

Bogumiła Jędrzejewska  
Włodzimierz Jędrzejewski

Zakład Badania Ssaków PAN  
17—230 Białowieża

## Wpływ płoszenia ofiar przez drapieżniki na układ drapieżca-ofiara

Evasive response of prey  
and its effect  
on predator-prey relationships

### 1. Wprowadzenie

W odniesieniu do układów drapieżca-ofiara w świecie kręgowców akcentowano dotychczas zależności troficzne (eksploatację ofiar przez drapieżniki) jako mniej lub bardziej poddające się próbom ilościowego oszacowania. Aspekt paratroficzny, oczywisty w poznaniu potocznym, opiera się na poznaniu naukowym. W tej pracy przedstawiamy hipotezę Charnova i in. (1976) na temat płoszenia potencjalnych ofiar przez drapieżnika i skutków tego procesu dla funkcjonowania populacji ofiar i drapieżników. Dokonujemy następnie przeglądu wyników badań eksperymentalnych i terenowych potwierdzających rolę strachu przed drapieżnikiem w modyfikowaniu preferencji środowiskowych i zachowania ofiar. Stawiamy hipotezę, że fakt rozpoznawania i aktywnego unikania drapieżnika przez jego ofiary odegrał istotną rolę w ewolucji sposobów użytkowania przestrzeni przez drapieżniki. Równomierny rozkład areałów drapieżników ptasich, równomierną i rotacyjną penetrację terytorium przez osobnika, utrzymywanie areałów osobniczych znacznie większych, niż wynikałoby z zapotrzebowania pokarmowego oraz częste zmiany nor i legowisk u ssaków drapieżnych interpretujemy jako przystosowania drapieżników prowadzące do obniżenia niepożądanego efektu płoszenia ofiar, który drastycznie zmniejsza sukces łowiecki.

### 2. Optymalizacja żerowania drapieżnika: twierdzenie o granicznej opłacalności i problem płoszenia ofiar

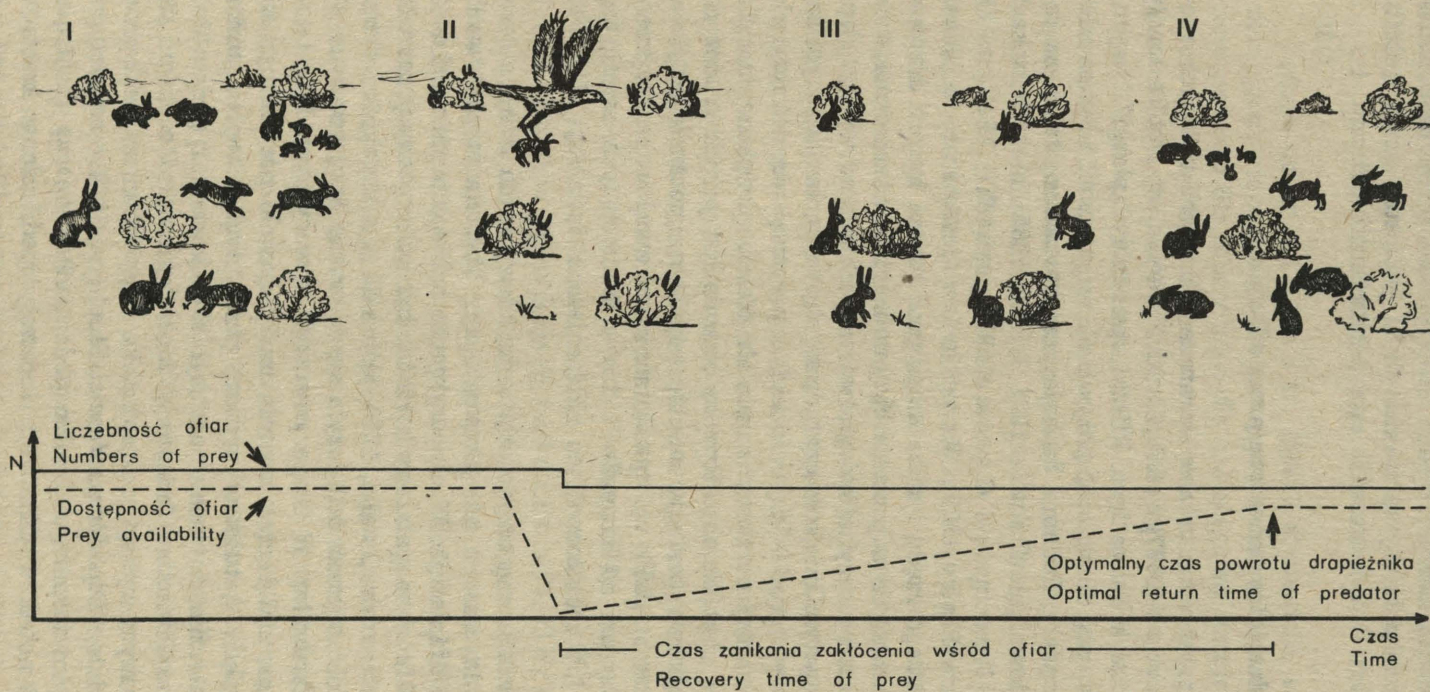
Od połowy lat pięćdziesiątych, gdy Pitelka i in. (1955) zaproponowali, że podstawowym czynnikiem kształtującym dynamikę liczebności gryzoni może być drapieżnictwo, przeprowadzono wiele szeroko zakrojonych badań nad wpływem zespołu drapieżników na populacje ofiar, głównie gryzoni (Pearson 1966, 1971, Ryszkowski i in. 1973, Boonstra 1977, Goszczyński 1977, Erlinge i in. 1983, 1984, Erlinge 1987). We wszystkich tych pracach starano się ustalić wielkość presji drapieżników, czyli liczbę bądź biomasę ofiar zjadanych w stosunku do żyjących na terenie badań.

Natomiast pytanie o pośredni wpływ drapieżnika na ofiary pojawiło się dopiero w ekologii behawioralnej, jako element rozważań o optymalizacji żerowania drapieżnika (Charnov 1976, Charnov i in. 1976). Istotą koncepcji Charnova było założenie, że środowisko penetrowane przez drapieżnika jest heterogenne i składa się z „plam” o różnej obfitości pokarmu. Drapieżnik, przebywając i polując w jednej plamie, obniża jej zasoby zarówno przez wyjadanie ofiar (zmniejszanie ich liczebności) jak i przez płoszenie ich (zmniejszanie dostępności). W zmatematyzowanej formie tego modelu, zwanego twierdzeniem o granicznej opłacalności (ang. marginal value theorem), Charnov (1976) uwzględnił tylko zjadanie ofiar przez drapieżnika. Od rozpoczęcia eksploatacji plamy tempo zdobywania pokarmu rośnie aż do pewnego maksimum, a następnie maleje z upływem czasu. Drapieżnik powinien opuścić daną plamę i przejść do innej w chwili, gdy szybkość zdobywania przez niego pokarmu przyjmuje wartość równą średniej szybkości zdobywania pokarmu w środowisku. Czas pozostawiania w plamie jest do pewnego stopnia modyfikowany przez koszty przemieszczania się: im większe odległości między plamami, tym dłużej opłaca się pozostawać w jednym miejscu.

Charnov i in. (1976) sądzili, że zmniejszanie dostępności ofiar (ang. prey depression) zachodzi w wyniku dwóch procesów: wyjadania oraz płoszenia i niepokojenia przez samo pojawienie się drapieżnika. Ten drugi proces może mieć również duże znaczenie tak dla ofiary, jak i drapieżnika. Strach przed drapieżnikiem powoduje: (1) zmianę zachowania potencjalnych ofiar, np. czasowe przerwanie żerowania lub tokowania, itp.; (2) zmianę mikrośrodowiska, tzn. usunięcie się na jakiś czas w miejsca niedostępne lub mniej dostępne dla drapieżnika. Obie reakcje występują zwykle razem (rys. 1). Po zniknięciu drapieżnika strach i powodowane przezeń zakłócenia mijają, a czas powrotu do normalnej aktywności jest różny. Wyznacza on także optymalny czas powrotu drapieżnika w to samo miejsce (rys. 1).

Charnov i in. (1976) przypuszczali, że płoszenie ofiar przez drapieżniki jest w przyrodzie powszechne i jedynie fotony światła bez przerwy „połykane” przez fotosyntetyzujące rośliny bądź zooplankton filtrowany przez wieloryby nie wykazują tej reakcji. Płoszenie ofiar mogło odegrać istotną rolę w ewolucji systemów terytorialnych u drapieżników, jako że wyłączenie użytkownika jakiejś przestrzeni przez drapieżnika A zmniejsza ryzyko niepożądanego wpływu na ofiary przez drapieżnika B tego samego gatunku, lub innego, lecz w podobny sposób płoszącego ofiary. Płoszenie ofiar mogłoby też sprzyjać współwystępowaniu drapieżników na jednym terenie, np. ssaki drapieżne polujące pod osłoną krzewów mogą wypłaszać gryzonie w bardziej otwarte miejsca, przez co stają się one łatwiejszym łupem dla ptaków drapieżnych.

Hipoteza płoszenia ofiar przez drapieżnika wyrosła nie tyle z syntezy ówczesnej wiedzy, co z niezwyklej intuicji jej autorów. Nie stała się



**Rys. 1.** Płoszenie ofiar przez drapieżcę (wg Charnova i in. 1976) zmniejsza ich dostępność dla drapieżnika. Potencjalne ofiary reagują zmianą zachowania i użytkowania mikrośrodowiska na jego pojawienie się i atak (II). Powrót do stanu sprzed zakłócenia (IV) wyznacza optymalny czas powrotu drapieżnika

Prey depression by a predator (according to Charnov et al. 1976). The appearance and attack of a predator (II) lowers the availability of prey by altering the behavior and microhabitat use in prey. The recovery time of prey (IV) determines the optimal return time for a predator

też bezpośrednią zachętą do badań w tym kierunku. Natomiast myśl, że użytkowanie różnowartościowych plam środowiska przez drapieżnika rządzone jest ekonomiką zdobywania energii w jednostce czasu, została bardzo szybko podjęta i testowana na wielu gatunkach zwierząt.

### 3. Koszty unikania drapieżcy ponoszone przez ofiary

Pierwsze prace przeprowadzano w starannie dobranych układach ekologicznych. Np. Davies (1977) badał pliszki *Motacilla* ssp., które łowiły owady obsiadające kał krów na łące. Pliszki opuszczały „placki” i wyruszały do następnych, gdy dostępność pożywienia w „placku” i tempo zdobywania pokarmu malały. Podobne badania przeprowadzono także na innych ptakach wróblowatych (Cowie 1977, Lima 1985), małych ssakach (Lima i in. 1985, Newman i Caraco 1987), rybach (Metcalf i in. 1987) i owadach (Pyke 1979). Wszystkie te zwierzęta nie są jednak drapieżcami najwyższego rzędu i same mogą paść łupem innych drapieżników. Toteż zauważono, że w procesie optymalizacji ich żerowania ważną rolę odgrywa element ryzyka, który stwarza problem, co wybrać: lepszy kęs w ryzykownym miejscu, czy gorszą strawę w bezpiecznym zaciszu; co robić: dłużej najadać się o świcie, czy usunąć się do nory nie tak sytym, ale też mniej narażonym na atak ptaków drapieżnych, dla których jest jeszcze zbyt ciemno. Ryzyko okazało się jednak trudne do oszacowania. Początkowo posługiwano się pojęciem „poczucie zagrożenia” (ang. perception of risk), co starano się symulować w eksperymentach różnym oddaleniem od krzewów i drzew stanowiących osłonę (np. Lima i in. 1987) lub zróżnicowanym natężeniem światła (np. Kotler 1984).

Wykryto, że poczucie zagrożenia często rządzi wyborem miejsca żerowania oraz uszczupla czas na nie przeznaczony, kosztem wypatrywania czy nie pojawia się drapieżnik. W eksperymentach Newman a i Caraco (1987) lepszy, obficiejszy karmnik był ignorowany przez wiewiórki *Sciurus carolinensis* Gmelin, 1788, jeśli stał zbyt daleko od drzew i krzewów. Większość wiewiórek tłoczyła się wówczas przy gorszym, ale bezpieczniejszym karmniku. W eksperymentach wiwaryjnych Kotlera (1984) manipulowanie natężeniem światła modyfikowało preferencje mikrośrodowiskowe pięciu gatunków gryzoni pustynnych. Stopień unikania otwartych przestrzeni w jasne noce był skorelowany z podatnością tych gryzoni na drapieżnictwo (mierzoną morfologicznymi cechami decydującymi o wczesnym wykryciu drapieżnika i szybkości ucieczki przed nim). Najmniej podatne *Dipodomys deserti* Stephens, 1887 reagowały na światło w niewielkim stopniu, a bardzo podatne *Peromyscus maniculatus* (Wagner, 1845) nawet w ciemności żerowały pod osłoną krzewów. Podobną reakcję unikania otwartych przestrzeni w jasne księżycowe no-

ce zauważono w badaniach terenowych nad gryzoniami pustynnymi *Dipodomys merriami* Mearns, 1890 i *Perognathus penicillatus* Woodhouse, 1852 (Price i in. 1984). Żerowanie stale w bliskości krzewów stwierdzono też u wróbla białoszyjnego *Zonotrichia albicollis* (Schneider 1984).

Jednak ostatnio Lima i in. (1987) stwierdzili, że operowanie pojęciem „poczucie zagrożenia” jest mylące, bowiem krzewy mogą być ukryciem zarówno dla ofiary jak i dla czającego się drapieżnika. W ich eksperymentach nad trzema gatunkami ptaków z rodziny *Emberizidae*, *Melospiza melodia* (Wilson, 1810), *Pipilo erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) i *Junco hyemalis* (Linnaeus, 1758) najczęściej żerowały niezbyt blisko krzewów, choć zaniepokojone szukały w nich schronienia. Sztuczne zagęszczenie krzewów (dodanie gałęzi żywotnika, aby zasłaniały wnętrze krzewu) powodowało jednak, że ptaki żerowały znacznie dalej od nich. Lima i in. (1987) sugerowali więc, że w tego typu eksperymentach należałoby operować rzeczywistym ryzykiem powodowanym przez właściwy dla danego terenu i gatunku ofiary gatunek drapieżnika. Podobnie w badaniach nad świstakami *Marmota flaviventris* (Audubon et Bachman, 1841) stwierdzono, że żerując unikają one miejsc z wysoką roślinnością, która mogłaby ukrywać drapieżnika (Carey 1985). Świstak tatarski *Marmota marmota* (Linnaeus, 1758) na tzw. strażowanie, czyli wypatrywanie czy nie zbliża się niebezpieczeństwo wybiera miejsca odkryte i wyniesione (Byrcyn-Gąsiennica niepubl.).

Równocześnie narastała wiedza o wrodzonych lub nabytych umiejętnościach rozpoznawania drapieżnika przez ofiary. Norniki *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761) i *M. arvalis* (Pallas, 1778) rozpoznają zapach łasicy *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766 i gronostaja *M. erminea* Linnaeus, 1758 i aktywnie go unikają (Stoddart 1976, Gorman 1984). W eksperymentach Macdonalda (1980) myszy zaroślowe *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) nie jadły pokarmu znakowanego zapachem łasicy. Normica ruda *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) i mysz leśna *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) rozpoznają zapach łasicy, choć odmienne na niego reagują (Jędrzejewski i Jędrzejewska niepubl.). Nowo narodzone jelonki *Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780) odpychały od pokarmu zmieszany z jego zapachem zapach drapieżnika, przy czym na sympatryczne gatunki (kojot *Canis latrans* Say, 1823) reagowały one znacznie silniej, niż na allopatryczne, tzn. lwa *Panthera leo* (Linnaeus, 1758), tygrysa *P. tigris* (Linnaeus, 1758) i lamparta śnieżnego *P. uncia* (Schreber, 1775) (Muller-Schwartz 1972). Zapach kału dużych drapieżników kotowatych okazał się bardzo skuteczny w ochronie sadzonek leśnych przed zgryzaniem ich przez jeleniowate; np. w Holandii powszechnie stosuje się repelenty produkowane z odchodów drapieżników kotowatych trzymanych w ogrodach zoologicznych (por. Melchior i Leslie 1984). Sullivan i Crump (1984) wykazali, że doskonałym repelentem chro-

niącym sadzonki przed zgryzaniem przez zajęce jest wydzielina gruczołów zapachowych niektórych łasicowatych.

Sowy w okresie lęgowym reagują na drapanie po pniu drzewa (symulujące zbliżanie się kuny) przez ukazywanie się u wylotu dziupli i gotowość do ucieczki. Reakcja ta jest istotnie częstsza u sów, na które presja drapieżnika jest silniejsza, tzn. u sowy włochatej *Aegolius funereus* (Linnaeus, 1758) i sowy jarzębatej *Surnia ulula* (Linnaeus, 1758), niż u sóweczki *Glaucidium passerinum* (Linnaeus, 1758) gnieźdzącej się w małych — a więc bezpiecznych — dziuplach (Sonerud 1985). Ptaki i małe ssaki rozpoznają drapieżniki po sylwetce pojawiającej się na niebie (D. Muller-Schwartz i C. Muller-Schwartz 1971, Lima 1985). Nawet larwy płazów wodnych rozpoznają drapieżne ryby po chemicznych substancjach zostawianych przez nie w najbliższym otoczeniu (Petranka i in. 1987).

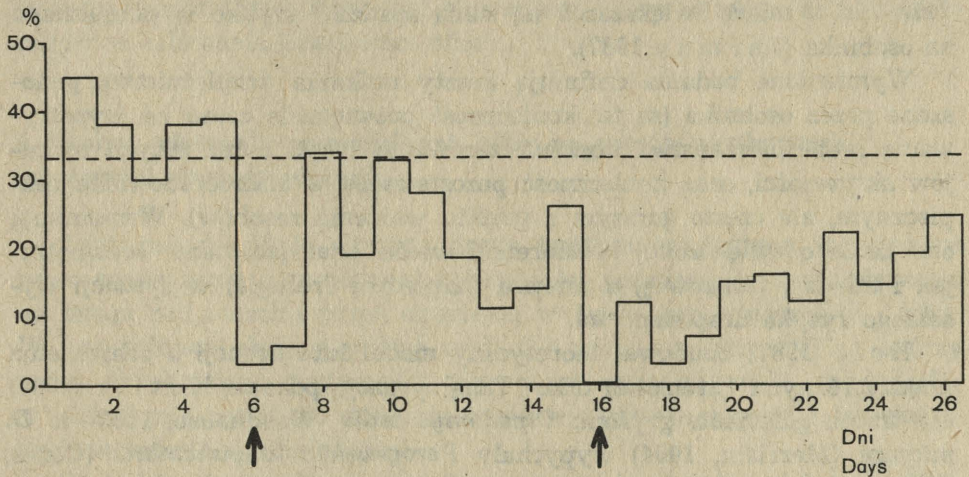
Oprócz cytowanych wyżej reakcji wrodzonych można też wykazać u zwierząt nabytą umiejętność rozpoznawania niebezpieczeństwa, np. bażanty *Phasianus colchicus* Linnaeus, 1758 introdukowane w południowej Szwecji rozpoznają gatunek nadltującego drapieżnika i reagują ucieczką na jastrzębia gołębiarza *Accipiter gentilis* (Linnaeus, 1758) i orła przedniego *Aquila chrysaetos* (Linnaeus, 1758), natomiast bardzo słabo lub wcale nie reagują na myszołowa *Buteo buteo* (Linnaeus, 1758), który nie stanowi dla nich poważnego zagrożenia (Goransson 1981).

To duże zróżnicowanie i bardzo zindywidualizowany charakter wzajemnego rozpoznawania się w układzie drapieżnik-ofiara przemawia na korzyść badania konkretnych układów, zamiast abstrakcyjnego poczucia zagrożenia. Przeprowadzono do tej pory sporą liczbę eksperymentów z makietą drapieżnika (gdy rozpoznawanie drapieżcy przez ofiarę jest wzrokowe) lub żywym zwierzęciem (gdy wchodzi w grę informacje zapachowe), oraz nieliczne obserwacje terenowe w sytuacjach, gdy możliwe powiązania drapieżnik-ofiara są jednoznaczne.

W eksperymentach Limy (1985) sikory czarnogłówki *Parus atricapillus* Linnaeus, 1766 żerowały w karmniku odalonym od osłony (krzewy) w taki sposób, by minimalizować czas pozostawiania bez osłony. Małe cząstki podanego pokarmu częściej połykane były na miejscu, większe cząstki noszone były pod osłonę krzewów i tam zjadane. Ryzyko symulowane było przez „lecającą” makietę jastrzębia *Accipiter striatus* Vieillot, 1807. Na widok sylwetki jastrzębia sikory wydawały okrzyk alarmowy, wszystkie nurkowały w krzewy i pozostawały całkowicie nieruchome przez średnio 116 sek. Powracały do żerowania po 2—4 minutach (porównaj rys. 1), ale niektóre z nich po zakłóceniu powodowanym przez drapieżnika opuszczały miejsce badań.

W naszych pracach wiwaryjnych (Jędrzejewski i Jędrzejewska niepubl.) poddawaliśmy zagrodowe populacje nornicy rudej a następnie myszy leśnej wpływowi czasowej obecności łasicy w jednej z trzech iden-

tycznych, połączonych ze sobą zagród. Kilka kwadransów obecności łasicy w zagrodzie (50 m<sup>2</sup>) powodowało, że osiadłe tam nornice porzucały ją i unikały przez co najmniej 8—12 dni (rys. 2). Reakcja na obecność łasicy i na sam jej zapach zostawiony w środowisku była identyczna. Może to wskazywać na definitywne porzucanie niebezpiecznego miejsca przez nornice, choć w naturze przesunięcia te mogą się odbywać w granicach areálu osobnika lub niewiele poza nie. Myszy leśne poddane takim samym eksperymentom nie porzucały zagrody, którą penetrowała łasica.



**Rys. 2.** Przykład wpływu strachu przed drapieżnikiem na użytkowanie przestrzeni przez potencjalne ofiary. Łasicę *Mustela nivalis* wpuszczano do jednej z trzech zagród zamieszkałych przez nornice rude *Clethrionomys glareolus*. Czasowa obecność łasicy (zaznaczona strzałkami: 24 i 2 godz.) w zagrodzie powodowała unikanie jej przez nornice przez wiele dni. Wykres pokazuje procent nornic przebywających w tej zagrodzie w kolejnych dniach (dane z odłowów). Linia przerywana wskazuje spodziewany procent nornic jeśli ich rozmieszczenie w trzech zagrodach było równomierne (dane oryg.)

Example of space use by prey under the risk of predation. Weasel *Mustela nivalis* was introduced into one of three outdoor pens inhabited by bank voles *Clethrionomys glareolus*. The temporary presence of weasel in one pen (indicated by arrows: 24 and 2 hrs, respectively) caused its avoidance by bank voles for days. Figure shows the per cent of bank voles present in this pen in consecutive days (determined by live-trapping). The broken line shows the per cent of voles expected if the distribution of voles was homogenous in the three pens (orig. data)

O preferencjach środowiskowych dużych roślinożerców w większym stopniu może decydować konieczność unikania drapieżników niż obfitość pokarmu. Skogland (w druku) interpretuje sezonowe zmiany środowisk przez renifery *Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758) w Skandynawii koniecznością ucieczki przed drapieżnikami (wilki, rysie) w okresie wyścień. Samice reniferów przed urodzeniem młodych odchodzą w wyższe,

uboższe, ale bezpieczniejsze partie gór. Także zachowanie nowo narodzonych cieląt innych kopytnych (ukrycie się i pozostawanie bez ruchu bądź postępowanie za matką) było rozważane jako alternatywne przystosowanie do unikania drapieżnictwa (Carli i Robbins 1988).

U wielu gatunków ptaków stwierdzono zbijanie się w stada, jako reakcję na drapieżnika (przegląd w: Pulliam i Caraco 1984). Ostatnio podobne przystosowanie wykryto u kangurów *Macropus giganteus* Shaw, 1790, które padają ofiarą psów dingo. U kangurów żerujących pojedynczo proporcja czasu poświęcanego na rozglądanie się była bardzo duża, ale w miarę zwiększania się stada spadała szybko w przeliczeniu na osobnika (Jarmann 1987).

Wymienione badania definiują koszty unikania drapieżnictwa ponoszone przez osobnika (są to: konieczność poświęcania czasu na wypatrywanie niebezpieczeństwa kosztem żerowania i być może innych rodzajów aktywności, oraz konieczność pozostawania w mikrośrodku bezpiecznym, ale często gorszym z punktu widzenia zasobów). Wzmiankują one także o zwiększonej konkurencji wśród ofiar (zarówno wewnątrzgatunkowej i międzygatunkowej) o miejsca bezpieczne (refugia) w sytuacji wysokiego ryzyka drapieżnictwa.

Holt (1987) zbudował teoretyczny model konkurencji o schronienia między różnymi gatunkami ofiar. Taką sytuację pokazał Kotler (1984) dla trzech gatunków gryzoni: *Dipodomys ordii* Woodhouse, 1853 i *D. microps* (Merriam, 1904) wypychały *Perognathus longimembris* (Coues, 1875) spod osłony krzewów. W naszych eksperymentach wiwaryjnych z nornicami zauważyliśmy silną konkurencję wewnątrzgatunkową powodowaną różnicowaniem homogennego dotąd środowiska na miejsca bezpieczne i ryzykowne (penetrowane przez łasicę). Eksperymentalne zmniejszanie powierzchni bezpiecznej sprawiło, że czas przebywania nornic w refugium był skorelowany z ich masą ciała: osobnikom większym (starszym) udawało się utrzymać tam znacznie dłużej niż małym (młodszym) (Jędrzejewski i Jędrzejewska niepubl.). Także Lima (1985) sugeruje, że sikory o niskiej randze socjalnej ponoszą większe ryzyko, lecz wiąże się to z możliwością łatwiejszego dostępu do pokarmu w warunkach, gdy dominanty w popłochu kryją się w krzewach (niepublikowane prace Orr, cytowane za Limą 1985).

Problem, w jaki sposób koszty unikania drapieżnika ponoszone przez ofiary wpływają na demografię populacji pozostaje całkowicie w sferze spekulacji. Pośredni wpływ drapieżnika na populacje gryzoni, zwłaszcza wykazujących cykliczne zmiany liczebności, był ostatnio podnoszony przez Henttonena i in. (1987) oraz Ydenberga (1987), którzy sugerowali, że może on mieć równie duży wpływ na populację gryzoni, jak eksploatacja troficzna przez drapieżniki. Obaj autorzy nie byli jednak w stanie skonkretyzować tego oddziaływania, lecz przez analogię do badań nad ptakami wróblowatymi sugerowali, że ryzyko drapieżnictwa mo-



że powodować ograniczanie czasu żerowania, co w przypadku samic w okresie rozrodczym prowadziłyby do mniejszych i słabszych miotów. Ydenberg (1987) przypuszczał, że ryzyko to może w ogóle hamować rozród jako wysoce niebezpieczny przy obecności łasic, które rozróżniają zapach samic gryzoni w rui (por. Cushing 1984). Jeśli dołączymy do tej hipotezy fakt, że nornice porzucają teren penetrowany przez łasicę (Jędrzejewski i Jędrzejewska niepubl.) i że w miarę zmniejszania się refugium wzrasta konkurencja, to staje się prawdopodobne, że w szczytowych fazach cyklu, gdy zagęszczenia gryzoni i łasic są wysokie, oddziaływania paratrociczne mogą być elementem, który zwiększa rolę drapieżników w załamaniu liczebności ofiar.

#### 4. Wpływ płoszenia potencjalnych ofiar na sposób użytkowania przestrzeni przez drapieżniki

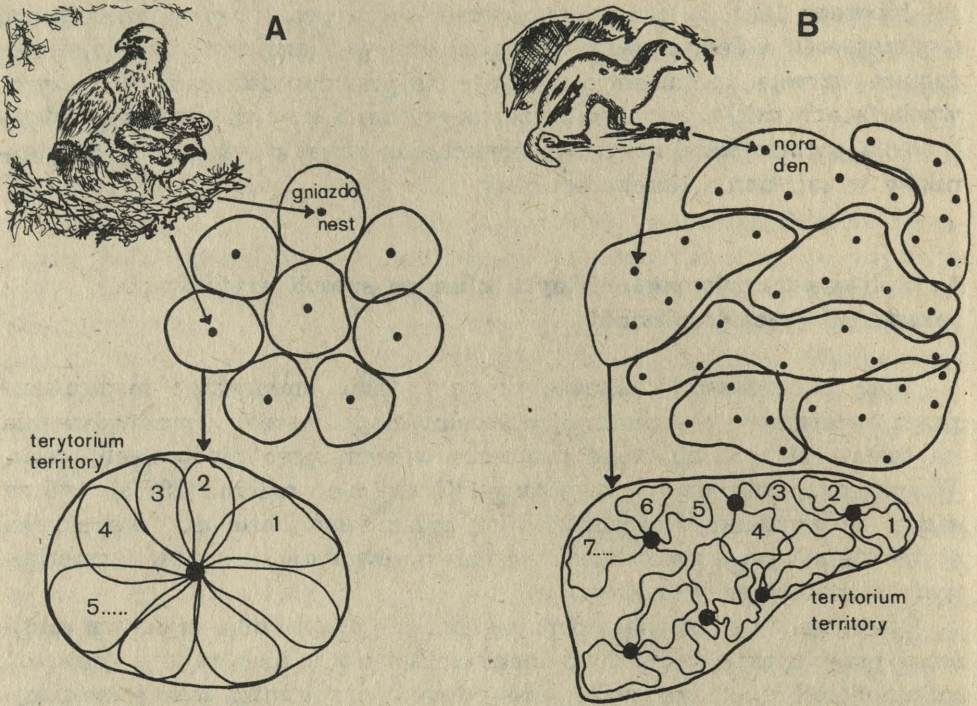
Taką paradoksalnie okreśną drogą badania empiryczne inspirowane przez twierdzenie o granicznej opłacalności potwierdziły przewidywania na temat roli strachu przed drapieżcą w życiu jego niedoszłych ofiar. W tym miejscu chcemy podjąć myśl Charnova i in. (1976), którzy sądzą, że obniżanie dostępności ofiar przez samą obecność drapieżnika w jakimś miejscu miało duże znaczenie w ewolucji systemów terytorialnych w świecie drapieżników.

Czas, jaki musi upłynąć od pojawienia się drapieżnika w danym miejscu i przepłoszenia ofiar do pełnego zniknięcia u nich reakcji strachu, można określić jako optymalny czas powrotu drapieżnika w to samo miejsce (rys. 1). Penetrowanie tego terenu przez innego drapieżnika (tego samego bądź innego gatunku, ale w podobny sposób płoszącego ofiary) powodowałoby dodatkowe i nieprzewidywalne zakłócenie wśród ofiar. Wyłączne terytoria zwiększają prawdopodobieństwo powrotu we wcześniej penetrowane miejsce w optymalnym momencie.

Charnov i in. (1976) sugerują też, że wielkość terytoriów może być w jakimś stopniu uzależniona od cyklu: zakłócenie-rewizyta-zakłócenie w plamach, które składają się na areal drapieżnika. Drapieżniki żywiące się ofiarami „mądrymi” (tj. rozpoznającymi niebezpieczeństwo i unikającymi go) zmuszone byłyby do utrzymywania większych arealów niż drapieżniki żywiące się niepłochliwym pokarmem.

Nilsson i in (1982), podejmując tę hipotezę, sprawdzili równomierność rozmieszczenia w przestrzeni gniazd ptaków drapieżnych. Przy określonym zagęszczeniu równomierne rozmieszczenie gniazd minimalizuje szansę, że ptaki z sąsiednich terytoriów będą polowały w pobliżu siebie. Dane dla 24 populacji 19 gatunków ptaków drapieżnych wykazywały istotną korelację między wskaźnikiem regularności rozmieszczenia gniazd a udziałem w pokarmie ptaków i ssaków o wielkości wiewiórki

i większych (tylko o takich bowiem Nilsson i in. sądzili, że rozpoznają niebezpieczeństwo i reagują na nie). Jak już wspomniano, późniejsze badania wykazały, że także drobne gryzonie zmieniają swe zachowanie i preferencje środowiskowe w warunkach ryzyka drapieżnictwa.



**Rys. 3.** Model użytkowania przestrzeni przez ptaki (A) i ssaki (B) drapieżne jako reakcji na płośnienie ofiar. Drapieżniki polujące na płochliwe ofiary powinny utrzymywać wyłączne terytoria. W obrębie swego areału drapieżnik, zamiast pozostawać w miejscu obfitych zasobów, powinien krótko przebywać w każdym miejscu polowania i wydłużać czas powrotu, co prowadzi do rotacyjnego użytkowania areału

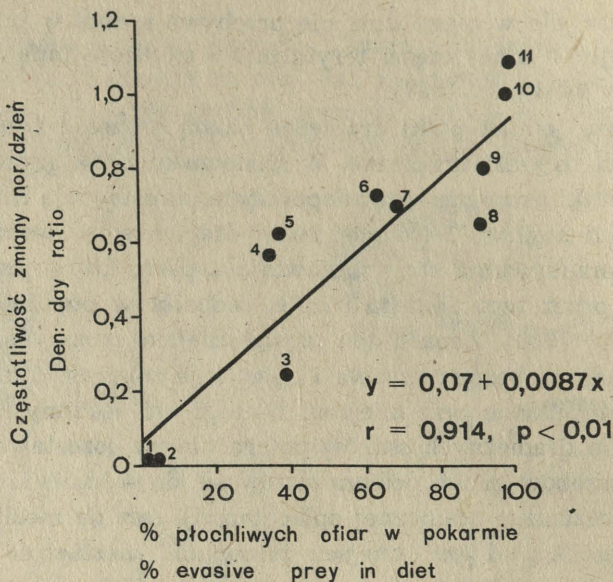
Idealized model of space use by avian (A) and mammalian (B) predators as a response to prey depression. Predators hunting evasive prey should hold exclusive territories. Within its home range, a predator should minimize the time spent in each area and prolong the return time to it, instead of staying in a profitable patch. This produces a rotational use of space

Aby wydłużyć czas powrotu, ptaki drapieżne polujące na płochliwe ofiary powinny użytkować swoje areały rotacyjnie. Za pomocą badań telemetrycznych stwierdzono, że sowa włochata (Sonerud i in. 1986) i puszczyk *Strix aluco* Linnaeus, 1758 (Nilsson 1978) w Skandynawii każdej nocy polują w innej części areału, wracając w te same miejsca najwcześniej po kilku dniach (por. rys. 3A). U sowy włochatej żyjącej w lasach Idaho (USA) stwierdzono, że samiec, który uczestniczy w kar-

mieniu młodych, ale w ciągu dnia nie przebywa z nimi w gnieździe, każdej nocy poluje w innej części terytorium i użytkuje inną dzienną kryjówkę (Hayward i in. 1987).

Niewątpliwie jednak ptaki drapieżne płoszą gryzonie i inne ssaki słabiej, niż czynią to ssaki drapieżne. W środowisku życia gryzoni (powierzchnia ziemi) ptaki drapieżne prawdopodobnie pozostawiają informację tylko w miejscach ataków. Natomiast ssaki drapieżne we wszystkich miejscach swego przebywania stale zostawiają zapach, który jest informacją odczytywaną przez tego samego i inne osobniki w populacji drapieżcy (Macdonald 1980). Zapach ten został niejako rozszyfrowany przez ofiary jako znak niebezpieczeństwa i ogłasza je znacznie dłużej, niż trwa obecność drapieżnika w tym miejscu. Dlatego też sądzimy, że optymalizacja żerowania drapieżnych ssaków polega nie na pozostawianiu w miejscu obfitych zasobów aż ich poziom obniży się do średniego w całym środowisku (twierdzenie o granicznej opłacalności), lecz na możliwie krótkim przebywaniu w każdym miejscu żerowania, niezależnie od poziomu zasobów i uzyskanego tam sukcesu łowieckiego. Taka strategia oznacza stałe przemieszczanie się i rotacyjne użytkowanie terytorium przez jego właściciela (rys. 3).

Rotacyjną penetrację terytorium stwierdzono u różnych ssaków drapieżnych polujących na inne ssaki i ptaki (rys. 3B). Gronostaje w południowej Szwecji (badane telemetrycznie) polowały codziennie w innej części swego terytorium, wracając w te same miejsca najwcześniej po kilku dniach (Erlinge 1977, 1979). Równomierną sieć tropów w obrębie terytorium stwierdzono także u kuny leśnej *Martes martes* (Linnaeus, 1758) (Pulliainen 1984) i kuny kamionki *M. foina* (Erxleben, 1777) (Skirnisson 1986). Rysie *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758) w Alpach polujące na ssaki kopytne zajmowały bardzo duże areały składające się z wielu mniejszych terenów łowieckich penetrowanych kolejno (Herrendsechmidt i in. 1986). Rysie rude *Lynx rufus* (Schreber, 1776) w Idaho polowały na terenie wokół legowiska, następnie przenosiły się w miejsce oddalone o kilka kilometrów, gdzie pozostawały przez parę dni, zanim znów nie zmieniły miejsca. Terytoria poszczególnych osobników były nawet czasem nieciągłe i składały się z paru „obwodów łowieckich” odwiedzanych kolejno (Bailey 1974). Przypuszczalnie wiele innych gatunków drapieżników polujących na płochliwe ofiary wykazuje taki sposób wykorzystania przestrzeni. Dokładna analiza nie jest jednak możliwa ze względu na fakt, że w tego rodzaju badaniach wyniki tropień, badań telemetrycznych bądź odłowów najczęściej przedstawiane są od razu w postaci gotowych modeli terytorium z a priori wyliczonym centrum aktywności. Ale i wówczas niekiedy okazuje się, że drapieżniki, np. kojoty, mają w areale kilka centrów aktywności używanych kolejno (Springer 1982).



**Rys. 4.** Częstość zmiany nor na dzień u łasicowatych w stosunku do udziału płochliwych ofiar (ssaki i ptaki) w ich pokarmie. Punkty oznaczają następujące gatunki i źródła użyte do obliczeń: (1) borsuk europejski *Meles meles* (Kruuk 1978, Kruuk i Parish 1985), (2) wydra *Lutra lutra* (Kruuk i Hewson 1978), (3) kuna kamionka *Martes foina* zimą (Skirnisson 1986), (4) norka amerykańska *Mustela vison* (Gerell 1968, 1970), (5) skunks *Mephitis mephitis* (Hamilton 1936, Storm 1972), (6) kuna kamionka latem (Skirnisson 1986), (7) borsuk amerykański *Taxidea taxus* (Messick i Hornocker 1981), (8) kuna leśna *Martes martes* (Pulliainen 1984), (9) łasica *Mustela nivalis* (King 1975, 1980; ustawione w stałych miejscach pułapki żywołowne potraktowano jako „ukrycia”), (10) łasica syberyjska *Mustela sibirica* (Nasimovič 1977), (11) gronostaj *Mustela erminea* (Erlinge 1977, 1979, Erlinge i in. 1983)

Rate of changing dens per day in mustelids plotted against the proportion of evasive prey (mammals and birds) in their diets. Species and sources used for calculation were as follows: (1) Eurasian badger *Meles meles* (Kruuk 1978, Kruuk and Parish 1985), (2) river otter *Lutra lutra* (Kruuk and Hewson 1978), (3) stone marten *Martes foina* in winter (Skirnisson 1986), (4) American mink *Mustela vison* (Gerell 1968, 1970), (5) striped skunk *Mephitis mephitis* (Hamilton 1936, Storm 1972), (6) stone marten in summer (Skirnisson 1986), (7) American badger *Taxidea taxus* (Messick and Hornocker 1981), (8) pine marten *Martes martes* (Pulliainen 1984), (9) weasel *Mustela nivalis* (King 1975, 1980; fixed live traps treated as “retreats”). (10) Siberian weasel *Mustela sibirica* (Nasimovič 1977), (11) stoat *Mustela erminea* (Erlinge 1977, 1979, Erlinge et al. 1983)

Dodatkowym poparciem hipotezy, że sposób wykorzystania przestrzeni przez drapieżniki jest odpowiedzią na reakcję strachu u ofiar jest fakt wykorzystywania przez drapieżnika wielu nor w obrębie terytorium (rys. 3B). Żerowanie z powracaniem w jedno miejsce (nore, legowisko) powoduje niepożądane z punktu widzenia płoszenia ofiar, zagęszczenie

penetracji wokół nory, a więc zmuszałoby drapieżnika do coraz dalszych wypraw i przynoszenia zdobyczy do nory z coraz dalszych odległości. Na podstawie danych z literatury dla różnych gatunków z rodziny *Mustelidae* (łasicowate) wykazaliśmy, że częstość zmiany nor przez drapieżnika jest proporcjonalna do udziału płochliwych ofiar (ssaków i ptaków) w jego pokarmie (rys. 4). Choć dane te są przybliżone, bo z konieczności wyliczane z często niejednolicie metodycznie prowadzonych badań i obserwacji, to jednak wysoka istotność korelacji jest bardzo sugestywna. Interesujące jest porównanie punktów dla tego samego gatunku, ale żywiącego się różnym pokarmem, np. kamionka latem i zimą, lub dwu gatunków borsuków, z których jeden, borsuk europejski *Meles meles* (Linnaeus, 1758) żywi się w dużej mierze dżdżownicami, a drugi, borsuk amerykański *Taxidea taxus* (Schreber, 1778), poluje na małe ssaki (rys. 4). Także najnowsze badania nad lisami *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758), które zwykle uważa się za zwierzęta przywiązane do stałych nor, wykazały, że poza okresem zimowym nory są w zasadzie użytkowane jedynie przez samice odchowujące młode (Weber 1985). Samce nawet przy złej, deszczowej pogodzie unikały przebywania w norach, lecz spędzały dzień w wielu różnych naziemnych kryjówkach. Podobne zachowanie lisów w Hiszpanii zaobserwował Blanco (1986).

Natomiast gatunki drapieżne żywiące się ofiarami niepłochliwymi, padliną lub pokarmem niezwierzęcym, albo żyjące w innym środowisku niż ich ofiary (np. wydra), penetrują stale te same tereny, używają stałych ścieżek, mają stałe nory, często gromadzą się stadnie przy pokarmie i bardzo często żyją w stadach, klanach lub innych grupach rodzinnych. Wydra *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758) zamieszkująca wybrzeże morskie wykorzystuje stale jedną norę zlokalizowaną w centrum swego jednowymiarowego areалу (Kruuk i Hewson 1978). Afrykańska wydra *Aonyx capensis* (Schinz, 1821) żyje w klanach i kilka osobników wspólnie zajmuje ten sam odcinek linii brzegowej (Arden-Clarke 1986). Jenaty *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834) żywiące się pokarmem niezwierzęcym i odpadkami żerują i przemieszczają się stadnie lub w parach (Ikeda i in. 1979). Spośród wielu innych gatunków o podobnym zachowaniu wymienić można hieny *Crocuta crocuta* Erxleben, 1777 (Kruuk 1972), wiele owadożernych *Viverridae* (Messori 1983) oraz wiele gatunków ptaków drapieżnych (Newton 1976).

Rotacyjny sposób penetracji przestrzeni przez drapieżniki polujące na płochliwe ofiary powinien zwiększać ich areały powyżej wartości spodziewanych na podstawie zapotrzebowania energetycznego drapieżnika. Dwa elementy (ściśle związane) „powiększają” areał drapieżnika: konieczność wydłużenia czasu powrotu w tę samą część areалу (czyli mniejsza intensywność penetracji) oraz mniejszy sukces łowiecki.

Temels (1985) przeanalizował sukces łowiecki 18 gatunków ptaków drapieżnych z 54 różnych populacji w zależności od rodzaju pokar-

mu. U gatunków żywiących się bezkręgowcami średnio 82% ataków kończyło się sukcesem, u polujących na niższe kręgowce (głównie ryby) — 58%, u ptaków łowiących drobne ssaki — 23%, a u gatunków polujących na ptaki — już tylko 13% ataków kończyło się schwytaniem zdobyczy. W przypadku ssaków drapieżnych takie obserwacje są znacznie rzadsze. Eaton (1970) wykazał, że u gepardów *Acinonyx jubatus* (Schreber, 1776) sukces łowiecki jest drastycznie niższy, gdy ofiara rozpoznaje skradającego się drapieżnika, niż wówczas, gdy została zaskoczona (1 atak zakończony sukcesem na 17 podjętych w pierwszym przypadku, i 1 na 2 w drugim).

Ostatnio Goszczyński (1986) przeprowadził analizę wielkości terytorium w zależności od masy ciała drapieżnika u trzech rodzin z rzędu *Carnivora*. Wielkość terytorium równała się  $BW^{1,79}$  ( $BW$  — masa ciała u łasicowatych (*Mustelidae*),  $BW^{1,65}$  u psowatych (*Canidae*) i  $BW^{1,44}$  u kotowatych (*Felidae*). Wszystkie wykładniki potęgi znacznie przekraczają wartość 0,75 przewidywaną przez McNaba (1963), jeśli wielkość areалу byłaby funkcją tylko zapotrzebowania energetycznego. Wykładniki te dla łasicowatych i psowatych przekraczają także wartość 1,36 proponowaną przez Harestada i Bunnella (1979) dla całego rzędu *Carnivora*. Gatunki drapieżne analizowane przez Goszczyńskiego (1986) były stricte mięsożerne, a w ich pokarmie dominowały ssaki. Można wobec tego sądzić, że tak duże arealy są niejako wymuszane przez reakcję obronną (płochliwość) ofiar. Dodatkowym potwierdzeniem może być norka amerykańska *Mustela vison* Schreber, 1777, gatunek nie rozpatrywany przez Goszczyńskiego (1986) ze względu na ziemnowodny tryb życia. Areal norki jest mały i jednowymiarowy (wzdłuż linii brzegowej), gdy żyje ona nad ciekami wodnymi i żywi się w dużej mierze rybami (Gerrell 1967, 1970). Ten sam gatunek zamieszkujący pojezierza na prerii i polujący tam na małe ssaki i ptaki (Arnold i Fritzell 1987a, 1987b) ma bardzo duże arealy, których wielkość (ok. 6 km<sup>2</sup>) doskonale pasuje do krzywej regresji dla typowo lądowych łasicowatych, przedstawionej przez Goszczyńskiego (1986). Ponieważ pojezierza na prerii to jedno z najbardziej produktywnych ekosystemów na ziemi, Arnold i Fritzell (1987b) sugerują, że z pewnością nie niedobór pokarmu zmusza norki do penetrowania tak dużych arealów. Wydaje się nam, że decyduje o tym fakt polowania na płochliwe ofiary.

## 5. Podsumowanie

Niniejszy artykuł nie zawiera omówienia innych czynników, które niewątpliwie miały i mają duży wpływ na kształtowanie się systemów terytorialnych i sposobów penetrowania przestrzeni przez drapieżniki,

jak np. sposoby kojarzenia się (Sandell w druku), czy ewolucja życia grupowego (Macdonald 1983). Podejmując jednak temat reakcji ofiar na drapieżcę chcemy zaznaczyć, że jest tu ona co najmniej istotnym elementem akcentującym wzajemność relacji drapieżnik-ofiara. Obecny stan wiedzy i hipotez na ten temat można podsumować następująco:

(1) Paratroficzny aspekt oddziaływań drapieżca-ofiara jest zjawiskiem powszechnym i może być równie istotny jak eksploatacja troficzna w funkcjonowaniu populacji drapieżnika i ofiary.

(2) Drapieżnik przez niepokojenie ofiar może wpływać na ich ekonomikę żerowania, preferencje środowiskowe, a przypuszczalnie także na dynamikę rozrodu i liczebności populacji.

(3) Reakcja ofiar na ryzyko drapieżnictwa modyfikuje sposób użytkowania przestrzeni przez drapieżnika, zwiększając jego areał, zwiększając prawdopodobieństwo równomiernego rozmieszczenia gniazd u ptaków drapieżnych oraz powodując systematyczną, rotacyjną penetrację terytorium i częste zmiany nor i legowisk u ssaków drapieżnych.

(4) Dalsze prace zmierzające do poznania pozatroficznych zależności polegać powinny głównie na badaniach konkretnych par drapieżnik-ofiara w warunkach zbliżonych do naturalnych.

Artykuł ten powstał jako zapis seminarium wygłoszonego przez autorów w Zakładzie Badania Ssaków PAN w Białowieży. Dziękujemy prof. Zdzisławowi Puczkowi za poddanie pomysłu napisania tej pracy, Kolegom i Koleżankom z Zakładu za burzliwą dyskusję, a pani doc. Joannie Gliwicz za cenne uwagi do wcześniejszej wersji pracy. Doc. Jacek Goszczyński przyczynił się do wzbogacenia treści przez podsuniecie ważnych prac. Małgorzata Bobiec i Antonina Swierszcz przygotowały rysunki.

## Piśmiennictwo

- Arden-Clarke C. H. G. 1986 — Population density, home range, and spatial organization of the Cape clawless otter, *Aonyx capensis*, in a marine habitat — J. Zool. (Lond.), 209: 201—211.
- Arnold T. W., Fritzell E. K. 1987a — Food habits of prairie mink during the waterfowl breeding season — Can. J. Zool. 65: 2322—2324.
- Arnold T. W., Fritzell E. K. 1987b — Activity patterns, movements, and home ranges of prairie mink — Prairie Nat. 19: 25—32.
- Bailey T. N. 1974 — Social organization in a bobcat population — J. Wildl. Manage. 38: 435—446.
- Blanco J. C. 1986 — On the diet, size and use of home range activity patterns of a red fox in central Spain — Acta theriol. 31: 547—552.
- Boonstra R. 1977 — Predation on *Microtus townsendii* populations: impact and vulnerability — Can. J. Zool. 55: 1631—1643.
- Carey H. V. 1985 — The use of foraging areas by yellow-bellied marmots — Oikos, 44: 273—279.

- Carl G. R., Robbins C. T. 1988 — The energetic cost of predator avoidance in neonatal ungulates: hiding versus following — *Can. J. Zool.* 66: 239—246.
- Charnov E. L. 1976 — Optimal foraging: the marginal value theorem — *Theor. Popul. Biol.* 9: 129—136.
- Charnov E. L., Orians G. H., Hyatt K. 1976 — Ecological implications of resource depression — *Am. Nat.* 110: 247—259.
- Cowie R. J. 1977 — Optimal foraging in great tits *Parus major* — *Nature (Lond.)*, 268: 137—139.
- Cushing B. S. 1984 — A selective preference by least weasels for oestrous versus dioestrous urine of prairie deer mice — *Anim. Behav.* 32: 1263—1265.
- Davies N. B. 1977 — Prey selection and social behaviour in wagtails (*Aves: Motacillidae*) — *J. anim. Ecol.* 46: 37—57.
- Eaton R. L. 1970 — Hunting behavior of the cheetah — *J. Wildl. Manage.* 34: 56—67.
- Erlinge S. 1977 — Home range utilization and movements of the stoat, *Mustela erminea* — *Wildl. Biol. and Ethology*, XIIIth Congress of Game Biologists (Dublin), 31—42.
- Erlinge S. 1979 — Movements and daily activity patterns of radio tracked male stoats, *Mustela erminea* (W: A handbook on biotelemetry and radiotracking. Red. C. J. Amlaner, Jr., D. W. Macdonald) — Pergamon Press, Oxford, New York, 703—710.
- Erlinge S. 1987 — Predation and noncyclicality in a microtine population in southern Sweden — *Oikos*, 50: 347—352.
- Erlinge S., Goransson G., Hansson L., Hogstedt G., Liberg O., Nilsson I. N., Nilsson T., Schantz T. von, Sylven M. 1983 — Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden — *Oikos*, 40: 36—52.
- Erlinge S., Goransson G., Hogstedt G., Jansson G., Liberg O., Loman J., Nilsson I. N., Schantz T. von, Sylven M. 1984 — Can vertebrate predators regulate their prey? — *Am. Nat.* 123: 125—133.
- Gerell R. 1967 — Food selection in relation to habitat in mink (*Mustela vison* Schreber) in Sweden — *Oikos*, 18: 233—246.
- Gerell R. 1968 — Food habits of the mink, *Mustela vison*, in Sweden — *Viltrevy*, 5: 119—211.
- Gerell R. 1970 — Home ranges and movements of the mink *Mustela vison* in southern Sweden — *Oikos*, 21: 160—173.
- Goransson G. 1981 — Reaction of pheasants *Phasianus colchicus* on raptors — *Anser*, 20: 227—232.
- Gorman M. L. 1984 — The response of prey to stoat (*Mustela erminea*) scent — *J. Zool. (Lond.)*, 202: 419—423.
- Goszczyński J. 1977 — Connections between predatory birds and mammals and their prey — *Acta theriol.* 22: 399—430.
- Goszczyński J. 1986 — Locomotor activity of terrestrial predators and its consequences — *Acta theriol.* 31: 79—95.
- Hamilton W. J., Jr. 1936 — Seasonal food of skunks in New York — *J. Mamm.* 17: 240—249.
- Harestad A. S., Bunnell F. L. 1979 — Home range and body weight — a reevaluation — *Ecology*, 60: 389—402.
- Hayward G. D., Hayward P. H., Garton E. O. 1987 — Movements and home range use by boreal owls in central Idaho (W: Biology and conservation of northern forest owls: symposium proceedings. Red. R. W. Nero, C. R. Knapton, R. J. Hamre) — *Gen. Tech. Rep. RM-142*: 175—184.



- Henttonen H., Oksanen T., Jortikka A., Haukisalme V. 1987 — How much do weasels shape microtine cycles in the northern Fennoscandian taiga? — *Oikos*, 50: 353—365.
- Herendschmidt V., Leger F., Terrier G. 1986 — Mode d'occupation spatiale des lynx (*Felis lynx* L.) introduits dans le Massif Vosgien. Premiers resultats — *Gibier Faune Sauvage*, 3: 67—81.
- Holt R. D. 1987 — Prey communities in patchy environments — *Oikos*, 50: 276—290.
- Ikeda H., Eguchi K., Ono Y. 1979 — Home range utilization of a raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides viverrinus* Temminck, in a small islet in western Kyushu — *Jap. J. Ecol.* 29: 35—48.
- Jarman P. J. 1987 — Group size and activity in eastern grey kangaroos — *Anim. Behav.* 35: 1044—1050.
- King C. M. 1975 — The home range of the weasel (*Mustela nivalis*) in an English woodland — *J. anim. Ecol.* 44: 639—668.
- King C. M. 1980 — The weasel *Mustela nivalis* and its prey in an English woodland — *J. anim. Ecol.* 49: 127—160.
- Kotler B. P. 1984 — Risk of predation and the structure of desert rodent communities — *Ecology*, 65: 689—701.
- Kruuk H. 1972 — The spotted hyena. A study of predation and social behavior — Univ. Chicago Press, ss. 335.
- Kruuk H. 1978 — Spatial organization and territorial behaviour of the European badger *Meles meles* — *J. Zool. (Lond.)*, 184: 1—19.
- Kruuk H., Hewson R. 1978 — Spacing and foraging of otters in a marine habitat — *J. Zool. (Lond.)*, 185: 205—212.
- Kruuk H., Parish T. 1985 — Food, food availability and weight of badgers (*Meles meles*) in relation to agricultural changes — *J. app. Ecol.* 22: 705—715.
- Lima S. L. 1985 — Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: a trade-off in the black-capped chickadee — *Oecologia (Berl.)*, 66: 60—67.
- Lima S. L., Valone T. J., Caraco T. 1985 — Foraging-efficiency — predation-risk trade-off in grey squirrels — *Anim. Behav.* 33: 155—165.
- Lima S. L., Wiebe K. L., Dill L. M. 1987 — Protective cover and the use of space by finches: is closer better? — *Oikos*, 50: 225—230.
- Macdonald D. W. 1980 — Patterns of scent marking with urine and faeces amongst carnivore communities — *Symp. zool. Soc. Lond.* 45: 107—139.
- Macdonald D. W. 1983 — The ecology of carnivore social behavior — *Nature (Lond.)*, 301: 379—384.
- McNab B.K. 1963 — Bioenergetics and the determination of home range size — *Am. Nat.* 97: 133—140.
- Melchior M. A., Leslie C. A. 1985 — Effectiveness of predator fecal odors as black-tailed deer repellents — *J. Wildl. Manage.* 49: 358—362.
- Messeri P. 1983 — A review of carnivore group-living — *Boll. Zool.* 50: 29—33.
- Messick J. P., Hornocker M. G. 1981 — Ecology of the badger in South-western Idaho — *Wildl. Monogr.* 76: 1—53.
- Metcalf N. B., Huntingford F. A., Thorpe J. E. 1987 — The influence of predation risk on the feeding motivation and foraging strategy of juvenile Atlantic salmon — *Anim. Behav.* 35: 901—911.
- Muller-Schwartz D. 1972 — Responses of young black-tailed deer to predator odours — *J. Mamm.* 53: 393—394.
- Muller-Schwartz D., Muller-Schwartz C. 1971 — Responses of chipmunks to models of aerial predators — *J. Mamm.* 52: 456—458.

- Nasimovič A. A. 1977 — Kolonok, gronostaj, vydra — Nauka, Moskva, ss. 216.
- Newman J. A., Caraco T. 1987 — Foraging, predation hazard and patch use in grey squirrels — *Anim. Behav.* 35: 1804—1813.
- Newton I. 1976 — Population limitation in diurnal raptors — *Can. Field-Nat.* 90: 274—300.
- Nilsson I. N. 1978 — Hunting in flight by tawny owl *Strix aluco* — *Ibis*, 120: 528—531.
- Nilsson I. N., Nilsson S. G., Sylven M. 1982 — Diet choice, resource depression, and the regular nest spacing of birds of prey — *Biol. J. Linn. Soc.* 18: 1—9.
- 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 measurements of the impact of carnivores on California voles (*Microtus californicus*) — *J. Mamm.* 52: 41—49.
- Petranka J. W., Kats L. B., Sih A. 1987 — Predator-prey interactions among fish and larval amphibians: use of chemical cues to detect predatory fish — *Anim. Behav.* 35: 420—425.
- Pitelka F. A., Tomich P. Q., Treichel G. W. 1955 — Ecological relations of jaegers and owls as lemming predators near Barrow, Alaska — *Ecol. Monogr.* 25: 85—117.
- Price M. V., Waser N. M., Bass T. A. 1984 — Effects of moonlight on microhabitat use by desert rodents — *J. Mamm.* 65: 353—356.
- Pulliainen E. 1984 — Use of the home range by pine martens (*Martes martes* L.) — *Acta Zool. Fennica*, 171: 271—274.
- Pulliam H. R., Caraco T. 1984 — Living in groups: is there an optimal group size? (W: Behavioral ecology. An evolutionary approach. Red. J. R. Krebs, N. B. Davies) — Sinauer Associates Inc., 122—147.
- Pyke G. H. 1979 — Optimal foraging in bumblebees: rule of movement between flowers within inflorescences — *Anim. Behav.* 27: 1167—1181.
- Ryzkowski L., Goszczyński J., Truszkowski J. 1973 — Trophic relationships of the common vole in cultivated fields — *Acta theriol.* 18: 125—165.
- Sandell M. (w druku) — Mating tactics and spacing patterns in solitary carnivores (W: Carnivore behavior, ecology and evolution. Red. J. Gittleman) — Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
- Schneider K. J. 1984 — Dominance, predation, and optimal foraging in white-throated sparrow flocks — *Ecology*, 65: 1820—1827.
- Skirnisson K. 1986 — Untersuchungen zum Raum-Zeit-System freilebender Steinmarder (*Martes foina* Erxleben, 1777) — *Beitr. Wildbiol.* 6: 1—200.
- Skogland T. (w druku) — Ungulate foraging strategies: optimization for predator avoidance or competition for limiting resources? — XVIIIth Congress of Game Biologists (Kraków).
- Sonerud G. A. 1985 — Risk of nest predation in three species of hole nesting owls: influence on choice of nesting habitat and incubation behaviour — *Ornis Scand.* 16: 261—269.
- Sonerud G. A., Solheim R., Jacobsen B. W. 1986 — Home-range use and habitat selection during hunting in a male Tengmalm's owl *Aegolius funereus* — *Fauna norv.*, Ser. C, Cinclus, 9: 100—106.
- Springer J. T. 1982 — Movement patterns of coyotes in south-central Washington — *J. Wildl. Manage.* 46: 191—200.
- Stoddart D. M. 1976 — Effect of the odour of weasels (*Mustela nivalis* L.) on trapped samples of their prey — *Oecologia (Berl.)*, 22: 439—441.

- Storm G. L. 1972 — Daytime retreats and movements of skunks on farmlands in Illinois — *J. Wildl. Manage.* 36: 31—45.
- Sullivan T. P., Crump D. R. 1984 — Influence of mustelid scent-gland compounds on suppression of feeding by snowshoe hares (*Lepus americanus*) — *J. chem. Ecol.* 10: 1809—1821.
- Temeles E. J. 1985 — Sexual size dimorphism of bird-eating hawks: the effect of prey vulnerability — *Am. Nat.* 125: 485—499.
- Weber D. 1985 — Zur Baubenutzung und ihrer Funktion beim Fuchs (*Vulpes vulpes* L.) — *Z. Säugetierk.* 50: 356—368.
- Ydenberg R. C. 1987 — Nomadic predator and geographical synchrony in microtine populations cycles — *Oikos*, 50: 270—272.

## Summary

The theory of optimal foraging (Charnov's marginal value theorem, Charnov 1976) and the prey depression hypothesis (Charnov et al. 1976, Fig. 1) are discussed in light of recent studies on how the predation risk influences the economics of foraging, habitat preferences, and other life history variables of prey. Recognition of predator by its prey and the evasive reaction of the latter seem to be common in predator-prey relationships among vertebrates. A great specificity of cues (visual, olfactory, audial, as well as indirect environmental signals) are readable information about risk (Muller-Schwartz 1972, Stoddart 1976, Gorman 1984, Lima 1985, Sonerud 1985) (Fig. 2). The costs of avoiding predators include the more tense energy budget with vigilance incorporated, the necessity to shift into safer but poorer microhabitats (Fig. 1), and perhaps increased competition for refuges in prey (Kotler 1984, Lima 1985, Holt 1987, Skogland in press).

Charnov et al. (1976) predicted that the evasive reaction of prey should have a profound effect on the evolution of territoriality in predators. The regular spacing of raptors territories (Nilsson et al. 1982) was interpreted as adaptations of individual predators to avoid interactions when hunting evasive prey. Further, we hypothesize that mammalian predators which leave odour readable to their prey should minimize the time spent in any one place and prolong the return time to a previously penetrated spot (Fig. 3). This should result in a rotational use of home range by a predator. Literature data on predators hunting birds and mammals conform to this prediction (Bailey 1974, Erlinge 1977, 1979, Nilsson 1978, Herrend Schmidt et al. 1986, Skirnisson 1986, Sonerud et al. 1986). Additionally, we have shown that the species hunting evasive prey have several dens within a home range and use them rotationally. In mustelids the rate of changing dens reflects the proportion of evasive prey in the diet (Fig. 4). As a result prey depression may increase the area required to support a predator. Goszczyński (1986) analyzed home range-body weight allometry in mustelids, felids, and canids, and found that the exponent was especially high in mustelids  $HR = BW^{1.79}$ .

In conclusion we stress that the indirect, paratrophic interactions in prey-predators are at least as important as the trophic exploitation.