzšaja Škola, Moskva.
- Geptner V. G., Naumov N. P. 1972 – Mlekopitajuščie Sovetskogo Sojuza. II. Chiščnyje (Gieny i koški) – Izd. Vyzšaja Škola, Moskva.
- Goszczyński J. 1977 – Connections between predatory birds and mammals and their prey – Acta Theriol. 22: 399–430.
- Goszczyński J. 1991 – The food habits of buzzards and goshawks during the nesting period (W: Transaction of the XXth Congress of Game Biologist. 1. Red. S. Csanyi, J. Erhaft) – Univ. Agricultural Sciences, Gödöllo, 387–390.
- Goszczyński J. 1995 – Lis. Monografia przyrodniczo-łowiecka – Wyd. Oikos, Warszawa.
- Goszczyński J., Piłatowski T. 1986 – Diet of common buzzards (*Buteo buteo* L.) and goshawks (*Accipiter gentilis* L.) in the nesting period – Ekol. Pol. 34: 655–667.
- Grafodatskij A. S., Volobuev V. T., Ternovskij D. V., Radžabli S. I. 1976 – G-okraska chromosom semi vidov kunich (*Carnivora, Mustelidae*) – Zool. Ž. 55: 1704–1709.
- Grinqvist E. 1981 – Flodirillern (*Mustela lutreola*) i Finland samt den troliga orsaken till dess tillbakagång – Mem. Soc. Fauna Flora Fenn. 57: 41–49.
- Haglund B. 1966 – Winter habits of the lynx (*Lynx lynx* L.) and wolverine (*Gulo gulo* L.) as revealed by tracking in the snow – Viltrevy, 4: 81–310.
- Harrison D. J. 1986 – Coyote dispersal, mortality, and spatial relationships with red foxes in Maine – Ph. D. dissertation, University of Maine, Orono.
- Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Okarma H., Ruprecht A. L. 1992 – Wolf predation and snow cover as mortality factors in ungulate community of the Białowieża National Park, Poland – Oecologia, 90: 27–36.

- Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Szymura A. 1989 – Food niche overlaps in a winter community of predators in the Białowieża Primeval Forest, Poland – *Acta Theriol.* 34: 487–496.
- Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Szymura L. 1995 – Weasel population response, home range, and predation on rodents in a deciduous forest in Poland – *Ecology*, 76: 179–195.
- Jędrzejewski W., Schmidt K., Miłkowski L., Jędrzejewska B., Okarma H. 1993 – Foraging by lynx and its role in ungulate mortality: the local (Białowieża Forest) and the palearctic viewpoints – *Acta Theriol.* 38: 385–403.
- Jędrzejewski W., Szymura A., Jędrzejewska B. 1994 – Reproduction and food of the buzzard *Buteo buteo* in relation to the abundance of rodents and birds in Białowieża National Park, Poland – *Ethol. Ecol. Evol.* 6: 179–190.
- Johnson D. H., Sargeant A. B. 1977 – Impact of red fox population on the ratio of prairie mallards – *U. S. Fish and Wild. Serv., Wildl. Res. Rep.* 6: 1–56.
- Klem D. Jr., Hillegass B. S., Peters D. A. 1985 – Raptors killing raptors – *Wilson Bull.* 97: 230–231.
- Korneev A. I. 1954 – Enotovidnaja sobaka *Nyctereutes procyonoides* Gray na Ukraine (rezultaty rabot po akklimatizacii) – *Tr. Zool. Muzeja Kiev. Inst. im. T. G. Sevčenko*, 4: 13–72.
- Korpimäki E., Norrdahl K. 1989 – Avian predation on mustelids in Europe 1: occurrence and effects on body size variation and life traits – *Oikos*, 55: 205–215.
- Kossak S. 1988 – Winter penetration and movements of a male lynx – *Acta Theriol.* 33: 354–360.
- Kossak S. 1989 – Multiple hunting by lynx and red fox and utilization of prey by some carnivores – *Acta Theriol.* 34: 505–512.
- Krefting L. W. 1969 – The rise and fall of the coyote on Isle Royale – *Naturalist*, 20: 25–31.
- Kuahala K. 1992 – Ecological characteristics of the raccoon dog in Finland – Academic dissertation, Helsinki.
- Kučerenko C. P. 1976 – Čiornyj (belogrudyj) medved' (W: Krupnye chiščniki. Red. A. A. Kaleckij) – *Izd. Lesnaja promyšlennost, Moskva*, 198–222.
- Lindström E. R., Brained S. M., Helledin J. O., Overskang K. 1995 – Pine marten-red fox interactions: a case of intraguild predation? – *Ann. Zool. Fenn.* 32: 123–130.
- Maran T. 1991 – Distribution of the European mink, *Mustela lutreola*, in Estonia: A historical review – *Folia Theriol. Estonica*, 1: 1–17.
- Maran T., Hettonen H. 1995 – Why is the European mink (*Mustela lutreola*) disappearing? – A review of the process and hypotheses – *Ann. Zool. Fenn.* 32: 47–54.
- Mech L. D. 1966 – The wolves of Isle Royale – *U. S. National Parks Service Fauna Ser. No. 7*, U. S. Government Printing Office, Washington, D. C.
- Mech L. D. 1970 – The wolf: the ecology and behavior of an endangered species – *Doubleday*, New York.
- Mills M. G. L. 1984 – Prey selection and feeding habits of the large carnivore in the southern Kalahari – *Koedoe*, suppl. 27: 281–294.
- Mól H. 1987 – Niektóre elementy obrazu wściekłej zwierząt w Polsce – *Życie Weterynaryjne*, 62: 321–327.
- Mól H. 1996 – Sytuacja epizootyczna wściekłej zwierząt w Polsce – *Biul. Inform. Min. Rol. i Gospod. Żywnościowej*, 6–7: 8–11.
- Mulder J. L. 1990 – The stoat *Mustela erminea* in the Dutch dune region, its local extinction, and possible cause: the arrival of the fox *Vulpes vulpes* – *Lutra*, 33: 1–21.
- Nasimovič A. A. 1973 – Sobol, kunicy, charza – *Izd. Nauka, Moskva*.
- Nasimovič A. A., Isakov J. A. 1985 – Pesec, lisica, enotovidnaja sobaka – *Izd. Nauka, Moskva*.
- Novikov G. A. 1939 – Evropejska norka – *Izd. Leningradskogo Gos. Univ., Leningrad*.
- Novikov G. A. 1971 – Žizn' na snegu i pod snegom – *Izd. Leningradskogo Univ., Leningrad*.

- Nowak R. M. 1978 – Evolution and taxonomy of coyotes and related *Canis* (W: Coyotes: biology, behaviour, and management. Red. M. Bekoff) – Academic Press, New York, 229–274.
- Odum E. P. 1977 – Podstawy ekologii – PWRiL, Warszawa.
- Ognev S. I. 1931 – Zveri Vostočnoj Evropy i Severnoj Azii. Chiščnye mlekopitajuščie. II – Glavnauka, Moskva, Leningrad.
- Okarma H. 1992 – Wilk – monografia przyrodniczo-łowiecka – Sumptem autora, Białowieża.
- Pacquet P. C. 1989 – Behavioral ecology of sympatric wolves (*Canis lupus*) and coyotes (*C. latrans*) in Riding Mountain National Park, Manitoba – Ph. D. thesis, Department of Zoology, Univ. of Alberta, Edmonton.
- Peterson R. O. 1977 – Wolf ecology and prey relationships on the Isle Royale – U. S. National Park Service, Sci. Monogr. Ser. No. 11, Washington, D. C.
- Pianka E. R. 1981 – Ekologia ewolucyjna – PWN, Warszawa.
- Popov J. K. 1956 – Materialy po ekologii enotovidnoj sobaki v Tatarskoj ASSR – Izv. Kazanskogo Filjala AN SSSR, 5: 112–134.
- Popov V. A. 1949 – Materialy po ekologii norki (*Mustela vison* Br.) i rezultaty akklimatizacii eo v Tatarskoj ASSR – Tr. Kazansk. Filjala AN SSSR, 2: 1–140.
- Popov V. A. 1964 – Rezultaty akklimatizacii amerikanskoj norki (*Mustela vison* Br.) v SSSR (W: Prirodnye resursy Volžsko–Kamskogo Kraja) – Moskva, 5–15.
- Pulliainen E. 1980 – Food and feeding habits of the pine marten in Finnish Lapland in winter (W: Worldwide Furbearer Conference Proceedings. Red. J. A. Chapman, D. Pursley) – Frostburg, Maryland, USA, 1: 580–598.
- Pulliainen E. 1981 – Winter diet of *Felix lynx* L. in SE Finland as compared with the nutrition of other northern lynxes – Z. Säugetierkunde, 46: 249–259.
- Sargeant A. B., Allen S. H. 1989 – Observed interactions between coyotes and red foxes – J. Mammal. 70: 631–633.
- Sargeant A. B., Allen S. H., Hastings J. O. 1987 – Spatial relation between sympatric coyotes and red foxes in North Dakota – J. Wildl. Manage. 51: 285–293.
- Sidorovich V. E. 1993 – Reproductive plasticity of the American mink *Mustela vison* in Belarus – Acta Theriol. 38: 175–183.
- Sludskij A. A. 1964 – Vzaimopomošč vo vremja ochot u chiščnikov različnyh vidov (Adjutorizm) – Zool. Ž. 43: 1205–1211.
- Sosnowski J. 1991 – Fauna ptaków drapieżnych Puszczy Pilickiej – Wyd. Muzeum w Tomaszowie Mazowieckim.
- Stenlund M. H. 1955 – A field study of the timber wolf (*Canis lupus*) on the Superior National Forest, Minnesota – Minnesota Department of Conservation, Tech. Bull. 4: 1–55.
- Storch I., Lindström E., Jounge de J. 1990 – Diet and habitat selection of the pine marten in relation to competition with the red fox – Acta Theriol. 35: 311–320.
- Sumiński P. 1962 – Les caractères la forme pure du chat sauvage *Felis silvestris* Schreber – Archives des Sciences, 15: 277–296.
- Švarc S. S. 1959 – Nekotorye voprosy problemy vida u nazemnyh pozvonočnyh životnyh – Tr. Inst. Biol. Uralskogo Filjala AN SSSR, 11. Sverdlovsk.
- Šyškin I. B. 1976 – Tigr (W: Krupnye chiščniki. Red. A. A. Kaleckij) – Izd. Lesnaja Promyšlennost, Moskva, 10–58.
- Ternovskij D. V. 1977 – Biologija kuniceobraznyh – Izd. Nauka, Novosibirsk.
- Thurber J. M., Peterson R. O., Woolington J. D., Vucetich J. A. 1992 – Coyote coexistence with wolves on the Kenai Peninsula, Alaska – Can. J. Zool. 70: 2494–2498.
- Truszkowski J. 1976 – Role of the common buzzard (*Buteo buteo* L.) in agrocenoses of the Middle Wielkopolska – Pol. Ecol. Stud. 2: 103–111.

- Tumanov I. L., Zverev E. L. 1986 – Sovremennoe razpostranenie i čislennost evropejskoj norki (*Mustela lutreola*) v SSSR – Zool. Ž. 65: 426–435.
- Voigt D. R., Earle B. D. 1983 – Avoidance of coyotes by red fox families – J. Wildl. Manage. 47: 852–857.
- Wayne R. K., Gittleman J. L. 1995 – Czy wilk rudy jest odrębnym gatunkiem? – Świat Nauki, 9: 27–31.
- Wayne R. K., Jenks S. M. 1991 – Mitochondrial DNA analysis implying extensive hybridization of the endangered red wolf *Canis rufus* – Nature, 351: 565–568.
- Weber D. 1988 – Experiments on microhabitat preference of polecats – Acta Theriol. 33: 403–413.
- Włodek K., Krzywiński A. 1986 – Zu Biologie und Verhalten des Marderhundes (*Nyctereutes procyonoides*) in Polen – Z. Jagdwiss. 32: 203–215.
- Yamamoto I. 1987 – Parental care in the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* during the early rearing period (W: Animal societies: theories and facts. Red. Y. Ito, J. L. Brown, J. Kikkawa) – Japan Sci. Soc. Press, Tokyo, 189–195.
- Želtuchin A. S. 1986 – Biocenotičeskie svjazi rysy (*Lynx lynx*) v južnoj tajge Verchnivolžja – Zool. Ž. 55: 259–271.

Summary

A wide variety of interactions is observed among predatory mammals and birds. They may range, as in the classic Odum's concept, from predation through competition, parasitism etc. to cooperation. Even in the same pairs of species one kind of interaction may turn into another, and moreover, some of them cannot be univocally defined. For example, so called “interference competition” may take form of pure predation, or competition or the mixture of both.

In my opinion, most of those interactions are the consequences of certain specific features of predatory species, such as: (i) killing abilities and utilization of results of hunting success of other predators; (ii) use of nest, dens and burrows inhabited by other species; (iii) a tendency to interspecific hybridization.

Predators may kill other predators by hunting them or in defence of the burrows and the territories, or just a result of an aggressive behaviour. Sometimes the hunting pressure is so intensive that the predator may significantly affect the density of the other smaller carnivore (Table I). The aggressive behaviour and the persecution of the smaller species usually caused an avoidance behaviour in the victimized species. Strong persecution of one species by another would often lead to spatial separation (Fig. 1), and even to exclusion of the weaker species from the area.

The use of burrows, nest and shelters of other species (Table II), as well as use of carcasses of prey killed by other predators ranges from parasitism to commensalism.

Some carnivore species exhibit a strong tendency to hybridization, as found in the case of the wolf and the domestic dog, the wolf and coyote, the European mink and the polecat or the sable and the pine marten. The hybridization may be viewed as a way of gene promotion in the absence of sexual partners in the area or it may serve the elimination of the sympatric competitor species. The later possibility was pointed out by Ternovskij (1977) in his hypothesis explaining hybridization between the European and the American minks.

Communal hunting of two carnivore species is well documented in literature. This type of interaction is known between the red fox and *Vormela peregusna* in the steppe zone of Eastern Europe and Asia, as well as between the coyote and the American badger in North America.

The presence of the antipredatory behaviour in many carnivore species, and some features of carnivore social live, e.g. group formation, parental care and helpers, testify that predation might play an important role in survival, density and distribution of predatory species.

(wpłynęło: 31 VII 1996 r.)