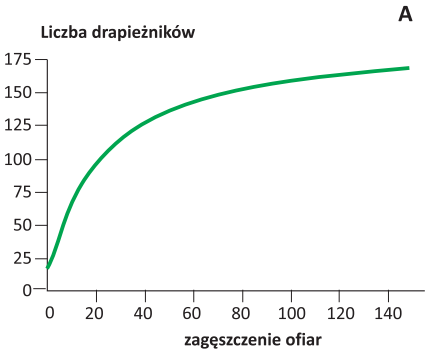
# WPŁYW WILKÓW NA POPULACJE DUŻYCH KOPYTNYCH

HENRYK OKARMA

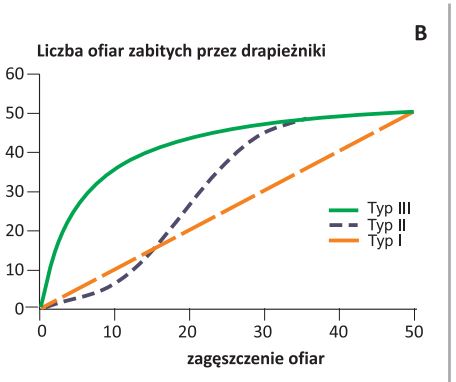
**Wilk, jako drapieżnik na szczycie łańcucha pokarmowego, tak zwany drapieżnik szczytowy (ang. *top predator*, *apex predator*, *alfa predator*) pełni istotną rolę w ekosystemach. Wilki zabijając dzikie zwierzęta, którymi się żywią, wpływają na ich liczebność i dynamikę populacji oraz na jakość osobniczą potencjalnych ofiar. Ostatnio coraz większą uwagę zwraca się na efekty pośrednie samej tylko obecności wilków i ryzyka drapieżnictwa na kształtowanie struktury i funkcjonowanie ekosystemów, które opierają się na teorii „ekologii strachu" (ang. *ecology of fear*, *landscape of fear*).**

Duże drapieżniki, do których oczywiście zaliczane są wilki, bezpośrednio i pośrednio oddziałują na populacje współwystępujących z nimi potencjalnych ofiar. Oddziaływanie bezpośrednie dokonuje się poprzez zabijanie ofiar, prowadzące do redukcji ich liczebności (ilościowy wpływ drapieżnictwa) i usuwanie z ich populacji pewnych kategorii osobników częściej niż innych (jakościowy wpływ drapieżnictwa). Oddziaływanie pośrednie jest wynikiem samej tylko obecności drapieżników i opiera się na tak zwanej ekologii strachu.

Drapieżniki zabijają zwierzęta, którymi się żywią, dlatego bezsprzecznie muszą w jakiś sposób wywierać wpływ na dynamikę liczebności współwystępujących z nimi populacji potencjalnych ofiar. Liczba ofiar zabitych przez drapieżniki zależy od: liczby drapieżników i liczby ofiar zabitych przez każdego drapieżnika. Obydwa te czynniki są powiązane z zagęszczeniem (liczebnością) ofiar. Z kolei drapieżniki także reagują na zmieniającą się dostępność ofiar w dwojaki sposób (Jędrzejewska i Jędrzejewski 2001). Po pierwsze, w odpowiedzi na zagęszczenie ofiar następuje zmiana liczby drapieżników („reakcja numeryczna drapieżnika"), a po drugie – zmiana liczby ofiar zabijanych przez jednego drapieżnika („reakcja funkcjonalna drapieżnika").




*1 | Wilk jest niezbędnym i naturalnym elementem ekosystemu*
*fot. Cezary Korkosz*




*2 | Schemat reakcji numerycznej (A) i reakcji funkcjonalnej drapieżnika (B)*

*ŚMIERTELNOŚĆ KOMPENSACYJNA*
*śmiertelność, która nie zwiększa całkowitej śmiertelności populacji, gdyż jedne czynniki śmiertelności niejako „zastępują" inne*

*ŚMIERTELNOŚĆ ADDYTYWNA*
*śmiertelność, która zwiększa całkowitą śmiertelności populacji, gdyż kolejne czynniki śmiertelności „dodają się" do innych*

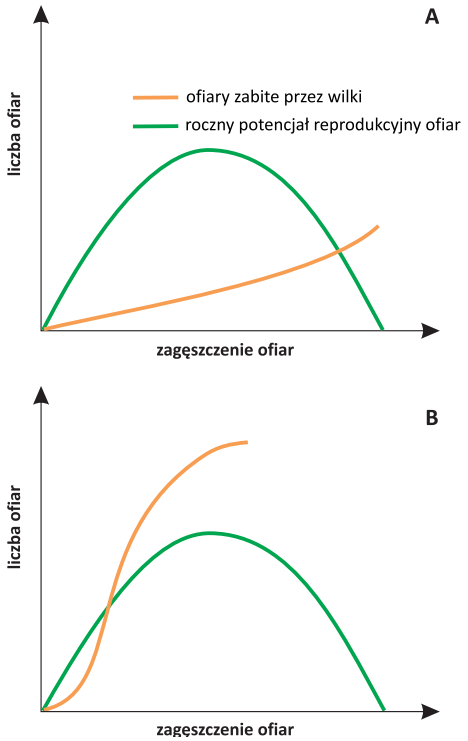
Niewątpliwie, drapieżnictwo wilków powinno zmniejszać liczebność populacji dużych ssaków kopytnych będących głównym pokarmem tych drapieżników. W niezwykle pracochłonnych i unikalnych badaniach telemetrycznych w Puszczy Białowieskiej wykazano, że wataha wilków (o średniej liczebności 4,4 osobników) zabijała średnio jedną dużą ofiarę co drugi dzień, a populacja wilków na powierzchni 100 km$^2$ zabijała rocznie (średnio): 72 jelenie, 16 saren i 31 dzików (Jędrzejewski i in. 2002).

Siła oddziaływania drapieżnictwa na liczebność ofiar zależy od bardzo wielu czynników. Na przykład jednym z ważnych czynników jest to, czy śmiertelność powodowana przez wilki jest ***kompensacyjna**** czy ***addytywna**** do śmiertelności powodowanej przez inne czynniki śmiertelności. Jeżeli będzie to śmiertelność kompensacyjna, to wówczas wpływ drapieżnictwa będzie bardzo niewielki lub żaden, w przeciwieństwie do śmiertelności addytywnej (Jędrzejewska i Jędrzejewski 2001).

*3 | Drapieżnictwo wilków prowadzi do eliminowania z populacji osobników o najniższym dostosowaniu*
*fot. Cezary Korkosz*

Z problemem tym związana jest ciągle dyskutowana i fundamentalna kwestia, a mianowicie: Czy drapieżnictwo reguluje dynamikę liczebności ofiar? Odpowiedź nie jest tak prosta, jak mogłoby się wydawać, bowiem istnieją dowody naukowe zarówno za, jak i przeciw tej tezie. Dlaczego więc, pomimo bardzo dobrej podbudowy teoretycznej oraz dziesiątek lat badań prowadzonych w terenie na różnych gatunkach drapieżników i ich ofiar, w środowisku naukowym ciągle nie ma konsensusu na temat znaczenia drapieżnictwa wilków w kształtowaniu dynamiki populacji zdobyczy? Wydaje się, że odpowiedź tkwi w unikalności relacji. Badano niezwykle szeroką gamę układów wilki-ofiary, ale każdy z nich cechował się swoistą kombinacją czynników ekologicznych, co czyniło go unikalnym, na przykład różny skład gatunkowy zespołu potencjalnych ofiar, różne zagęszczenia poszczególnych gatunków ofiar, różny skład wiekowo-płciowy populacji ofiar, obecność innych dużych drapieżników, szeroki zakres wpływu człowieka zarówno na drapieżniki, jak i na ofiary, lokalne różnice w produktywności siedlisk i populacji ofiar, czy w końcu lokalne różnice w grubości/rodzaju pokrywy śnieżnej (Peterson i Ciucci 2003).

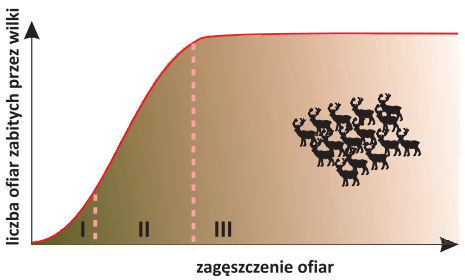
Seip (1995) wykazał na prostym modelu, w jakich warunkach populacja ofiar będzie regulowana przez drapieżnictwo wilków. Kiedy liczba ofiar zabitych przez wilki wzrasta powoli w odpowiedzi na wzrastające zagęszczenie ofiar w porównaniu do potencjalnego rocznego przyrostu reprodukcyjnego, wówczas punkt równowagi będzie przy wysokim zagęszczeniu ofiar. Populacja ofiar będzie regulowana przez drapieżnictwo wilków w połączeniu z innymi czynnikami zależnymi od zagęszczenia. Natomiast kiedy liczba ofiar zabitych przez wilki wzrasta gwałtownie w odpowiedzi na wzrastające zagęszczenie ofiar w porównaniu do potencjalnego rocznego przyrostu reprodukcyjnego, to punkt




*4 | Schematyczny model równowagi w układzie drapieżnik-ofiara wynikający z zależności między drapieżnictwem wilków a rocznym przyrostem reprodukcyjnym ofiar (wg Seip 1995)*

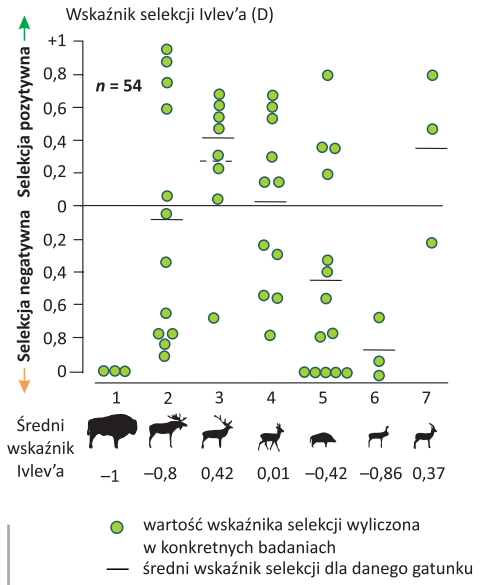
równowagi będzie przy niskim zagęszczeniu ofiar. Populacja ofiar będzie regulowana przede wszystkim przez drapieżnictwo wilków.

Można przyjąć, że przy niskich zagęszczeniach ofiar niewiele z nich będzie zabitych, ponieważ liczebność wilków będzie niska i trudniej im będzie znaleźć rozproszone ofiary. Wraz ze wzrostem zagęszczenia ofiar, zarówno liczba wilków jak i liczba zabijanych ofiar w przeliczeniu na jednego wilka będą wzrastać. W efekcie całkowita liczba zabitych ofiar będzie rosła wykładniczo na skutek pomnożonego działania wzrastających reakcji liczebnościowej i funkcjonalnej. Po osiągnięciu wysokiego zagęszczenia przez ofiary, jeżeli albo reakcja liczebnościowa albo funkcjonalna wilków ustabilizuje się, liczba zabijanych ofiar będzie wzrastała w mniejszym tempie wraz z dalszym wzrostem zagęszczenia ofiar. W przypadku gdy obydwie te reakcje się ustabilizują, liczba zabijanych ofiar będzie na stałym poziomie pomimo dalszego wzrostu liczebności ofiar (Seip 1995). Tak więc współczynnik drapieżnictwa może być zależny od zagęszczenia przy niskich zagęszczeniach ofiar, niezależny od zagęszczenia przy pośrednich zagęszczeniach ofiar, a odwrotnie zależny od zagęszczenia przy wysokich zagęszczeniach ofiar. Innymi słowy, przy niskich zagęszczeniach ofiar wilki regulują ich liczebność, a przy wysokich zagęszczeniach – jedynie ograniczają, a nie regulują, liczebność ofiar.




*5 | Uogólniona zależność między zagęszczeniem ofiar i liczbą ofiar zabitych przez wilki: I – faza zależna od zagęszczenia, II – faza niezależna od zagęszczenia, III – faza odwrotnie zależna od zagęszczenia (wg Seip 1995, zmienione)*

**Drapieżnictwo jest bez wątpienia ważnym czynnikiem doboru naturalnego, gdyż jego bezpośrednim skutkiem jest eliminowanie z populacji ofiar pewnych kategorii osobników, tych o najniższym dostosowaniu: najmłodszych, najstarszych czy chorych.** Określamy to jako jakościowy wpływ drapieżnictwa lub selekcję ofiar przez drapieżniki.




*6 | Wskaźnik selekcji Ivlev'a (D) dla drapieżnictwa wilków na siedmiu gatunkach ssaków kopytnych obliczony dla 54 różnych badań wykonanych w Europie(wg Okarma 1995, zmienione)*

*METAANALIZA*
*połączenie i porównanie wyników różnych badań, często przy zastosowaniu metod statystycznych, czego celem jest znalezienie ogólnych wzorców, trendów i wyciągnięcie ogólniejszych wniosków*

W przypadku dużych drapieżników ogromna skala przestrzenna i czasowa badań oraz trudności w oddzieleniu od siebie wpływu wielu różnych czynników po pierwsze – uniemożliwiają ściśle eksperymentalne podejście do takich badań w terenie, a po drugie – często generują niejednoznaczne lub nawet sprzeczne wyniki (Okarma 2015). Tym niemniej można się pokusić o pewne podsumowanie na temat selekcji ofiar przez drapieżniki, rozpatrując ten problem na dwóch poziomach:

- ekosystemowym (wybór określonego gatunku ofiary z dostępnego zespołu ssaków kopytnych)
- gatunkowym (wybór określonych osobników z danego gatunku zdobyczy).

***Metaanaliza**** wyników 54 różnych badań nad drapieżnictwem wilków w Europie (Okarma 1995) wykazała, że istnieje ogromna zmienność podatności na drapieżnictwo różnych gatunków ssaków kopytnych. W zależności od lokalnej sytuacji ten sam gatunek, na przykład dzik, był w jednym miejscu silnie preferowany, a w innym – zupełnie pomijany. Jedynym gatunkiem, który był wszędzie pomijany przez wilki, był żubr, a gatunkiem wszędzie pozytywnie selekcjonowanym z dostępnego zespołu ssaków kopytnych był jeleń szlachetny.

Mech i Peterson (2003) wyrazili jednak pogląd, że opisywane przez wielu autorów preferowanie jakiegoś gatunku nie jest niczym więcej, jak tylko zmieniającą się w czasie różną podatnością na drapieżnictwo. Wilki przemieszczają się w obrębie swoich terytoriów, napotykają i testują

coraz to nowe ofiary w ciągle zmieniających się warunkach, uzyskując informację o względnej podatności na drapieżnictwo różnych gatunków zdobyczy (podatność – znaczy możliwość odszukania, złapania i zabicia). Poprzez próby i błędy w końcu dochodzą do tego, jaką zdobycz mogą upolować. Jeśli zmieniają się warunki, zmienia się także skład ofiar wilków pod względem gatunku. Ewentualna specjalizacja wilków w zabijaniu większej liczby ofiar z jednego gatunku zdobyczy, podczas gdy inne także są dostępne, musi zakładać, że takie same proporcje każdego gatunku zdobyczy są równie podatne na drapieżnictwo w każdym określonym czasie. Warunku tego nie można jednak dowieść, a prawdopodobnie zdarza się to niezwykle rzadko.

Drugim aspektem selekcyjnego wpływu wilków na populacje ofiar jest wybór ofiar na poziomie gatunkowym, czyli ewentualne koncentrowanie drapieżnictwa na pewnych kategoriach wiekowo-płciowych. W Polsce przeprowadzono dość liczne badania w tym zakresie, przede wszystkim

*7 | Jeleń szlachetny jest gatunkiem wszędzie pozytywnie selekcjonowanym z dostępnego zespołu ssaków kopytnych fot. Cezary Korkosz*

w Puszczy Białowieskiej i Karpatach. Wyniki tych badań jednoznacznie wskazują, że w przypadku dzików wilki wybierają przede wszystkim osobniki najmłodsze (warchlaki). W przeciwieństwie do osobników dorosłych, które potrafią się obronić przed wilkami, warchlaki stanowią łatwą zdobycz i, jeżeli tylko są dostępne, są przez wilki preferowane (Śmietana 1998; Jędrzejewski i in. 1992; Gula 2004). Jelenie szlachetne także nie są narażone na drapieżnictwo wilków w takim samym stopniu. Wykazano, że osobniki najmłodsze (cielaki) są grupą najsilniej przez wilki preferowaną, a kolejną są dorosłe samice. Dorosłe samce są zabijane w mniejszej proporcji, niż by to wynikało z ich udziału w żyjącej populacji jeleni na danym terenie (Okarma 1991; Okarma i in. 1995; Gula 2004; Nowak i in. 2005). Jedynie Śmietana (2005) stwierdził, że samce jeleni były pozytywnie selekcjonowane, co mogło być efektem różnic w metodyce zbierania danych terenowych. Nie stwierdzono żadnej selekcji wiekowo-płciowej wśród saren, które padły ofiarą wilków.

*8 | Wśród dzików ofiarą wilków padają przede wszystkim warchlaki fot. Cezary Korkosz*

Tak więc, ponieważ zabijanie zwierząt w jakiś sposób bardziej podatnych na drapieżnictwo jest bezdyskusyjne, to pozostaje tylko jedno ważne pytanie: czy wilki kiedykolwiek zabijają ofiary maksymalnie dostosowane i żywotne? Z pewnością zabicie ofiary o maksymalnym dostosowaniu może się zdarzyć, jednak w przyrodzie są to wyjątki od „normalnego" selekcyjnego drapieżnictwa, nieraz prowadzące do tak zwanego nadmiernego zabijania. Zdarza się jedynie w rzadkich i specyficznych warunkach, które uniemożliwiają zwierzętom w pełni sprawnym ucieczkę przed drapieżnikami, na przykład gruba pokrywa śnieżna z warstwą lodu na wierzchu czy zagonienie ofiary na lód.

Efekty pośrednie samej tylko obecności wilków i ryzyka drapieżnictwa na kształtowanie struktury i funkcjonowanie ekosystemów opierają się na teorii „ekologii strachu" (Brown i in. 1999). Zakłada ona, że wpływ drapieżników nie powinien być rozpatrywany jedynie jako zabijanie jednego zwierzęcia przez drugie, lecz również jako koszty zachowań antydrapieżniczych (mierzone głównie budżetem czasowym i reakcjami fizjologicznymi) potencjalnych ofiar. Postulowane skutki takich zmian u ofiar powinny powodować „efekty kaskadowe" w ekosystemie, które mogą być konsekwencją zarówno zmniejszenia przez wilki liczebności kopytnych, jak i zmiany zachowania ofiar (inny sposób żerowania i wykorzystania przestrzeni, więcej czasu przeznaczonego na obserwację otoczenia) oraz ich reakcji fizjologicznych (poziom hormonu stresu).

*9 | Przy wysokich zagęszczeniach ofiar wilki jedynie ograniczają ich liczebność*
*fot. Cezary Korkosz*

Zaledwie kilka lat po reintrodukcji wilków do Parku Narodowego Yellowstone (USA) w 1995 roku zasugerowano, że drapieżniki te silnie zmniejszyły presję jeleni wapiti na gatunki drzew i krzewów, czego skutkiem była ich widoczna regeneracja (Ripple i in. 2001; Ripple i Beschta 2004) – szczególnie wierzby i osiki. Ostatnie badania dotyczące Yellowstone poddały jednak bardziej szczegółowej analizie wcześniejsze prace dotyczące kaskad troficznych

*EFEKT BEHAWIORALNY*
*zmiana w zachowaniu organizmu wywołana przez bodźce zewnętrzne lub wewnętrzne*

wywołanych przez ***efekty behawioralne**** i obecnie amerykańcy badacze spierają się, czy kaskady troficzne wywołane przez efekty behawioralne związane z obecnością wilków w ogóle tam występują, a przynajmniej argumentują, że hipoteza ta nie została naukowo udowodniona (Creel i Christianson 2009; Kauffman i in. 2010; Winnie 2012). Creel i Christianson (2009) udowodnili, że w obecności wilków jelenie unikają otwartych przestrzeni, nie żerują na trawach, tylko na wierzbach. Jelenie wtedy wręcz silniej zgryzają wierzby, niż kiedy wilków nie ma. Wbrew popularnemu sloganowi, wilki nie ratują więc wierzb w Yellowstone! Z kolei Kauffman i inni (2010) przeanalizowali historyczne dane dotyczące odnowienia osiki i wykazali, że regeneracja tego gatunku najsilniej powiązana jest z liczebnością jeleni, a nie z obecnością/brakiem wilków. Obecnie, po zadomowieniu się wilków, osika także ma problemy z regeneracją. Czyli wilki także nie ratują osik w Yellowstone!

Wydaje się więc, że opracowania Ripple i Beschta (2004) zyskały tak ogromny oddźwięk w szerokich kręgach społecznych, gdyż potwierdzały to, co społeczeństwo chciało usłyszeć: „wilk przywraca równowagę w przyrodzie". Oczywiście, wilki wpływają na zachowanie jeleni, ale w Yellowstone nie ma dowodów, że skutkiem tego jest wzmożone odnowienie wierzby i osiki. Bezdyskusyjnie efekt kaskadowy obecności wilków poprzez ofiary, roślinność i ptaki śpiewające wykazano jedynie w kanadyjskim Parku Narodowym Banff (Hebblewhite i in. 2005).

*10 | Obecność wilków pośrednio oddziałuje na populacje współwystępujących z nimi ofiar, opierając się na ekologii strachu fot. Cezary Korkosz*

Badania oparte na ekologii strachu prowadzone są także od kilkunastu lat w Puszczy Białowieskiej. Wykazano w nich, że jelenie silnie reagowały na zapach wilczych odchodów poprzez zwiększenie czujności (z 22 do 46%) oraz zmniejszenie czasu przeznaczonego na żerowanie (z 32 do 12%); natomiast dziki nie ujawniły żadnych reakcji wskazujących na zwiększone ryzyko drapieżnictwa (Kuijper i in. 2014). Stwierdzono również, że na obszarach najczęstszego przebywania wilków zgryzanie przez jeleniowate drzew (o wysokości do 150 cm) było mniejsze, a intensywność zgryzania obniżała się w miejscach, gdzie znajdowało się więcej grubych resztek drzewnych, które mogą przeszkadzać jeleniowatym w ucieczce przed wilkami i rysiami. Może to wskazywać na potencjalnie kaskadujący efekt dużych drapieżników na wzorzec odnowienia gatunków drzewiastych w europejskich ekosystemach leśnych (Kuijper i in. 2013).

*Henryk Okarma*
*okarma@iop.krakow.pl*
*Instytut Ochrony Przyrody*
*Polskiej Akademii Nauk*
*al. Adama Mickiewicza 33, 31–120 Kraków*

*11 | Szczenięta wilka (najczęściej w liczbie 5–6) rodzą się na przełomie kwietnia i maja fot. Cezary Korkosz*

## LITERATURA


Brown J.S., Laundré J.W., Gurung M. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. Journal of Mammalogy 80: 385–399.

Creel S., Christianson D. 2009. Wolf presence and increased willow consumption by Yellowstone elk: implications for trophic cascades. Ecology 90: 2454–2466.

Gula R. 2004. Influence of snow cover on wolf predation patterns in Bieszczady Mountains, Poland. Wildlife Biology 10: 17–23.

Hebblewhite M., 2005. Predation interacts with the Northern Pacific Oscillation (NPO) to influence western North American elk population dynamics. Journal of Animal Ecology 74: 226–233.

Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. 2001. Ekologia zwierząt drapieżnych Puszczy Białowieskiej. PWN, Warszawa: 1–461.

Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Okarma H., Ruprecht A.L. 1992. Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Białowieża National Park, Poland. Oecologia 90: 27–36.

Jędrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jędrzejewska B., Selva N., Zub K., Szymura L. 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). Ecology 83: 1341–1356.

Kauffman M.J., Brodie J.F., Jules E.S. 2010. Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade. Ecology 91: 2742–2755.

Kuijper D.P.J., de Kleine C., Churski M., van Hooft P., Bubnicki J., Jędrzejewska B. 2013. Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. Ecography 36: 1263––1275.

Kuijper D.P.J., Verwijmeren M., Churski M., Zbyryt A., Schmidt K., Jędrzejewska B., Smit Ch. 2014. What Cues Do Ungulates Use to Assess Predation Risk in Dense Temperate Forests? PLoS ONE 9(1): e84607.

Mech L.D., Peterson R.O. 2003. Wolf-prey relations. W: Mech L.D., Boitani L. (red.). Wolves, ecology and conservation. The University of Chicago Press, Chicago, USA: 131–160.

Nowak S., Myslajek R.W., Jędrzejewska B. 2005. Patterns of wolf *Canis lupus* predation on wild and domestic ungulates in the Western Carpathian Mountains (S Poland). Acta Theriologica 50: 263–276.

Okarma H. 1991. Marrow fat content, sex and age of red deer killed by wolves in winter in the Carpathian Mountains. Holarctic Ecology 14: 169–172.

Okarma H. 1995. The trophic ecology of wolves and their predatory role in ungulate communities of forest ecosystems in Europe. Acta Theriologica 40: 335–386.

Okarma H. 2015. Wilk. Wydawnictwo $H_2O$: 1–304.

Okarma H., Jędrzejewska B., Jędrzejewski W., Miłkowski L., Krasiński Z. 1995. Roles of hunting, predation, and few other factors in the winter mortality of ungulates in Białowieża Primeval Forest, Poland. Acta Theriologica 40: 197–217.

Peterson R.O., Ciucci P. 2003. The wolf as a carnivore. W: Mech L.D., Boitani L. (red.). Wolves, ecology and conservation. The University of Chicago Press, Chicago, USA: 104–130.

Ripple W.J., Beschta R.L. 2004. Wolves and the ecology of fear: can predation risk structure ecosystems? Bioscience 54: 755–766.

Ripple W.J., Larsen E.J., Renkin R.A., Smith D.W. 2001. Trophic cascades among wolves, elk and aspen on Yellowstone National Park's Northern Range. Biological Conservation 102: 227–234.

Seip D.R. 1995. Introduction to wolf-prey interactions. W: Carbyn L.N., Fritts S.H., Seip D.R. (red.). Ecology and conservation of wolves in a changing world. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton: 179–186.

Śmietana W. 1998. Drapieżnictwo wilków jako czynnik śmiertelności w zespole kopytnych na terenie Bieszczadzkiego Parku Narodowego i w jego otoczeniu. Rozprawa doktorska, Instytut Ochrony Przyrody PAN: 1–57.

Śmietana W. 2005. Selectivity of wolf predation on red deer in the Bieszczady Mountains, Poland. Acta Theriologica 50: 277–288.

Winnie J.A. Jr. 2012. Predation risk, elk, and aspen: test of a behaviorally mediated trophic cascade in the Greater Yellowstone Ecosystem. Ecology 93: 2600–2614.


*12 | Wataha pokonuje w ciągu doby średnią odległość około 23 km fot. Cezary Korkosz*