

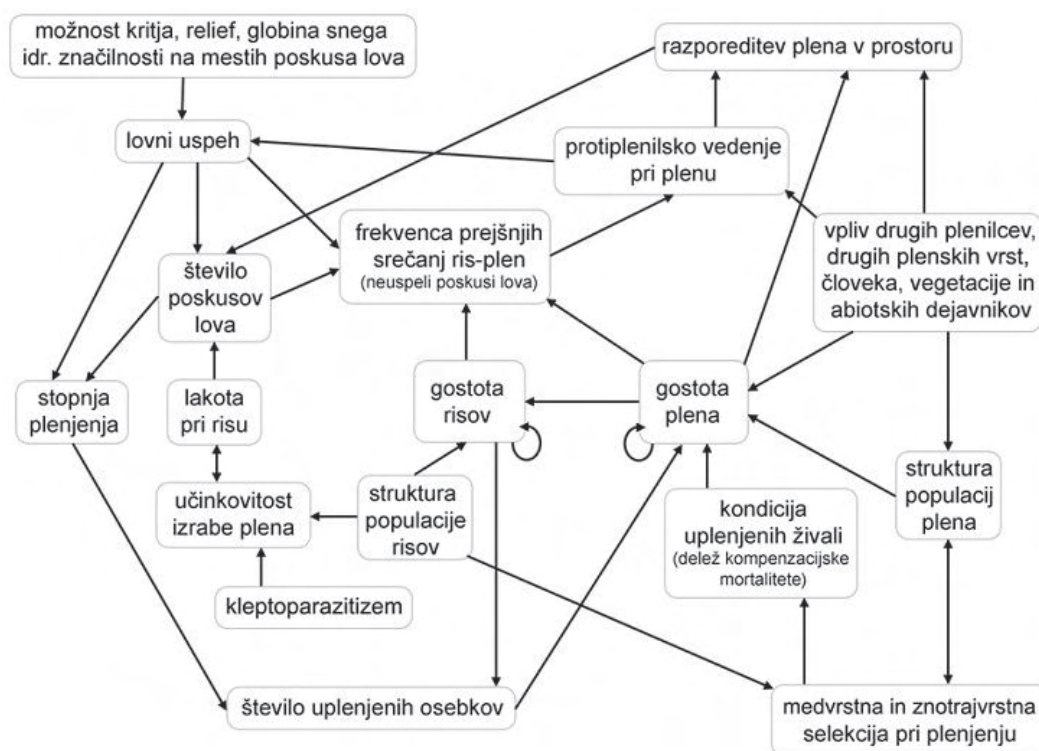
Vpliv velikih plenilcev na velike rastlinojede in pomen plenjenja v ekosistemih

Miha Krofel

Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire

miha.krofel@gmail.com

Plenilstvo je ena izmed ključnih interakcij v večini ekosistemov, ki preko vplivov na populacijsko dinamiko plenilca in plena pomembno vpliva na strukturo živalskih združb. Novejše raziskave kažejo, da so verjetno še bolj kot neposredni efekti na številčnost plena za ekosistem pomembne posredne učinke plenjenja. V splošnem je vpliv plenjenja velikih plenilcev zelo kompleksen in odvisen od številnih dejavnikov (Slika 1), kot so npr.: gostote plena in plenilcev, prisotnost in relativna številčnost alternativnih plenskih vrst, prisotnosti drugih plenilcev, demografska struktura in fizična kondicija plena, mobilnosti plena, klimatskih razmer (posebej globina snežne odeje), razpoložljivost hrane za plenske vrste, habitatne značilnosti, obseg poseganje človeka v populacije plena in plenilca ter obseg motenj s strani človeka (Huggard 1993, Okarma 1995, Andersen *et al.* 2006, Gervasi *et al.* 2011). Pregled podatkov za Evropo je pokazal, da se vpliv plenjenja močno spreminja s produktivnostjo okolja (Melis *et al.* 2009). Tako je npr. na območjih z visoko primarno produkcijo in v zmernih klimatih (kamor spada tudi Slovenija) vpliv plenilcev na številčnost divjadi relativno majhen, medtem ko je lahko v manj produktivnih okoljih, kot npr. Skandinavija, vpliv plenilcev zelo velik. V ekstremnih pogojih (še posebej ob močnih vplivih človeka) in če je na voljo alternativni plen, lahko plenilci tudi iztrebijo posamezno plensko vrsto (Andersen *et al.* 2006).



Slika 1: Plenilstvo je pogosto precej kompleksen proces. Na sliki je predstavljen poenostavljen konceptualni model plenjenja evrazijskega risa v dinarskem gozdu z dejavniki, ki vplivajo na to interakcijo. V modelu je poudarek le na neposredni interakciji risa in plena. Ob vključevanju vseh možnih posrednih interakcij, bi bila slika precej bolj kompleksna.

Gledano samo na vpliv na številčnost plena lahko plenjenje v splošnem predstavlja limitirajoč ali regulatorni faktor za plenske vrste. Sprememba limitirajočega faktorja povzroči spremembo v povprečni oziroma ravnovesni gostoti plena, pri plenjenju kot regulatornem faktorju pa se ob povečanju gostote plena poveča delež smrtnosti zaradi tega faktorja (Krebs, 2001). Za oba glavna plenilca velikih rastlinojedov v Evropi (volk in evrazijski ris) velja, da v zmernih klimatih

predstavljata limitirajoč faktor za jelenjad oz. srnjad (Okarma *et al.* 1997, Jedrzejewski *et al.* 2002). Opažanja iz Poljske so npr. pokazala, da risi držijo populacijo srnjadi pod nosilno kapaciteto okolja in sicer na ravni gostote, ki vodi do največje absolutne produkcije (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998). V splošnem je limitirajoč učinek bolj izražen pri populacijah divjadi, ki so zaradi drugih dejavnikov (običajno odstrela) pod nosilno kapaciteto okolja, medtem ko je pri višjih gostotah plena (t.j. blizu nosilne kapacitete) vpliv plenilcev na številčnost plena praktično zanemarljiv (Ballard *et al.* 2001).

Poleg samega vpliva na številčnost plena pa ima plenjenje še mnogo drugih posledic, ki so večinoma še pomembnejše. Tako veliki plenilci npr. vplivajo na spolno in starostno strukturo populacij plena, njihovo vedenje, fizično stanje, zaparazitiranost, genetske značilnosti in evolucijo. Vplivi plenjenja pa niso omejeni le na plen, ampak preko lova plenilci posredno vplivajo tudi na druge nivoje ekosistema preko t.i. trofičnih kaskad (npr. vplivi plenjenja rastlinojedcev se pogosto odražajo na vegetaciji) in pogosto na celotno biotsko pestrost območja ter na ekosistemске storitve, ki jih naravno okolje nudi človeku. Raziskave tudi kažejo, da je sistem precej bolj stabilen, če so v njem prisotni veliki plenilci, pri čemer je stabilnost sistema večja, če je hkrati prisotnih več vrst plenilcev (Andersen *et al.* 2006, Estes *et al.* 2011). Medtem ko so veliki plenilci razvili visoko stopnjo samoregulacije preko raznih znotrajvrstnih interakcij (npr. teritorialnosti), so pri velikih rastlinojedcih samoregulacijski mehanizmi precej slabše razviti. V okolju brez plenilcev se gostota rastlinojedcev začne omejevatí šele v bližini nosilne kapacitete, kar pogosto vodi v močne poraste preko zmogljivosti okolja in posledična močna nihanja v njihovi številčnosti in vplivu na vegetacijo, kar destabilizira celoten ekosistem.

V naravi je delovanje večine organizmov podvrženo varovanju z energijo. Zato se tudi veliki plenilci pri plenjenju osredotočijo na tiste osebké, ki jih je lažje ujeti. To so npr. mladiči, ostareli osebki, shirane, poškodovane, bolne in zaparazitirane živali ter osebki z nenormalnim vedenjem. Zaradi tega mnogi plenilci pomembno prispevajo k naravni selekciji plenskih vrst. Čeprav je vpliv na posamezen osebek, ki ga plenilec ubije izrazit negativen, je vpliv plenilcev na populacijo plena pogosto pozitiven, saj ohranjajo populacijo v ugodnem zdravstvenem stanju, preprečujejo širjenje bolezni, zaradi odstranjevanja dela populacije pa se poveča preživetje in reprodukcija preživelih osebkov plenske vrste (Wilmers & Getz 2004). Plenjenje plenilcev pa ni vedno omejeno le na obnemogle osebké in neredko uplenijo tudi popolnoma zdrave živali. Selekcija se v splošnem poveča z večjim deležem šibkejših posameznikov v populaciji in pri plenilcih, ki pogosto lovijo s pogonom, kot npr. volkovi (Gervasi *et al.* 2011). Na stopnjo selekcije vplivajo tudi mnogi drugi dejavniki, kot so npr. habitatne značilnosti in razlika v velikost plena in plenilcev. Tako je npr. pri jelenjadi opaziti večji selekcijo pri plenjenju manjšega plenilca, ki sicer lovi iz zasede (risa) kot pri volku (Okarma 1984, Krofel 2006). V splošnem velja, da čim težje je ujeti plen in čim nižji je lovni uspeh, tem izrazitejša bo selekcija šibkejših posameznikov (Temple 1987).

Pri plenilcih, ki lovijo velik plen, je plenjenje pogosto osredotočeno na manjše živali, torej predvsem mladiče in samice. To je bilo npr. dokaj izrazito pri najdenih ostankih jelenjadi, ki so jo uplenili volkovi na Snežniku, kjer so večino plena predstavljale netrofejne živali (Adamič & Berce 1995). Demografska struktura uplenjenih živali je precej pomembna, saj tudi če število uplenjenih živali ostaja enako, so lahko učinki plenjenja zelo različni, če se spremeni njihova starostna in spolna struktura (Gervasi *et al.* 2011). V splošnem ima na populacijsko dinamiko plena najmanjši vpliv plenjenje mladičev, največji pa plenjenje odraslih samic. V zmernih klimatih ima pomemben vpliv na strukturo uplenjenih živali prisotnost snežne odeje, zaradi katere se lahko precej poveča tudi stopnja plenjenja in izboljša lovni uspeh (Huggard 1993, Mech *et al.* 2001).

Verjetno največji pomen prisotnosti plenilcev pa ima njihov vpliv na vedenje plena. Vedno več raziskav namreč kaže, da so učinki plenjenja na vedenje plena pomembnejši od samega ubijanja posameznih osebkov (npr. Beckerman *et al.* 1997, Preisser *et al.* 2005). Ob prisotnosti velikih plenilcev divjad postane bolj previdna, zmanjša se objedanje, zmanjša se velikost čred in njihovi premiki, spremeni se raba prostora in živali postanejo bolj enakomerno razporejene v prostoru (Creel & Winnie 2005). Plenilci tako tudi preprečujejo preveliko koncentriranje rastlinojedcev na določenih mestih in s tem omejujejo negativne vplive na vegetacijo. Za vegetacijo so ti vplivi na prostorsko razporeditev rastlinojedcev lahko celo pomembnejši od njihove številčnosti (Beschta & Ripple 2011). Prisotnost plenilcev je tudi ključna za popoln razvoj naravnega vedenja pri divjadi, saj od odsotnosti plenilcev, ko je divjad podvržena predvsem odstrelu, njeno vedenje postopoma postaja naivno in vedno bolj podobno vedenju udomačenih živali (Mysterud 2010).

Veliki plenilci preko plenjenja velikih rastlinojedcev in kontrole manjših zveri ključno vplivajo na sestavo celotnih združb in delovanje ekosistemov. To postane najbolj očitno, ko veliki plenilci iz nekega območja popolno izginejo (navadno zaradi delovanja človeka), ali pa se tja ponovno vrnejo. Slednje je bilo verjetno najboljše dokumentirano na širšem območju Skalnega gorovja v Severni Ameriki, ki so ga pred okoli 15 leti po mnogih desetletjih odsotnosti ponovno naselili volkovi (preko imigracije iz severnih predelov in ponovnih naselitev s pomočjo človeka). Ker so druge značilnosti okolja ostale bolj ali manj nespremenjene, je ta dogodek predstavljal nekakšen naravni poskus, ki je raziskovalcem omogočil, da so testirali, kakšne učinke ima odsotnost/prisotnost plenilca v ekosistemu. Ob vrnitvi volkov so najprej opazili spremembe pri jelenjadi, ki je spremenila svoje vedenje in razporeditev v prostoru, večinoma pa so se zmanjšale tudi njihove gostote (Fortin *et al.* 2005, Hebblewhite *et al.* 2005). Posledično so se spremenili vzorci objedanja vegetacije,

zaradi česar so se med drugim v okolje začele vračati nekatere drevesne vrste, ki so pred tem skoraj izginile (npr. trepetlika, vrbe; Beschta & Ripple 2009). To je sprožilo nadaljnjo kaskado efektov, saj so opazili porast v številu vrst in številčnosti ptic pevk, zaraščanje z vrbami, pa je omogočilo tudi vrnitev bobrov, ki so potem z gradnjo jezov ustvarjali nova mokrišča in vodne habitate in še dodatno povečali biotsko pestrost območja (Hebblewhite *et al.* 2005). Pomembne spremembe so opazili tudi v dostopnosti mrhovine, ki je bila pred vrnitvijo volkov mrhovinarjem na voljo večinoma le nekaterih delih leta – predvsem v času lovne dobe (v obliki ostankov odstreljenih živali, ki jih lovci večinoma iztrebijo na mestu odstrela) in konec hudih zime ob večjih poginih (Wilmers & Getz 2004). Zaradi plenjenja volkov je postala mrhovina v obliki ostankov plena dostopna skozi vse leto, kar je imelo pozitivne učinke za mnoge vrste mrhovinarjev, kot so medvedi, orli, krokarji in številni nevretenčarji. Pomemben učinek prisotnosti volkov je bila tudi kontrola manjših zveri, predvsem kojotov. Zaradi izogibanja volkovom in tudi neposrednega plenjenja, so se gostote kojotov zmanjšale, kar je imelo pozitivne učinke na nekatere manjše plenske vrste. Tako so na primer opazili, da si je opomogla populacija ogroženih vilorogov, ki so jih pred tem preko plenjenja mladičev omejevali številni kojoti (Barnowe-Meyer *et al.* 2010). Opazili so tudi porast v številu snežnih zajcev, ki so dalje glavni plen za ogroženega kanadskega risa (Ripple *et al.* 2011). Tako je prišlo do cele vrste velikih pozitivnih sprememb v okolju, glavni sprožilec vsega pa je bila vrnitev volkov.

Vprašanje, ki se postavlja, je, ali lahko človek z odstrelom v naravi nadomesti velike plenilce? Ljudje smo vsekakor zelo učinkoviti pri zmanjševanju in kontroliranju številčnosti velikih rastlinojedcev. Vendar kot je razvidno tudi iz zgornjega pregleda, je vpliv plenilcev na številčnost plena le majhen del vloge, ki jo veliki plenilci opravljajo v ekosistemu. Predvsem z vidika vpliva na vedenje divjadi se odstrel precej razlikuje od naravnega plenjenja s strani plenilcev. Ljudje smo v splošnem tudi precej slabši selektorji oziroma ima lahko naša selekcija preko odstrela trofejno najmočnejših živali ali že samo zaradi naključnih stranskih učinkov odstrela tudi izrazito negativne posledice (Coltman *et al.* 2003). Očitno obstajajo tudi precejšnje razlike med odstrelom in plenjenjem v učinkih na objedanje divjadi. Tako so na primer opazili, da se objedanje na najbolj priljubljenih drevesnih vrstah ni zmanjšalo niti ob močnem zmanjšanju številčnosti jelenjadi z odstrelom, nekaj let kasneje pa se je na istem območju ob vrnitvi volkov zaradi sprememb v vedenju in razporeditvi jelenjadi vegetacija očitno opomogla, čeprav je bila številčnost jelenjadi takrat celo 3-krat večja kot v času, ko so objedanje poskušali omejiti z intenzivnim odstrelom (Beschta & Ripple 2011).

V 20. stoletju je bilo ohranjanje velikih plenilcev povezano predvsem z etičnimi in estetskimi razlogi (Linnell *et al.* 2005). Zaradi mnogih opaženih pozitivnih učinkih, ki jih imajo veliki plenilci na ekološke procese, tudi v krajini, ki jo je človek že precej spremenil, pa postaja danes vračanje velikih plenilcev in njihovo trajnostno upravljanje eno izmed glavnih orodij ohranjanja narave in preprečevanje izgube biotske pestrosti (Borrvall & Ebenman 2006, Beschta & Ripple 2009, Hebblewhite & Smith 2010, Estes *et al.* 2011).

Glavni viri

- Adamič M., Berce M. 1995 Volk na Snežniško-javorniškem območju in njegov vpliv na populacije jelenjadi. V: Volk ne ogroža! Volk je ogrožen! Zbornik strokovnih prispevkov . . . Adamič M. (ur.). (Volk ne ogroža! Volk je ogrožen! Zbornik strokovnih prispevkov . . . , Kočevje, Kočevski naravni park: 9-16
- Andersen R., Linnell J. D. C., Solberg E. J. 2006. The future role of large carnivores on terrestrial trophic interactions: the northern temperate view. V: Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation Danell K. in sod. (ur.). (Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation Cambridge, Cambridge University Press: 413-448
- Ballard W. B., Lutz D., Keegan T. W., Carpenter L. H., deVos J. C. 2001. Deer-predator relationships: a review of recent North American studies with emphasis on mule and black-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin*, 29, 1: 99-115
- Barnowe-Meyer K. K., White P. J., Davis T. L., Smith D. W., Crabtree R. L. in sod. 2010. Influences of wolves and high-elevation dispersion on reproductive success of pronghorn (*Antilocapra americana*). *Journal of Mammalogy*, 91, 3: 712-721
- Beckerman A. P., Uriarte M., Schmitz O. J. 1997. Experimental evidence for a behavior-mediated trophic cascade in a terrestrial food chain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94, 20: 10735-10738
- Beschta R. L., Ripple W. J. 2009. Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States. *Biological Conservation*, 142, 11: 2401-2414
- Borrvall C., Ebenman B. 2006. Early onset of secondary extinctions in ecological communities following the loss of top predators. *Ecology Letters*, 9, 4: 435-442
- Coltman D. W., O'Donoghue P., Jorgenson J. T., Hogg J. T., Strobeck C. in sod. 2003. Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature*, 426, 6967: 655-658
- Creel S., Winnie J. A. 2005. Responses of elk herd size to fine-scale spatial and temporal variation in the risk of predation by wolves. *Animal Behaviour*, 69, 1181-1189
- Estes J. A., Terborgh J., Brashares J. S., Power M. E., Berger J. in sod. 2011. Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science*, 333,

6040: 301-306

- Fortin D., Beyer H. L., Boyce M. S., Smith D. W., Duchesne T. in sod. 2005. Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*, 86, 5: 1320-1330
- Gervasi V., Nilsen E. B., Sand H., Panzacchi M., Rauset G. R. in sod. 2011. Predicting the potential demographic impact of predators on their prey: a comparative analysis of two carnivore–ungulate systems in Scandinavia. *Journal of Animal Ecology*, no-no
- Hebblewhite M., Smith D. W. 2010. Wolf community ecology: ecosystem effects of recovering wolves in Banff and Yellowstone national parks. V: *The world of wolves: new perspectives on ecology, behaviour and management*. Musiani M. in sod. (ur.). (The world of wolves: new perspectives on ecology, behaviour and management, Calgary, University of Calgary Press: 69- 120
- Hebblewhite M., White C. A., Nietvelt C. G., McKenzie J. A., Hurd T. E. in sod. 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology*, 86, 8: 2135-2144
- Huggard D. J. 1993. Effect of Snow Depth on Predation and Scavenging by Gray Wolves. *Journal of Wildlife Management*, 57, 2: 382-388
- Jedrzejewska B., Jedrzejewski W. 1998. Predation in vertebrate communities: The Białowieża Primeval Forest as a case study. . (ur.) Heidelberg, Springer: 450 str.
- Jedrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jedrzejewska B., Selva N. in sod. 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ecology*, 83, 5: 1341-1356
- Krebs C. J. 2001. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. . (ur.) San Francisco, Benjamin Cummings 695 str.
- Krofel M. 2006. Plenjenje in prehranjevanje evrazijskega risa (*Lynx lynx*) on območju Dinarskega krasa v Sloveniji. : Diplomski naloga. (Univerza v Ljubljani). Ljubljana: 100 str.
- Linnell J. D. C., Promberger C., Boitani L., Swenson J. E., Breitenmoser U. in sod. 2005. The linkage between conservation strategies for large carnivores and biodiversity: the view from the “half-full” forests of Europe. . V: *Carnivorous animals and biodiversity: does conserving one save the other?* Ray J. C. in sod. (ur.). (Carnivorous animals and biodiversity: does conserving one save the other?, Washington, Island Press: 381-398
- Mech L. D., Smith D. W., Murphy K. M., MacNulty D. R. 2001. Winter severity and wolf predation on a formerly wolf-free elk herd. *Journal of Wildlife Management*, 65, 4: 998-1003
- Melis C., Basille M., Herfindal I., Linnell J. D. C., Odden J. in sod. 2010. Roe deer population growth and lynx predation along a gradient of environmental productivity and climate in Norway. *Ecoscience*, 17, 2: 166-174
- Myserud A. 2010. Still walking on the wild side? Management actions as steps towards ‘semi-domestication’ of hunted ungulates. *Journal of Applied Ecology*, 47, 4: 920-925
- Okarma H. 1984. The Physical Condition of Red Deer Falling a Prey to the Wolf and Lynx and Harvested in the Carpathian Mountains. *Acta Theriologica*, 29, 11-2: 283-290
- Okarma H. 1995. The trophic ecology of wolves and their predatory role in ungulate communities of forest ecosystems in Europe. *Acta Theriologica*, 40, 4: 335-386
- Okarma H., Jedrzejewski W., Schmidt K., Kowalczyk R., Jedrzejewska B. 1997. Predation of Eurasian lynx on roe deer and red deer in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica*, 42, 2: 203-224
- Preisser E. L., Bolnick D. I., Benard M. F. 2005. Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator–prey interactions. *Ecology*, 86, 2: 501-509
- Ripple W. J., Wirsing A. J., Beschta R. L., Buskirk S. W. 2011. Can restoring wolves aid in lynx recovery? *Wildlife Society Bulletin*, n/a-n/a
- Temple S. A. 1987. Do predators always capture substandard individuals disproportionately from prey populations? *Ecology*, 68, 3: 669-674
- Wilmers C. C., Getz W. M. 2004. Simulating the effects of wolf-elk population dynamics on resource flow to scavengers. *Ecological Modelling*, 177, 1-2: 193-208