Dynamika relacji w gildii sów i ptaków drapieżnych w świetle koncepcji drapieżnictwa wewnątrzgildyjnego oraz inspiracji książką Ghosts of the Night Chrisa Sperringa

AUTOR

Fundacja Dobre Państwo

STRESZCZENIE / ABSTRACT

Artykuł analizuje złożone zależności ekologiczne zachodzące między sowami a innymi ptakami drapieżnymi. Autor skupia się na koncepcji gildii ekologicznej, wyjaśniając różnice między konkurencją eksploatacyjną a interferencyjną. Kluczowym zagadnieniem jest drapieżnictwo wewnątrzgildyjne (IGP), polegające na konsumpcji organizmów wykorzystujących podobne zasoby pokarmowe. Zjawisko to łączy relację drapieżnik-ofiara z rywalizacją o zasoby, co pozwala silniejszym gatunkom, takim jak puchacz, jednocześnie pozyskiwać energię i eliminować konkurentów. Tekst podkreśla, że współistnienie tych gatunków nie opiera się na prostej hierarchii wielkości, lecz na splotu czynników takich jak rytmy aktywności, preferencje pokarmowe i specyfika siedlisk, co prowadzi do wykształcenia unikalnych mechanizmów adaptacyjnych i podziału nisz.

The article analyzes complex ecological dependencies occurring between owls and other birds of prey. The author focuses on the concept of the ecological guild, explaining the differences between exploitative and interference competition. A key issue is intraguild predation (IGP), which involves the consumption of organisms utilizing similar food resources. This phenomenon combines the predator-prey relationship with resource rivalry, allowing stronger species, such as the eagle-owl, to simultaneously acquire energy and eliminate competitors. The text emphasizes that the coexistence of these species is not based on a simple size hierarchy, but on a combination

of factors such as activity rhythms, dietary preferences, and habitat specifics, leading to the development of unique adaptive mechanisms and niche partitioning.

Artykuł analizuje sowy nie jako izolowane gatunki, lecz jako ogniwa w niezwykle złożonej sieci oddziaływań między drapieżnikami. Autor stawia tezę, że relacje wewnątrz gildii ptaków szponiastych i ssaków drapieżnych wykraczają poza prostą hierarchię siły; są one splotem konkurencji eksploatacyjnej, interferencyjnej oraz tzw. drapieżnictwa wewnątrzgildyjnego (IGP). Tekst dowodzi, że bezpośrednie ataki silniejszych gatunków na słabsze – choć spektakularne – często mają mniejsze znaczenie demograficzne niż pośredni wpływ strachu ekologicznego, który wymusza na sowach przesunięcia nisz siedliskowych i behawioralne mechanizmy unikania zagrożeń. Poprzez analizę przypadków takich jak relacje puszczyka z uszatką czy puchacza z jastrzębiem, artykuł ukazuje paradoksy ekologiczne (np. efekt 'osłony drapieżnika'), w których obecność największego drapieżnika może pośrednio chronić mniejsze gatunki przed mezodrapieżnikami. Całość stanowi krytyczną refleksję nad metodologią badań terenowych oraz etyką ochrony przyrody, przeciwstawiając emocjonalne ratowanie pojedynczych osobników ochronie integralności naturalnych procesów ekologicznych.

SŁOWA KLUCZOWE

drapieżnictwo wewnątrzgildyjne | gildia ekologiczna | podział zasobów | asymetria biomechaniczna | konkurencja interferencyjna | konkurencja eksploatacyjna | przesunięcie niszy siedliskowej | ulga od konkurencji | piramida troficzna | mechanizmy współistnienia drapieżników | relacje antagonistyczne | analiza sieci oddziaływań | etyka ochrony przyrody | integralność procesów ekologicznych

Sowy w złożonej sieci oddziaływań drapieżników

Sowy wśród drapieżników – konkurencja międzygatunkowa, drapieżnictwo wewnątrzgildyjne, ekologiczna hierarchia zagrożeń i ewolucyjne mechanizmy współistnienia

Sowy zajmują szczególne miejsce w strukturze zależności ekologicznych między drapieżnikami. Łączą one zdolność do skutecznego przechwytywania różnorodnych ofiar z podatnością na ataki innych organizmów, które wykorzystują podobne zasoby środowiskowe. Płomykówka (Tyto alba), polująca nocą na norniki, może sama stać się ofiarą jastrzębia zwyczajnego (Accipiter gentilis); puszczyk zwyczajny (Strix aluco) konkuruje z uszatką zwyczajną (Asio otus) o drobne ssaki, natomiast puchacz (Bubo bubo) może traktować mniejsze ptaki drapieżne jako zdobycz, pozostając jednocześnie potencjalnym konkurentem innych dużych drapieżników.

Relacje te nie tworzą jednak prostej hierarchii, w której większy organizm zawsze eliminuje mniejszego, a obecność silniejszego gatunku nieuchronnie prowadzi do zaniku pozostałych. Funkcjonowanie zespołów drapieżników wynika z splotu wielu czynników: wielkości ciała, preferencji pokarmowych, charakterystyki siedlisk, rytmów aktywności, dostępności kryjówek oraz zdolności rozpoznawania zagrożeń. W konsekwencji rzeczywiste znaczenie każdego gatunku można określić dopiero poprzez analizę sieci oddziaływań, a nie przez odwołanie się do jego pozycji w tradycyjnie rozumianej piramidzie troficznej.

Podstawowym problemem teoretycznym jest samo pojęcie gildii ekologicznej (ang. guild). W klasycznej koncepcji Richarda Roota odnosi się ono do grupy gatunków wykorzystujących podobną kategorię zasobów w zbliżony sposób, niezależnie od ich pokrewieństwa systematycznego. W odniesieniu do ptaków drapieżnych gildię mogą zatem współtworzyć zarówno sowy, jak i dzienne ptaki szponiaste, o ile w danym środowisku regularnie polują na podobne kategorie niewielkich ssaków lub ptaków.

Przynależność do gildii nie oznacza jednak identyczności nisz ekologicznych. Gatunki mogą różnić się miejscami gniazdowania, wielkością ofiar, porą aktywności czy sposobem przemieszczania się – a te różnice bezpośrednio wpływają na intensywność rzeczywistej konkurencji. Warto zauważyć, że pojedynczy drapieżnik może należeć do kilku częściowo nakładających się zespołów funkcjonalnych, gdyż jego dieta może obejmować odmienne kategorie organizmów w zależności od pory roku. Gildia stanowi więc narzędzie analizy podobieństwa ekologicznego, a nie odrębną, trwale zamkniętą jednostkę organizacji biologicznej.

Drapieżnictwo wewnątrzgildyjne jako splot konkurencji i drapieżnictwa

Właściwe rozpoznanie relacji między sowami wymaga rozróżnienia konkurencji eksploatacyjnej, interferencyjnej oraz bezpośredniego drapieżnictwa. Konkurencja eksploatacyjna ma miejsce

wtedy, gdy dwa gatunki korzystają z tego samego, ograniczonego zasobu, przez co intensywne wykorzystywanie go przez jeden organizm zmniejsza jego dostępność dla drugiego. Płomykówki i uszatki polujące na norniki mogą w określonych warunkach podlegać takiej zależności, nawet jeśli rzadko dochodzi między nimi do bezpośrednich kontaktów. Konkurencja interferencyjna obejmuje natomiast bezpośrednie zachowania utrudniające rywalowi dostęp do zasobów – w tym agresję, przepędzanie z danego terenu i obronę stanowisk.

Drapieżnictwo występuje wówczas, gdy jeden organizm zabija i konsumuje drugi jako zdobycz. Szczególną kategorię tworzą jednak interakcje, w których ofiara drapieżnika pozostaje jednocześnie jego potencjalnym konkurentem pokarmowym. W takim przypadku analiza musi objąć nie tylko przepływ energii, ale również skutki ograniczenia liczby organizmów wykorzystujących podobne zasoby.

Zjawisko to określa się mianem drapieżnictwa wewnątrzgildyjnego (intraguild predation – IGP). W klasycznym ujęciu Gary'ego Polisa, Christophera Myersa i Roberta Holta polega ono na zabijaniu i zazwyczaj konsumowaniu organizmów, które uczestniczą w wykorzystywaniu częściowo wspólnej kategorii zasobów. Specyfika tego zjawiska wynika z połączenia dwóch zależności ekologicznych: relacji drapieżnik-ofiara oraz konkurencji między konsumentami. Puchacz przechwytujący inną sowę może pozyskać energię pokarmową i jednocześnie zmniejszyć liczbę drapieżników korzystających z podobnych drobnych ssaków. Nie oznacza to jednak, że każdy atak na innego ptaka drapieżnego wynika z intencji ograniczenia konkurencji. Zwierzę może reagować na obecność intruza, bronić potomstwa lub zaatakować potencjalną zdobycz bez rozpoznawania długoterminowych konsekwencji populacyjnych. Rozróżnienie bezpośredniego mechanizmu behawioralnego od jego ewentualnych skutków ewolucyjnych jest podstawowym warunkiem prawidłowego wyjaśniania takich zdarzeń.

W przeglądzie Fabrizia Sergia i Fernanda Hiralda z 2008 roku (opublikowanym w czasopiśmie „Ibis” pod tytułem Intraguild predation in raptor assemblages: a review) zestawiono wyniki 39 badań empirycznych i eksperymentalnych, obejmujących 63 populacje, 11 gatunków pełniących funkcję drapieżników wewnątrzgildyjnych oraz 15 gatunków będących ich ofiarami. Autorzy wykazali, że podobne interakcje występują szeroko wśród ptaków drapieżnych, a ich konsekwencje mogą obejmować ograniczenie zajmowania określonych terytoriów, spadek sukcesu reprodukcyjnego, mniejszą przeżywalność oraz zmianę sposobów wykorzystywania przestrzeni. Kluczowym czynnikiem okazała się względna wielkość ciała: w analizowanych przypadkach drapieżnik był większy od gatunku stanowiącego jego ofiarę, a w badaniach wykazujących istotne oddziaływanie przewaga masy ciała była szczególnie wyraźna. Nie oznacza to jednak istnienia

jednego uniwersalnego progu wielkości, którego przekroczenie automatycznie umożliwia zabijanie innego ptaka.

Pośredni wpływ drapieżnictwa na ograniczanie nisz

Wynik ten wskazuje raczej na znaczenie asymetrii biomechanicznej, która wpływa na ryzyko bezpośredniego kontaktu, skuteczność przechwycenia oraz zdolność ofiary do obrony. Badacze zwrócili również uwagę, że drapieżnictwo wewnątrzgildyjne może oddziaływać na organizmy, które w rzeczywistości stosunkowo rzadko padają ofiarą silniejszego konkurenta. Samo zagrożenie wymusza zmianę wykorzystywanych siedlisk, ograniczanie aktywności głosowej, omijanie określonych stanowisk czy rezygnację z części potencjalnie korzystnych zasobów. W takim przypadku koszt ekologiczny nie sprowadza się jedynie do bezpośredniej utraty osobników, lecz obejmuje także zmniejszenie przestrzeni dostępnej do bezpiecznego funkcjonowania. Drapieżnik wpływa zatem na konkurenta poprzez zmianę jego zachowania, nawet jeśli liczba bezpośrednich ataków pozostaje niewielka. Mechanizm ten stanowi interesujące rozwinięcie klasycznej ekologii populacji; pokazuje bowiem, że relacje antagonistyczne mogą oddziaływać na reprodukcję i przeżywalność pośrednio – ograniczając możliwości zdobywania pokarmu lub zajmowania najlepszych stanowisk lęgowych.

Badania koncentrujące się wyłącznie na zawartości wypluwek i liczbie ofiar mogą zatem niedoszacowywać rzeczywistego znaczenia obecności większego drapieżnika. Kluczowe pozostaje odróżnienie drapieżnictwa wewnątrzgildyjnego od konkurencji pozornej oraz zjawiska wykluczania konkurencyjnego. Konkurencja pozorna zachodzi wtedy, gdy dwa gatunki ofiar oddziałują na siebie pośrednio poprzez wpływ na liczebność wspólnego drapieżnika, mimo że same nie konkurują o identyczne zasoby. Wykluczanie konkurencyjne dotyczy natomiast sytuacji, w których długotrwałe współistnienie organizmów wykorzystujących niemal identyczne, ograniczające zasoby może okazać się niestabilne, jeśli brakuje mechanizmów umożliwiających odpowiednie różnicowanie nisz. Drapieżnictwo wewnątrzgildyjne łączy natomiast konkurencję o zasoby z asymetryczną możliwością zabijania konkurenta. W rzeczywistych zespołach sów mechanizmy te mogą współwystępować, jednak ich analityczne rozdzielenie pozwala uniknąć błędu polegającego na przypisywaniu każdej negatywnej zależności między liczebnościami dwóch gatunków jednemu rodzajowi oddziaływania. Jeśli uszatka występuje rzadziej w miejscu wysokiego zagęszczenia puszczyków, możliwymi wyjaśnieniami pozostają: bezpośrednia konkurencja, zagrożenie atakiem, odmienna dostępność siedlisk lub historia kolonizacji.

Sam ujemny związek liczebności nie pozwala jeszcze określić, który z tych mechanizmów dominuje. Klasyczne równania konkurencji Lotki i Volterry umożliwiają formalne przedstawienie wpływu jednego gatunku na wzrost liczebności drugiego, lecz ich zastosowanie do zespołów drapieżników wymaga szczególnej ostrożności. W najprostszym modelu zmiana liczebności populacji zależy od jej własnego zagęszczenia oraz od liczebności konkurenta, której wpływ opisuje odpowiedni współczynnik konkurencji. Parametr ten nie jest jednak stałą biologiczną właściwością gatunku niezależną od środowiska; rzeczywista intensywność konkurencji może bowiem zmieniać się wraz z dostępnością ofiar, sezonem i sposobem wykorzystywania przestrzeni. Dodatkowo układy obejmujące drapieżnictwo wewnątrzgildyjne wymagają uwzględnienia przepływu energii, asymetrycznej śmiertelności oraz zależności od wspólnej ofiary.

Podział zasobów jako mechanizm współistnienia drapieżników

Modele Holta i Polisa oraz ich późniejsze rozwinięcia przewidują zatem odmienne rezultaty: od wykluczenia jednego z drapieżników, przez trwałe współistnienie, aż po złożoną dynamikę zależną od produktywności środowiska. Nie istnieje więc matematyczna konieczność, by pojawienie się większego drapieżnika nieuchronnie prowadziło do zaniku mniejszych przedstawicieli gildii. Cennym materiałem porównawczym są tu badania nad zróżnicowaniem nisz pokarmowych sów o odmiennej wielkości ciała. W pracy „Trophic niche segregation in a guild of top predators within the Mediterranean Basin", opublikowanej w Current Zoology, przeanalizowano dane z 160 badań obejmujących 212 236 kręgowych ofiar uszatki zwyczajnej, puszczyka zwyczajnego i puchacza. Analiza wykazała, że choć wszystkie trzy gatunki w znacznym stopniu polują na ssaki, różnią się szerokością diety, przeciętną wielkością zdobyczy oraz udziałem poszczególnych kategorii pokarmowych. Uszatka zwyczajna wykazywała największą specjalizację w drobnych ssakach, puszczyk korzystał z bardziej zróżnicowanych ofiar, natomiast puchacz regularnie przechwytywał większe organizmy. Wraz ze wzrostem gabarytów drapieżnika rosła również przeciętna masa jego zdobyczy.

Warto zauważyć, że obecność potencjalnych konkurentów wiązała się ze zmianami różnorodności i równomierności składu pokarmu uszatki. Wspiera to hipotezę, według której struktura całej gildii wpływa na zakres rzeczywiście wykorzystywanej niszy pokarmowej. Z punktu widzenia ekologii ewolucyjnej wyniki te ilustrują mechanizm podziału zasobów (resource partitioning). Gatunki zamieszkujące to samo środowisko nie muszą przechwytywać tych samych ofiar z jednakową częstotliwością ani czerpać z nich podobnych korzyści energetycznych. Większa sowa może

skutecznie wykorzystywać ofiary, których przechwytywanie jest mechanicznie trudne dla mniejszego gatunku, podczas gdy niewielki drapieżnik pozostaje sprawniejszy w chwytaniu drobnych gryzoni. Ta odmienność modyfikuje strukturę konkurencji, choć nie eliminuje jej całkowicie.

Puchacz może zjadać norniki, mimo że jest zdolny do polowania na znacznie większe zwierzęta, a puszczyk może wykorzystywać część tych samych drobnych ssaków co uszatka. Zatem podział zasobów nie polega na bezwzględnym rozdzieleniu całych kategorii pokarmowych, lecz na statystycznym zróżnicowaniem intensywności ich wykorzystywania. Obserwowane różnice mogą być zarówno rezultatem historycznego różnicowania nisz, jak i bieżącego ograniczania konkurencji w środowiskach wspólnego występowania. Rozstrzygnięcie tej kwestii wymaga porównania populacji żyjących w obecności konkurentów z tymi funkcjonującymi bez nich.

Zagadnienie to można rozpatrywać w świetle koncepcji ograniczającego podobieństwa ekologicznego, rozwijanej przez Roberta MacArthura i Richarda Levinsa. W najbardziej ogólnym ujęciu gatunki wykorzystujące niemal identyczne zasoby mogą doświadczać szczególnie silnej konkurencji, której długoterminowe konsekwencje zależą od możliwości różnicowania nisz oraz charakterystyki regulacji liczebności. Niemniej klasyczne próby wyznaczenia uniwersalnego, minimalnego dystansu między niszami nie doprowadziły do rozwiązania, które byłoby odpowiednie dla wszystkich ekosystemów.

Wielowymiarowość niszy a mechanizmy konkurencji międzygatunkowej

W przypadku sów kluczowe jest to, że podobieństwo pokarmowe może być częściowo kompensowane różnicami w porze aktywności, wyborze stanowisk łowieckich oraz sposobie przechwytywania ofiar. Płomykówka i uszatka zwyczajna mogą polować na zbliżone gatunki gryzoni, a mimo to korzystać z odmiennego rozmieszczenia miejsc dziennego odpoczynku i stanowisk lęgowych. Puszczyk z kolei częściej wykorzystuje zadrzewienia i mozaikowe siedliska leśne, podczas gdy uszatka preferuje osłonięte miejsca gniazdowania oraz otwarte żerowiska.

Konkurencję należy zatem analizować wielowymiarowo, gdyż jej intensywność zależy od nakładania się różnych składników niszy. Interesujący przykład takiej zależności dostarczają brytyjskie populacje uszatki zwyczajnej i puszczyka. Uszatka występuje na Wyspach Brytyjskich stosunkowo nielicznie i pozostaje gatunkiem trudnym do wykrycia ze względu na skryty tryb życia. Jednak w Irlandii, gdzie brak rodzimej, trwale rozmnażającej się populacji puszczyka, uszatka jest

jednym z najpowszechniejszych przedstawicieli sów. British Trust for Ornithology wskazuje, że jej większa liczebność może wynikać częściowo ze zmniejszenia konkurencji ze strony puszczyka, który w wielu środowiskach dominuje nad mniejszymi gatunkami. Hipoteza ta odpowiada teorii uwolnienia od konkurencji, określanej jako competitive release, zgodnie z którą nieobecność silnego rywala umożliwia organizmowi zajmowanie szerszego zakresu siedlisk lub osiąganie wyższego zagęszczenia. Nie oznacza to jednak, że sytuacja irlandzkiej uszatki wynika wyłącznie z braku puszczyka; znaczenie mogą mieć również historia kolonizacji wyspy, struktura zadrzewień, dostępność miejsc lęgowych oraz charakterystyka populacji drobnych ssaków.

Porównanie biogeograficzne stanowi zatem przesłankę wspierającą określoną hipotezę konkurencyjną, lecz nie zastępuje eksperymentalnego rozpoznania jej mechanizmu. W tym kontekście szczególnie istotne byłoby ustalenie, w jakim stopniu ograniczenie liczebności uszatki w obecności puszczyka wynika z bezpośredniego zagrożenia atakiem, a w jakim z konkurencji o pożywienie i stanowiska lęgowe. W pierwszym przypadku silny wpływ może występować nawet przy dużej dostępności norników i innych drobnych ssaków, ponieważ sama obecność większej sowy wymusza unikanie określonych przestrzeni. W drugim zaś intensywność konkurencji powinna wykazywać wyraźniejszą zależność od lokalnej dostępności ograniczającego zasobu. W rzeczywistości oba mechanizmy mogą współistnieć, a ich rozdzielenie wymaga badań nad rozmieszczeniem rewirów, strukturą diety i reakcjami behawioralnymi na obecność konkurenta. Użyteczne mogą okazać się tu eksperymenty z odtwarzaniem głosów, określane jako playback experiments, które pozwalają analizować reakcje na sygnały obecności innego gatunku. Metoda ta ma jednak swoje ograniczenia – sztucznie odtworzony dźwięk nie musi wywołać reakcji identycznej jak rzeczywista obecność drapieżnika, a intensywność odpowiedzi może zależeć od doświadczenia ptaka i jego aktualnej sytuacji reprodukcyjnej.

Autor książki przedstawia puszczyka jako dominującego drapieżnika brytyjskich lasów, który miałby wypierać uszatki i pójdźki z najkorzystniejszych siedlisk oraz przechwytywać mniejsze sowy w okresach niedoboru gryzoni. Tak sformułowana teza obejmuje jednak kilka odrębnych twierdzeń wymagających niezależnego potwierdzenia.

Dominacja behawioralna nie oznacza automatycznie wykluczenia przestrzennego, a możliwość przechwycenia mniejszej sowy nie pozwala wnioskować o częstotliwości takich zdarzeń. Szczególnej ostrożności wymaga również przypisywanie wzrostu drapieżnictwa wobec konkurentów wyłącznie okresom niskiej dostępności gryzoni; w wielu układach ekologicznych intensywność ataków może zależeć od innych czynników, w tym obrony terytorium i przypadkowej częstości kontaktu. Właściwym ujęciem jest zatem uznanie, że puszczyk posiada zdolność do silnego oddziaływania na

mniejsze sowy, lecz zakres tego wpływu pozostaje zależny od lokalnych warunków i nie może być określany na podstawie pojedynczych obserwacji.

Asymetryczna konkurencja wymusza przesunięcie niszy siedliskowej

Wartościowych danych porównawczych dostarczają polskie badania nad konkurencją pomiędzy puszczykiem zwyczajnym a większym puszczykiem uralskim (Strix uralensis). Łukasz Kajtoch, Michał Żmihorski i Paweł Wieczorek opublikowali w 2015 roku w „Population Ecology" artykuł zatytułowany Habitat displacement effect between two competing owl species in fragmented forests. Autorzy wykorzystali ekspansję puszczyka uralskiego na obszary południowej Polski, aby porównać sposób zajmowania siedlisk przez puszczyki zwyczajne funkcjonujące w obecności większego konkurenta oraz przez osobniki występujące bez niego. Analiza objęła dwa obszary o zbliżonej strukturze krajobrazu: fragmenty Pogórza Karpackiego, gdzie oba gatunki współwystępowały, oraz Wyżynę Krakowską, na której w badanym okresie obecny był jedynie puszczyk zwyczajny. Stwierdzono, że obecność puszczyka uralskiego wymuszała zmianę rozmieszczenia rewirów puszczyka zwyczajnego; jego stanowiska częściej przesuwały się w stronę obrzeży lasów i terenów zabudowanych oraz do drzewostanów o większym udziale jodły i świerka.

Wyniki te wskazują na możliwość wypierania słabszego konkurenta z części siedlisk, które preferowałby on w warunkach nieobecności większego drapieżnika. Puszczyki zwyczajne funkcjonujące bez puszczyka uralskiego częściej zajmowały starsze drzewostany liściaste i wewnętrzne części kompleksów leśnych. Tam natomiast, gdzie pojawiał się większy konkurent, część takich stanowisk przejmowały puszczyki uralskie, a puszczyki zwyczajne zmuszone były wykorzystywać odmienne fragmenty krajobrazu. Zjawisko to można interpretować jako przesunięcie niszy realizowanej pod wpływem asymetrycznej konkurencji. Nie musi ono oznaczać zmiany potencjału siedliskowego gatunku, lecz ograniczenie dostępu do określonych zasobów w warunkach współwystępowania konkurenta. Właściwe rozpoznanie przyczyn pozostaje jednak trudne, gdyż porównanie obserwacyjne nie pozwala całkowicie wykluczyć wpływu różnic środowiskowych i historycznych między badanymi obszarami. Autorzy potraktowali więc tę sytuację jako naturalny układ porównawczy, dostarczający silnych przesłanek dotyczących przemieszczenia siedliskowego, lecz niewystarczający do całkowitego zastąpienia eksperymentu manipulacyjnego.

Kluczowe pozostają konsekwencje tego zjawiska dla ochrony lasów. Jeżeli większa sowa ogranicza dostępność najkorzystniejszych części dużych kompleksów leśnych dla mniejszego konkurenta,

jego dalsze funkcjonowanie może w większym stopniu zależeć od jakości obrzeży i mniejszych płatów zadrzewień. W takim przypadku fragmentacja krajobrazu nie oddziałuje jednakowo na wszystkie gatunki. Duży kompleks leśny może stanowić szczególnie ważne siedlisko puszczyka uralskiego, podczas gdy mniejsze płaty mogą pozostawać domeną puszczyka zwyczajnego. Nie oznacza to, że ograniczanie powierzchni starszych lasów byłoby korzystną metodą zwiększania liczebności mniejszej sowy, gdyż prowadziłoby do utraty ważnych siedlisk innych organizmów. Pokazuje to jednak, że ochrona różnorodności gatunkowej wymaga uwzględnienia złożoności przestrzennej krajobrazu oraz różnych wymagań ekologicznych współwystępujących drapieżników. W praktyce szczególnego znaczenia nabiera zachowanie zróżnicowanych strukturalnie drzewostanów, odpowiednio dużych kompleksów leśnych i przestrzennych połączeń między nimi.

Pośrednie korzyści z obecności drapieżnika szczytowego

Jeszcze bardziej złożony obraz zależności między sowami ukazało badanie Simony Stehlíkovej Sovadinovej, Iva Hertla, Antonína Körbera i Marka Kouby z 2025 roku (opublikowane w Journal of Ornithology pod tytułem Space use during the breeding season of three different forest-dwelling owl species in an area of sympatry). Autorzy wykorzystali radiotelemetrię, by przeanalizować sposób wykorzystywania żerowisk przez samce sóweczki zwyczajnej (Glaucidium passerinum), włochatki (Aegolius funereus) i puszczyka zwyczajnego na obszarze współwystępowania puchacza w Czechach.

Badanie wykazało, że obszary aktywności łowieckiej dwóch mniejszych sów nakładały się w około 78 procentach, podczas gdy ich wspólna przestrzeń z puszczykiem była znacznie mniejsza i wynosiła odpowiednio około 25 i 15 procent. Szczególnie interesujące okazało się rozmieszczenie względem stanowiska lęgowego puchacza: obszary aktywności mniejszych sów obejmowały tereny położone bliżej tego dużego drapieżnika, podczas gdy puszczyk utrzymywał większy dystans. Badacze rozważyli hipotezę, że obecność puchacza może pośrednio tworzyć bezpieczniejszą przestrzeń dla niektórych mniejszych sów, ograniczając obecność puszczyka, który jest dla nich istotnym zagrożeniem. Mechanizm ten odpowiada koncepcji osłony przed drapieżnikiem pośrednim, określanej metaforycznie jako predator shield. W takim układzie największy drapieżnik nie chroni mniejszych organizmów bezpośrednio, lecz ogranicza liczebność lub aktywność średniego drapieżnika, który oddziaływałby na nie silniej.

Warto jednak zaznaczyć, że badanie objęło jedynie po jednym znakowanym samcu trzech gatunków oraz informacje o lokalizacji stanowiska puchacza. Autorzy sami określili wyniki jako wstępne i

wymagające potwierdzenia na większej próbie. Wniosek dotyczy więc biologicznej możliwości funkcjonowania takiego mechanizmu, a nie uniwersalnego prawa, według którego wszystkie mniejsze sowy zyskują w sąsiedztwie puchaczy. To pozornie paradoksalne zjawisko można interpretować w ramach teorii uwolnienia mezodrapieżników, czyli mesopredator release. W klasycznym ujęciu zanik dużego drapieżnika umożliwia wzrost liczebności średnich drapieżników, co z kolei nasila presję na mniejsze gatunki. Odwrotna sytuacja zachodzi wtedy, gdy obecność dużego drapieżnika ogranicza aktywność mezodrapieżnika, przynosząc pośrednią korzyść jego potencjalnym ofiarom. Nie każdy spadek liczebności średniego drapieżnika poprawia jednak sytuację organizmów niżej w sieci troficznej, gdyż największy drapieżnik może jednocześnie konkurować o te same ofiary.

Ostateczny rezultat zależy od względnej intensywności oddziaływań bezpośrednich i pośrednich. Z punktu widzenia teorii sieci ekologicznych relacje te dowodzą, że kierunek interakcji między dwoma gatunkami nie zawsze odpowiada wpływowi całego układu. Organizm stanowiący potencjalne zagrożenie może w określonych warunkach wywierać pośrednio korzystny wpływ na część wspólnoty.

W analizie alpejskich populacji puchacza i puszczyka Fabrizio Sergio, Luigi Marchesi, Paolo Pedrini i Vincenzo Penteriani wykazali interesującą zależność między zagęszczeniem dużego drapieżnika a sposobem wykorzystania przestrzeni przez mniejszą sowę. W badaniu z 2007 roku (Animal Behaviour) stwierdzono, że przy niskim zagrożeniu ze strony puchacza puszczyki nie wykazywały silnej zależności rozmieszczenia od odległości jego stanowisk. Przy umiarkowanej gęstości puchaczy zaczynały unikać przestrzeni blisko ich gniazd, natomiast w warunkach wysokiego zagrożenia silniej uzależniały lokalizację od dostępności siedlisk zapewniających odpowiednią osłonę. W badanym materiale bezpośrednie drapieżnictwo puchaczy na puszczykach było stosunkowo rzadkie, choć częstsze w pobliżu stanowisk dużego ptaka. Równocześnie sukces rozrodczy puszczyków spadał wraz z bliskością gniazd puchaczy. Jest to przykład sytuacji, w której ryzyko drapieżnictwa wpływa na reprodukcję poprzez zmianę sposobu wykorzystywania środowiska, nawet jeśli bezpośrednia śmiertelność nie jest najczęstszym skutkiem interakcji.

Właściwa interpretacja wymaga rozróżnienia reakcji natychmiastowej i długoterminowej. Sowa słysząca głos drapieżnika może ograniczyć aktywność wokalną lub zmienić miejsce odpoczynku w ciągu kilku minut, podczas gdy trwałe przesunięcie terytorium i spadek sukcesu reprodukcyjnego ujawniają się dopiero z czasem. Pierwsza reakcja wynika z bezpośredniego przetwarzania informacji o zagrożeniu, druga zaś z kumulowania kosztów korzystania z gorszych siedlisk. Badania nad strachem ekologicznym wymagają więc uwzględnienia różnych skal czasowych.

Zbyt krótki eksperyment może wykazać skuteczne unikanie drapieżnika, nie pozwalając ocenić konsekwencji dla reprodukcji. Z kolei wieloletnie obserwacje mogą ujawniać silną segregację przestrzenną, nie wyjaśniając jednak – bez dodatkowych badań – jakie sygnały sensoryczne i zachowania doprowadziły do jej powstania.

Jastrząb jako drapieżnik i element naturalnych procesów

W brytyjskich zespołach drapieżników istotne miejsce zajmuje jastrząb zwyczajny (Accipiter gentilis). Jego ekologia łowiecka różni się od strategii większości sów przede wszystkim dzienną aktywnością oraz zdolnością do dynamicznego przechwytywania ofiar. Dzięki silnie rozwiniętemu aparatowi lotnemu jastrząb sprawnie manewruje między drzewami, a jego dieta obejmuje zróżnicowane ptaki i ssaki. Dla wielu mniejszych drapieżników może być on zarówno konkurentem w walce o zasoby, jak i bezpośrednim zagrożeniem. Skuteczność jastrzębia w chwytaniu innych ptaków nie oznacza jednak, że sowy stanowią podstawowy składnik jego pożywienia.

Zależność między tymi gatunkami zależy od rzeczywistej częstotliwości kontaktów, nakładania się obszarów aktywności oraz różnic czasowych i przestrzennych. Jastrząb może przechwycić sowę podczas jej dziennej aktywności, przemieszczania się lub odpoczynku, lecz znaczenie takich zdarzeń dla populacji zależy od realnej intensywności drapieżnictwa. Nie ma podstaw, by traktować jastrzębia jako uniwersalnie najważniejszego wroga wszystkich brytyjskich sów, pomijając gatunek, stadium rozwoju czy charakterystykę lokalnego środowiska. Autor książki przywołuje szczególnie interesującą relację Chrisa Sperringa z rezerwatu RSPB Ham Wall w Somerset, gdzie dorosły jastrząb miał wielokrotnie atakować płomykówki powracające do gniazd z pożywieniem. Według tego opisu drapieżnictwo doprowadziło do utraty sukcesu reprodukcyjnego kilku par, co wywołało spór o zasadność usunięcia jastrzębia z rezerwatu. Sperring sprzeciwiał się tej ingerencji, argumentując, że obecność rodzimego drapieżnika jest elementem naturalnych procesów ekologicznych, a ochrona przyrody nie może polegać na eliminowaniu każdego organizmu powodującego straty wśród szczególnie cenionych ptaków.

Relacja ta stanowi przykład praktycznego i aksjologicznego konfliktu, jednak jej szczegółów — zwłaszcza liczby przechwyconych płomykówek, zakresu strat lęgowych czy przebiegu dyskusji administracyjnej — nie udało się niezależnie potwierdzić w dostępnej dokumentacji rezerwatu. Nie należy więc traktować tych informacji jako ustalonych danych populacyjnych.

Rozróżnienie między incydentem a trendem demograficznym

Przedstawione zdarzenie można rozpatrywać jako terenowe studium przypadku, którego biologiczna możliwość pozostaje zgodna z udokumentowanym występowaniem drapieżnictwa wewnątrzgildyjnego wśród ptaków szponiastych i sów. Właśnie ta relacja ujawnia podstawowy konflikt pomiędzy ochroną wybranego gatunku a ochroną integralności procesów ekologicznych. Z perspektywy człowieka zainteresowanego sukcesem reprodukcyjnym płomykówek, obecność jastrzębia może zostać uznana za zagrożenie dla celu ochronnego – szczególnie jeśli doprowadza do utraty kilku stanowisk lęgowych. Jednak z punktu widzenia ochrony całego zespołu organizmów ten sam jastrząb stanowi rodzimego uczestnika sieci troficznej, którego obecność wynika z naturalnego funkcjonowania lokalnego ekosystemu.

Rozstrzygnięcie nie polega zatem na prostym ustaleniu, który z ptaków jest bardziej wartościowy, lecz na zdefiniowaniu celu zarządzania, rozpoznaniu rzeczywistej skali oddziaływania i porównaniu dostępnych metod postępowania. Jeżeli zagrożenie dotyczy pojedynczych lęgów, ale nie prowadzi do długotrwałego ograniczenia trwałości populacji, usuwanie drapieżnika jest trudne do uzasadnienia. Jeśli natomiast analiza wykaże poważne ryzyko zaniku krytycznie małej populacji zagrożonego gatunku, rozważania konserwatorskie mogą wymagać bardziej złożonej oceny. W żadnym z tych przypadków samo emocjonalne znaczenie obserwowanej śmierci ptaka nie zastępuje analizy ekologicznej.

Szczególnie interesujący materiał porównawczy stanowi badanie Keesa H. T. Schrevena i współautorów, opublikowane 2 kwietnia 2026 roku w Journal of Ornithology pod tytułem „Intraguild predation and competition between avian top predators: do expanding Eagle Owls (Bubo bubo) contribute to the decline of Northern Goshawks (Accipiter gentilis)?”. Autorzy przeanalizowali wieloletnie dane dotyczące jastrzębi i puchaczy na pograniczu holendersko-niemieckim.

W badanym obszarze liczba par jastrzębi spadła z około czterdziestu do dwudziestu trzech, podczas gdy puchacze, które rozpoczęły kolonizację w 2019 roku, zwiększyły liczebność do dziewięciu par. Pozorna odwrotna zależność trendów mogłaby prowadzić do wniosku, że rozwój populacji puchacza powodował zanikanie jastrzębi. Autorzy sprawdzili jednak tę hipotezę, analizując skład pokarmu, wykorzystanie stanowisk lęgowych, przestrzenne relacje rewirów oraz przypadki bezpośredniego drapieżnictwa. W badaniach diety zidentyfikowano ponad 1600 ofiar jastrzębi i 655 ofiar puchaczy, stwierdzając znaczne różnice w charakterystyce pokarmu obu gatunków: jastrzębie konsumowały niemal wyłącznie ptaki, natomiast w diecie puchaczy istotny udział miały także ssaki.

Wyniki nie potwierdziły hipotezy, że ekspansja puchacza była główną przyczyną spadku liczebności jastrzębia. Stwierdzono jedynie pojedynczy przypadek bezpośredniego drapieżnictwa puchacza wobec jastrzębia, a bliskość stanowisk obu gatunków nie wykazywała przekonującego związku z trwałością rewirów i sukcesem reprodukcyjnym tych drugich. Autorzy wskazali również, że choć puchacze wykorzystywały niektóre dawne konstrukcje gniazdowe jastrzębi, zjawisko to nie wyjaśniało obserwowanego spadku populacji.

Wniosek ten nie oznacza, że interakcje między gatunkami są nieistotne, lecz pokazuje, iż biologiczna możliwość zabicia konkurenta nie przesądza o znaczeniu takiego zdarzenia dla zmian liczebności całej populacji. Kluczowe pozostaje rozróżnienie między skutkiem jednostkowym a demograficznym: pojedynczy jastrząb zabity przez puchacza stanowi potwierdzony przypadek bezpośredniej interakcji, ale ustalenie jej wpływu na populację wymaga wykazania odpowiednio dużej częstości zdarzeń albo ich szczególnego znaczenia dla przeżywalności kluczowych kategorii osobników. Z perspektywy teorii przyczynowości ekologicznej jest to wartościowy przykład problemu zmiennych zakłócających. W tym samym okresie populacje ptaków drapieżnych mogą reagować na zmiany dostępności ofiar, właściwości siedlisk, prześladowania, zanieczyszczenia chemiczne i warunki klimatyczne. Jeśli liczebność jednego drapieżnika rośnie, a drugiego spada, obserwowana korelacja może być rezultatem dwóch niezależnych odpowiedzi na odmiennie zmieniające się warunki środowiskowe.

Rozpoznanie związku przyczynowego wymaga więc testowania przewidywań wynikających z konkretnej hipotezy – na przykład sprawdzenia, czy sukces reprodukcyjny jastrzębi rzeczywiście maleje wraz z bliskością gniazd puchaczy albo czy przypadki zabijania jastrzębi występują dostatecznie często, by wyjaśniać spadek liczebności. Jeżeli przewidywania nie znajdują potwierdzenia, hipoteza musi zostać ograniczona albo zastąpiona innym wyjaśnieniem. Badanie holendersko-niemieckie ukazuje tym samym szczególne znaczenie rygoru metodologicznego w analizowaniu zjawisk podatnych na sensacyjne interpretacje.

Różnicowanie nisz umożliwia współistnienie drapieżników

W krajobrazach brytyjskich istotną rolę odgrywają myszołowy zwyczajne (Buteo buteo), których dieta obejmuje drobne ssaki, ptaki, bezkręgowce i padlinę. W określonych środowiskach mogą one korzystać z tych samych zasobów co sowy, zwłaszcza gdy dostępność gryzoni jest kluczowym elementem lokalnego bilansu pokarmowego. Jednak nakładanie się kategorii ofiar nie oznacza automatycznie silnej konkurencji; ptaki te różnią się bowiem dominującą porą aktywności,

sposobem wyszukiwania zdobyczy oraz wykorzystywanymi stanowiskami. Myszołów poluje za dnia, korzystając z wyniesionych punktów obserwacyjnych lub szybowania, podczas gdy płomykówka opiera się na nocnej aktywności i precyzyjnym słuchu.

Współistnienie organizmów o zbliżonej diecie jest możliwe, jeśli ich aktywność rozkłada się odmiennie w czasie i przestrzeni. Nie należy jednak utożsamiać tego czasowego rozdzielenia z całkowitym brakiem konkurencji eksploatacyjnej, gdyż liczba ofiar przechwyconych w dzień może bezpośrednio wpływać na zasoby dostępne nocą.

W tym kontekście istotne są przywołane przez autora polskie badania nad nakładaniem się nisz pokarmowych ptaków drapieżnych w krajobrazie mozaikowym środkowej Polski. W opracowaniu „Food Niche Overlap of Avian Predators (Falconiformes, Strigiformes) in a Field and Forest Mosaic in Central Poland" przeanalizowano skład pokarmu kilku gatunków z okolic Rogowa, w tym myszołowa, jastrzębia, krogulca, pustułki, puszczyka i uszatki. Autor analizy oparł się na wieloletnich danych dotyczących diety i liczebności par lęgowych, co pozwoliło porównać wykorzystywane zasoby w środowisku, gdzie siedliska leśne przeplatają się z polami i terenami otwartymi.

Szczególnie interesujące okazały się różnice między drapieżnikami specjalizującymi się w chwytaniu ptaków a tymi, którzy intensywnie korzystają z drobnych ssaków. Podobieństwo części ofiar nie prowadziło do pełnej identyczności nisz, gdyż udział poszczególnych zasobów zależał od wielkości ciała, strategii polowania i charakterystyki środowiska. Wnioski te przemawiają za łączeniem ekologii pokarmowej z analizą przestrzenną i behawioralną przy ocenie konkurencji między drapieżnikami. Podobnie pustułka zwyczajna (Falco tinnunculus) może w określonych warunkach korzystać z norników, będących podstawą diety części sów, lecz jej sposób polowania wynika z odmiennej organizacji aktywności. Charakterystyczny zawis oraz zdolność wykorzystywania promieniowania widzialnego i sygnałów wzrokowych umożliwiają jej aktywne poszukiwanie gryzoni na terenach otwartych.

Nie oznacza to jednak, że pustułka jest ekologicznym odpowiednikiem płomykówki funkcjonującym jedynie w innej porze doby. Różnice obejmują strukturę diety, właściwości lotu, zakres stanowisk i sezonowe możliwości przechwytywania ofiar. Nie należy zatem automatycznie przedstawiać pustułki jako głównego naturalnego drapieżnika dorosłych sów. Może ona uczestniczyć w interakcjach antagonistycznych, zwłaszcza w pobliżu miejsc lęgowych, lecz jej rola w lokalnych zespołach ekologicznych sprowadza się przede wszystkim do korzystania ze wspólnych zasobów i reakcji na obecność innych drapieżników.

Ważnym wymiarem relacji pozostaje również konkurencja o miejsca rozrodu, której nie można wyprowadzić wyłącznie ze składu diety. Uszatka zwyczajna często zajmuje opuszczone gniazda krukowatych, zwłaszcza wron i srok, podczas gdy inne sowy korzystają z dziupli, szczelin skalnych lub konstrukcji antropogenicznych. W takich warunkach aktywność jednego gatunku może tworzyć zasób wykorzystywany później przez inny, bez konieczności bezpośredniej współpracy. Gniazda przygotowane przez krukowate mogą ułatwiać rozmnażanie uszatek, choć te same ptaki w innych sytuacjach mogą przejawiać agresję wobec sów. Relacja ekologiczna nie musi więc posiadać jednego, niezmiennego znaku wartościującego.

Gatunek może jednocześnie zwiększać dostępność określonego zasobu i stanowić potencjalne źródło zagrożenia. Właściwe rozumienie tych zależności wymaga odejścia od uproszczonej klasyfikacji na sprzymierzeńców i wrogów, gdyż wzajemne oddziaływania zmieniają charakter w zależności od etapu cyklu życiowego i warunków środowiska.

Wpływ kun leśnych na sukces lęgowy sów i rola pamięci przestrzennej

Interesujący przypadek stanowią ssaki drapieżne zdolne do penetrowania dziupli i innych osłoniętych miejsc lęgowych. Kuna leśna (Martes martes) włącza do swojej diety niewielkie ptaki, jaja oraz pisklęta, a dzięki umiejętności wspinania się po drzewach dociera do stanowisk, które dla drapieżników naziemnych pozostają trudno dostępne. Rzeczywiste znaczenie kun dla populacji sów zależy jednak od gatunku ptaka, struktury gniazda, wysokości jego położenia oraz lokalnej liczebności drapieżnika. W opracowaniu Barn Owl Trust z 2022 roku poruszono kwestię interakcji między kuną leśną a płomykówką, wskazując, że skrzynki lęgowe umieszczone w budynkach gospodarskich mogą być rzadziej odwiedzane przez kuny niż konstrukcje na drzewach. Autorzy zaznaczyli jednocześnie, że do momentu przygotowania tekstu nie otrzymali potwierdzonych doniesień o plądrowaniu gniazd płomykówki przez kuny na objętych ich działalnością stanowiskach. Nie oznacza to całkowitego braku biologicznej możliwości takich zdarzeń, lecz wskazuje na konieczność unikania przedstawiania potencjalnego zagrożenia jako powszechnie udokumentowanego mechanizmu śmiertelności brytyjskiej płomykówki.

Znacznie silniejszy materiał empiryczny dotyczący drapieżnictwa kun dostarczają badania włochatki prowadzone w lasach borealnych i środkowoeuropejskich. Geir A. Sonerud w analizie opublikowanej w 2022 roku w „Oecologia” przeanalizował długoterminowe dane dotyczące ataków kun leśnych na jaja włochatek w skrzynkach lęgowych w Norwegii. Wśród 340 badanych stanowisk prawdopodobieństwo utraty lęgu przed zakończeniem klucia wynosiło około 22 procent, a po

uwzględnieniu późniejszych zdarzeń szacowano je na około jedną czwartą wszystkich sklasyfikowanych lęgów.

Zauważono, że ryzyko wzrastało wraz z wiekiem skrzynki, co Sonerud interpretował jako rezultat zapamiętywania przez kuny lokalizacji wcześniej odnalezionych stanowisk. Wbrew prostym przewidywaniom hipotezy alternatywnej ofiary, większa dostępność norników nie prowadziła automatycznie do zmniejszenia drapieżnictwa wobec jaj sów. Po uwzględnieniu właściwości stanowisk znaczenie części pozornych zależności pokarmowych uległo osłabieniu, natomiast wiek skrzynki pozostał istotnym czynnikiem ryzyka. Odkrycie to ma duże znaczenie dla teorii ekologii behawioralnej, gdyż pokazuje, że drapieżnik może wykorzystywać pamięć przestrzenną do regularnego sprawdzania skutecznych w przeszłości miejsc. W takim przypadku utrata lęgu nie musi być wynikiem przypadkowego spotkania, lecz może zależeć od historii wykorzystywania przestrzeni przez ssaka. Skrzynka, która przez lata zapewniała odpowiednie warunki rozrodu, może stopniowo stawać się dla kuny przewidywalnym źródłem pokarmu. Zjawisko to prowadzi do interesującego konfliktu pomiędzy wiernością ptaków wobec wcześniej korzystnego stanowiska a zdolnością drapieżnika do zapamiętywania jego lokalizacji.

W tych warunkach sukces w jednym sezonie nie gwarantuje utrzymania równie korzystnych okoliczności w latach następnych. Projektowanie działań ochronnych powinno zatem uwzględniać długoterminową dynamikę ryzyka, a nie tylko początkową atrakcyjność konstrukcji lęgowej. W innym badaniu Soneruda z 2021 roku, opublikowanym w „Journal of Ornithology”, analizowano strategie wyboru stanowisk przez włochatki w kontekście zagrożenia ze strony kun.

Autor przedstawił zależności odpowiadające modelowi win-stay, lose-shift, zgodnie z którym organizmy mają tendencję do pozostawania przy skutecznym rozwiązaniu i zmiany strategii po doświadczeniu niepowodzenia. W przypadku sów mechanizm ten może polegać na ponownym zajmowaniu miejsca, w którym wcześniejszy lęg zakończył się sukcesem, oraz unikaniu stanowisk związanych z utratą potomstwa.

Szczegółowe badania wykazały jednak, że zachowanie to zależało również od wieku i doświadczenia samców oraz czasu, jaki upłynął od poprzedniego wykorzystania konstrukcji. Wynik ten dowodzi, że wybór stanowiska lęgowego nie jest wyłącznie reakcją na jednorazowe zdarzenie, lecz rezultatem integracji pamięci, wcześniejszej historii rozrodu i aktualnego rozkładu zagrożeń. Z perspektywy ekologii adaptacyjnej istotne jest, że organizm nie musi dysponować pełną informacją o aktualnym rozmieszczeniu drapieżników, aby korzystać z przeszłych doświadczeń jako wskazówek dotyczących bezpieczeństwa stanowiska. Badania te wymagają jednak ostrożności przy przenoszeniu wyników między gatunkami.

Konieczność precyzyjnej identyfikacji sprawców drapieżnictwa

Włochatka jest sową wykorzystującą w szczególny sposób dziuple i skrzynki leśne, podczas gdy brytyjska płomykówka może gniazdować w zabudowaniach gospodarskich, gdzie dostępność stanowisk i wzorce aktywności kun bywają odmienne. Nie można zatem automatycznie zakładać, że jedna czwarta gniazd płomykówki jest narażona na drapieżnictwo kun tylko dlatego, że podobną częstość stwierdzono w norweskich badaniach nad włochatką.

Właściwe porównanie wymaga uwzględnienia dostępności odpowiednich konstrukcji, położenia geograficznego, struktury krajobrazu oraz liczebności populacji drapieżników. Kluczowy wniosek jest tu następujący: skuteczność ochrony miejsc gniazdowania może zależeć od zdolności zwierząt do uczenia się ich lokalizacji, co wymusza uwzględnienie właściwości poznawczych zarówno gatunku chronionego, jak i jego potencjalnych wrogów. W przypadku sów zakładających gniazda na ziemi kluczowa staje się presja ze strony lisów rudych (Vulpes vulpes), borsuków (Meles meles) i innych ssaków zdolnych do wykorzystywania jaj oraz piskląt. Uszatka błotna, związana z wrzosowiskami, torfowiskami i rozległymi łąkami, tworzy stanowiska lęgowe bezpośrednio na podłożu, przez co nie może korzystać z osłon charakterystycznych dla naturalnych dziupli. Ryzyko utraty lęgu zależy w tym przypadku od wysokości i gęstości roślinności, rozmieszczenia ścieżek przemieszczania się ssaków, warunków wilgotnościowych oraz zachowania dorosłych ptaków. Warto podkreślić, że obecność ssaka drapieżnego w danym siedlisku nie przesądza o rzeczywistej częstotliwości jego ataków na sowy. Drapieżnik może żywić się przede wszystkim gryzoniami, bezkręgowcami lub padliną, a niszczenie gniazd stanowić jedynie niewielki i sezonowo zmienny składnik diety.

Rzetelne rozpoznanie wymaga monitoringu stanowisk lęgowych i bezpośredniej identyfikacji sprawców utraty jaj oraz piskląt. Znaczenie takiej weryfikacji zostało wyraźnie przedstawione w metaanalizie British Trust for Ornithology dotyczącej drapieżnictwa na gniazdach ptaków Wysp Brytyjskich. Autorzy zestawili materiały z 2088 gniazd, wśród których zarejestrowano 609 zdarzeń drapieżnictwa, opierając się głównie na danych z monitoringu ptaków siewkowych i wróblowych.

Stwierdzono, że udział poszczególnych kategorii drapieżników istotnie zależał od rodzaju ofiary i stanowiska lęgowego. W przypadku ptaków siewkowych kluczowe okazały się ssaki, w tym lisy i borsuki, natomiast w gniazdach ptaków wróblowych sprawcy byli bardziej zróżnicowani, co obejmowało również krukowate. Badanie wykazało zarazem, że część popularnych przekonań o szczególnie dużym znaczeniu srok i wiewiórek szarych jako drapieżników gniazdowych nie znalazła proporcjonalnego potwierdzenia w analizowanym materiale. Uzyskanych proporcji nie należy

jednak przenosić bezpośrednio na sowy, gdyż badanie obejmowało inne grupy ptaków i typy stanowisk lęgowych. Najważniejsza lekcja metodologiczna płynąca z tej pracy dotyczy konieczności ustalania rzeczywistej tożsamości drapieżnika zamiast przypisywania strat gatunkom tradycyjnie uznawanym za szczególnie niebezpieczne.

Mobbing i strategia przyciągania silniejszego drapieżnika jako mechanizmy obronne

Kluczową rolę odgrywają tu krukowate, które w relacjach z sowami pełnią kilka odmiennych funkcji. Wrony, gawrony, sroki i kawki konkurują z innymi ptakami o zasoby, zajmują określone stanowiska gniazdowania i podejmują zachowania obronne wobec drapieżników. Z kolei ich opuszczone gniazda mogą stać się ważnym zasobem dla uszatek zwyczajnych. Niektóre krukowate atakują mniejsze ptaki lub plądrują jaja i pisklęta, choć intensywność tych zdarzeń zależy od gatunku, siedliska i warunków lokalnych. Interesującym zjawiskiem jest aktywna obrona przed drapieżnikiem przez grupę ptaków, określana mianem mobbingu. Polega ona na zbliżaniu się do potencjalnego zagrożenia, emitowaniu głosów alarmowych i działaniach mających utrudnić drapieżnikowi dalszą aktywność.

Mobbing może obejmować wiele osobników jednego gatunku, a niekiedy przedstawicieli kilku różnych grup. Jego biologiczna funkcja nie sprowadza się jedynie do agresji; pozwala on ostrzegać inne zwierzęta, skłaniać drapieżnika do zmiany miejsca odpoczynku i redukować ryzyko przyszłego ataku. Badania nad tym zjawiskiem dostarczyły istotnych danych dotyczących wpływu ekspozycji przestrzennej sowy na szansę jej wykrycia i zaatakowania przez mniejsze ptaki. W eksperymencie opublikowanym w 2006 roku w Journal of Avian Biology pod tytułem Exposure affects the risk of an owl being mobbed - experimental evidence wykorzystano modele puszczyków rozmieszczane w duńskim kompleksie leśnym Grib Skov. Porównano reakcje ptaków na modele znajdujące się w miejscach bardziej i mniej widocznych. Podczas porannych obserwacji prawdopodobieństwo mobbingu wzrastało z około 24 procent w warunkach dobrego ukrycia do około 85 procent w miejscach silnie wyeksponowanych. W godzinach popołudniowych wartości te były niższe, lecz nadal wykazywały wyraźną zależność od ekspozycji stanowiska.

Wyniki wskazują, że wybór miejsca dziennego odpoczynku może znacząco zmniejszyć ryzyko wykrycia sowy przez inne ptaki i związane z tym koszty behawioralne. Nie oznacza to, że każde nękanie prowadzi do bezpośredniego urazu ani że mobbing zawsze skutecznie wypiera sowę ze stanowiska. Pokazuje jednak, że struktura osłony roślinnej ma znaczenie także w relacjach pomiędzy drapieżnikiem a potencjalnymi ofiarami zdolnymi do zbiorowej reakcji obronnej. Co

istotne, mobbing może wywoływać skutki wykraczające poza bezpośrednie odstraszanie zagrożenia. Głośne sygnały alarmowe mogą przyciągać inne zwierzęta, w tym dodatkowych drapieżników, co zmienia układ sił pomiędzy uczestnikami interakcji. W eksperymencie opublikowanym w Animal Behaviour w 2020 roku badano reakcje ptaków na głosy mobbingu emitowane w obecności modelu sowy. Wykazano, że określone sygnały alarmowe mogą przyciągać większego ptaka drapieżnego, który następnie atakuje model organizmu stanowiącego zagrożenie dla mniejszych ptaków. Wynik ten wspiera hipotezę określaną metaforycznie jako attract the mightier, zgodnie z którą komunikacja alarmowa może prowadzić do włączenia w interakcję silniejszego drapieżnika. Nie należy jednak utożsamiać tego mechanizmu ze świadomym wzywaniem pomocy ani przedstawiać go jako uniwersalnej strategii wszystkich krukowatych i innych ptaków.

Kamuflaż jako strategia ograniczania kosztownych interakcji

Choć badanie dotyczyło konkretnego układu gatunkowego i eksperymentalnych bodźców, dowodzi ono, że komunikacja akustyczna może wpływać na strukturę relacji troficznych, zmieniając zachowanie organizmów, które początkowo nie uczestniczyły w danej interakcji. Z perspektywy teorii sygnałów biologicznych mobbing jest interesującym przykładem zachowania, w którym bilans kosztów i korzyści zależy od liczby uczestników oraz cech drapieżnika. Pojedynczy mały ptak zbliżający się do sowy naraża się na znaczne ryzyko przechwycenia, podczas gdy większa grupa może skuteczniej ograniczyć jej aktywność. Jednocześnie im liczniejsza grupa, tym silniejsza może być presja sensoryczna wynikająca z licznych głosów i manewrów lotnych.

W pracy opublikowanej w 2017 roku w „Behavioral Ecology” pod tytułem **Predation risk drives the expression of mobbing across bird species** wykazano, że skłonność ptaków do mobbingu wiąże się z ich wielkością ciała, sposobem wykorzystywania przestrzeni oraz stopniem rzeczywistego zagrożenia ze strony drapieżnika. Co istotne, intensywność tego zachowania nie rosła bezwarunkowo wraz z poziomem niebezpieczeństwa. Ptaki mogły tworzyć liczniejsze skupienia wobec groźniejszego przeciwnika, a jednocześnie reagować bardziej intensywnie w przypadku organizmu, którego atak uznawały za mniej prawdopodobny. Zależność ta ilustruje znaczenie kompromisu między potrzebą odstraszenia zagrożenia a ryzykiem związanym z agresywnym zbliżeniem się do niego.

W odniesieniu do sów kluczowe znaczenie ma zatem skrytość dziennego odpoczynku. Można ją interpretować nie tylko jako ochronę przed większymi drapieżnikami, ale również jako mechanizm ograniczania kosztów niepożądanych interakcji z mniejszymi ptakami. Puszczyk ukrywający się w

gęstej koronie drzewa zmniejsza prawdopodobieństwo wykrycia przez grupę wróblowych lub krukowatych, co ogranicza konieczność podejmowania zachowań obronnych czy zmiany stanowiska. Podobnie uszatka zwyczajna, korzystająca z osłoniętych gałęzi drzew iglastych, uzyskuje korzyści wykraczające poza ochronę przed opadami i temperaturą. Ukrycie wpływa na strukturę informacji dostępnych innym organizmom, zmieniając prawdopodobieństwo rozpoczęcia interakcji.

W tym ujęciu kamuflaż i wybór miejsca odpoczynku stają się elementem ekologii sensorycznej, a nie wyłącznie pasywną cechą morfologiczną upierzenia. Skuteczność osłony należy zatem analizować łącznie z właściwościami wzroku potencjalnych obserwatorów, ich aktywnością dzienną oraz strukturą roślinności.

Pośrednie efekty drapieżnictwa i złożoność interakcji międzygatunkowych

Wszystkie przedstawione zależności prowadzą do wniosku, że ekologiczna rola drapieżników nie ogranicza się jedynie do liczby bezpośrednio konsumowanych organizmów. Kluczowe znaczenie mogą mieć oddziaływania pośrednie, w których obecność jednego gatunku zmienia liczebność lub zachowanie drugiego, co z kolei wpływa na trzeci element sieci troficznej. Zjawisko to stanowi podstawę teorii kaskad troficznych, choć nie każda interakcja między drapieżnikami prowadzi do ich powstania. Szczególnie interesujące są układy, w których duży drapieżnik ogranicza liczebność średniego drapieżnika intensywnie polującego na określoną kategorię ofiar. W takich warunkach pojawienie się największego organizmu może paradoksalnie zwiększyć liczebność zwierząt znajdujących się na niższym poziomie sieci troficznej. Mechanizm ten zależy jednak od tego, czy bezpośrednia konsumpcja ofiar przez największego drapieżnika jest słabsza niż pośrednia korzyść wynikająca z ograniczenia konkurenta. Jeśli natomiast największy drapieżnik intensywnie wykorzystuje te same ofiary, końcowy rezultat może być zupełnie odmienny.

Znaczenie tej zależności opisano w metaanalizie Heather Vance-Chalcraft i współautorów z 2007 roku, opublikowanej w „Ecology” pod tytułem **The influence of intraguild predation on prey suppression and prey release: a meta-analysis**. Autorzy zestawili wyniki badań eksperymentalnych dotyczących wpływu współwystępowania drapieżników na liczebność wspólnych ofiar. W części układów wprowadzenie największego drapieżnika prowadziło do ograniczenia aktywności lub liczebności drapieżnika pośredniego, a w konsekwencji do zmniejszenia całkowitej presji wywieranej na wspólną zdobycz. W innych konfiguracjach obecność

kilku drapieżników nasilała ograniczanie liczebności ofiar. Wyniki te różniły się w zależności od rodzaju ekosystemu i struktury relacji antagonistycznych.

Autorzy podkreślili również, że znaczna część dostępnych dowodów pochodziła z eksperymentów na bezkręgowcach, dlatego ich wniosków nie można bez dodatkowych badań przenosić bezpośrednio na wielogatunkowe zespoły ptaków drapieżnych. Właściwy wniosek dotyczy istnienia kilku możliwych mechanizmów oddziaływania, a nie uniwersalnej korzyści z obecności największego drapieżnika. W przypadku sów szczególnie istotne jest to, że oddziaływania pośrednie mogą zmieniać się w zależności od zagęszczenia drobnych ssaków. W latach wysokiej dostępności norników konkurencja o pokarm może odgrywać mniejszą rolę niż w okresach niedoboru, gdyż większa liczba drapieżników jest w stanie zdobyć odpowiednią ilość pożywienia. Nie oznacza to jednak, że wszystkie konflikty międzygatunkowe zanikają w latach obfitości, ponieważ interakcje antagonistyczne mogą wynikać również z obrony terytorium, stanowisk lęgowych i bezpośredniego zagrożenia. Z kolei podczas załamania populacji gryzoni część organizmów może zwiększać udział alternatywnych kategorii pokarmowych, co zmienia zakres nakładania się nisz. Interesujący jest więc problem zależności między strukturą sieci troficznej a fazą cyklu populacyjnego ofiar. Relacje pomiędzy tymi samymi gatunkami drapieżników mogą zmieniać intensywność i funkcjonalne znaczenie w kolejnych sezonach, przez co jednorazowe badanie składu diety lub rozmieszczenia terytoriów może nie wystarczyć do ich trwałej charakterystyki.

Nie każdą sytuację, w której jeden drapieżnik zabija drugiego, należy automatycznie klasyfikować jako drapieżnictwo wewnątrzgildyjne w ścisłym znaczeniu. Jeśli większy ptak przechwyci mniejszego konkurenta, ale pozostawi jego ciało bez konsumpcji, zdarzenie to może odpowiadać agresji międzygatunkowej albo zabijaniu konkurenta bez wykorzystania pokarmowego, określanemu jako interspecific killing. Z punktu widzenia ekologii populacji konsekwencja może być podobna – dochodzi do utraty potencjalnego konkurenta – lecz mechanizm behawioralny pozostaje odmienny.

Autor książki przywołuje obserwację Chrisa Sperringa dotyczącą samca puszczyka, który miał zaatakować i zabić krogulca (**Accipiter nisus**), pozostawiając jego ciało niespożyte. Opis ten przedstawiono jako dowód świadomej eliminacji konkurenta pokarmowego i potencjalnego zagrożenia dla potomstwa. Właściwa interpretacja naukowa powinna być jednak węższa: samo pozostawienie zwłok pozwala stwierdzić brak konsumpcji, ale nie rozstrzyga, czy atak był związany z obroną terytorium, reakcją na intruza, zagrożeniem dla piskląt czy innym mechanizmem. Nie dysponujemy też niezależnym potwierdzeniem szczegółów tego zdarzenia. Zagadnienie to obrazuje szczególne znaczenie rozróżnienia pomiędzy przyczynami bezpośrednimi a funkcjonalnymi konsekwencjami zachowania.

Puszczyk podejmujący agresywny atak może reagować na określone bodźce wzrokowe lub akustyczne związane z obecnością innego ptaka w pobliżu stanowiska lęgowego. Reakcja ta może być regulowana przez stan hormonalny, wcześniejsze doświadczenie oraz mechanizmy neuronalne uczestniczące w obronie terytorium. W szerszej perspektywie ewolucyjnej podobne zachowanie może zwiększać szanse przetrwania potomstwa, jeśli ogranicza prawdopodobieństwo przyszłych ataków na gniazdo.

Konieczność rozróżnienia faktów od interpretacji w badaniach śmiertelności

Stwierdzenie korzystnej konsekwencji nie jest jednak równoznaczne z wykazaniem świadomego zamiaru jej osiągnięcia. To rozróżnienie jest kluczowe dla poprawnego wyjaśniania zachowań zwierząt. Etykiety zaczerpnięte z ludzkiego języka społecznego, takie jak zemsta, eliminowanie rywala czy strategiczne zabójstwo, mogą mieć walor metaforyczny, lecz ich dosłowne zastosowanie wymagałoby twardych danych na temat mechanizmów poznawczych i procesów decyzyjnych organizmu.

Szczególną wagę ma problem wpływu drapieżnictwa na młode osobniki po opuszczeniu gniazd. Jak autor wskazuje w części poświęconej dyspersji, młode puszczyki mogą doświadczać bardzo wysokiej śmiertelności w pierwszych miesiącach życia, a część zgonów może wynikać z przechwytywania ich przez ssaki drapieżne i inne ptaki. W takim przypadku drapieżnictwo staje się istotnym elementem demografii populacji, gdyż bezpośrednio wpływa na liczbę osobników zdolnych do osiągnięcia dojrzałości i zajęcia własnych terytoriów. Rzeczywiste znaczenie poszczególnych drapieżników nie może być jednak określane wyłącznie przez ich obecność w środowisku. Konieczne jest ustalenie, jaka część młodych ginie wskutek konkretnych ataków, a jaka z powodu głodu, chorób czy kolizji. Równie ważne jest rozpoznanie zależności między kondycją ptaków a podatnością na drapieżnictwo; osobnik osłabiony niedoborem pokarmu może być łatwiejszy do przechwycenia, co oznacza, że pozornie odrębne przyczyny śmiertelności mogą pozostawać ze sobą funkcjonalnie powiązane.

Właściwe badanie tych zależności wymaga łączenia niezależnych metod dokumentowania zdarzeń. Fotopułapki i kamery gniazdowe pozwalają rejestrować bezpośrednie ataki oraz identyfikować sprawców utraty jaj i piskląt. Telemetria umożliwia lokalizowanie martwych osobników i rekonstrukcję ich ostatnich przemieszczeń, choć sama w sobie nie zawsze wystarcza do ustalenia bezpośredniej przyczyny śmierci. Analiza uszkodzeń ciała dostarcza dodatkowych informacji, jednak podobne obrażenia mogą powstawać w zupełnie odmiennych okolicznościach.

Problematyczna pozostaje również kwestia wtórnego wykorzystania zwłok przez padlinożerców – obecność konkretnego ssaka lub ptaka przy martwej sowie nie jest automatycznym dowodem na to, że to on ją zabił. Z kolei w badaniach toksykologicznych niezbędne jest odróżnienie samej ekspozycji na substancję chemiczną od jej rzeczywistego udziału w zgonie. Właśnie dlatego precyzyjne ustalanie przyczyn śmiertelności wymaga procedur, które pozwalają oddzielić bezpośrednio zaobserwowane zdarzenia od interpretacji opartych na poszlakach.

Metodologia badań i etyka ochrony procesów ekologicznych

Metodologicznym rozwinięciem tych badań mogą być projekty oparte na schemacie before-after-control-impact – BACI. Polega on na porównywaniu sytuacji przed i po wystąpieniu określonej zmiany, zarówno na obszarze podlegającym oddziaływaniu, jak i w odpowiednio dobranej przestrzeni kontrolnej. Jeśli duży drapieżnik rozpoczyna kolonizację danego regionu, można analizować zmiany liczebności i sukcesu reprodukcyjnego innych sów przed jego pojawieniem się i po nim, zestawiając te dane z podobnymi obszarami, gdzie taka kolonizacja nie nastąpiła. Rozwiązanie to nie eliminuje wszystkich problemów interpretacyjnych – sam wybór nowego terytorium przez drapieżnika może przecież wynikać z jego wysokiej jakości ekologicznej – jednak pozwala ograniczyć część błędów typowych dla prostych porównań przestrzennych.

Szczególnie istotne jest równoczesne monitorowanie liczebności drobnych ssaków, struktury siedlisk i warunków pogodowych, aby uniknąć przypisywania drapieżnikowi skutków procesów zachodzących niezależnie od jego obecności. Ważnym zagadnieniem pozostaje również zależność między różnorodnością drapieżników a stabilnością całego ekosystemu. W tradycyjnych ujęciach ochrony przyrody większa liczba gatunków drapieżnych bywa utożsamiana z większą integralnością biologiczną środowiska. Choć w określonych warunkach zróżnicowanie drapieżników może zwiększać zakres wykorzystywanych nisz i ograniczać dominację pojedynczego organizmu, samo bogactwo gatunkowe nie stanowi uniwersalnego miernika odporności ekosystemu.

Kluczowe znaczenie ma tutaj struktura powiązań, udział poszczególnych gatunków w przepływie energii oraz intensywność ich oddziaływań. Zespół składający się z kilku gatunków o częściowo podobnych funkcjach może reagować na zmiany środowiska inaczej niż wspólnota zdominowana przez jeden, silnie wyspecjalizowany gatunek. Wielkość tej różnicy zależy jednak od rzeczywistej zastępowalności funkcjonalnej poszczególnych organizmów.

Ochrona bogactwa gatunkowego wymaga zatem rozpoznania jego znaczenia dla procesów ekologicznych, a nie wyłącznie liczenia liczby obecnych drapieżników. Zależności te stają się szczególnie interesujące w kontekście historycznego ograniczania populacji ptaków drapieżnych przez człowieka. Prześladowanie jastrzębi, sów i innych organizmów uznawanych za konkurentów łowieckich mogło prowadzić do zmian struktury gildii, których ekologiczne konsekwencje wykraczały poza spadek liczebności poszczególnych gatunków. Ograniczenie większego drapieżnika mogło w pewnych warunkach zmniejszać bezpośrednie zagrożenie dla mniejszego, ale równocześnie zwiększać konkurencję ze strony innych organizmów. Podobnie odbudowa populacji dużego ptaka drapieżnego może prowadzić do zmian rozmieszczenia pozostałych gatunków, co niekoniecznie oznacza pogorszenie ogólnego funkcjonowania ekosystemu. Nie należy jednak przedstawiać historycznej obecności określonych drapieżników jako dowodu istnienia doskonałej, niezmiennej równowagi przyrodniczej. Ekosystemy europejskie podlegały przemianom klimatycznym, krajobrazowym i demograficznym również przed rozwojem współczesnej gospodarki. Zadaniem nauki pozostaje więc odtwarzanie rzeczywistych procesów historycznych, a nie idealizowanie dowolnie wybranego stanu przeszłości.

Z punktu widzenia ekonomii politycznej ochrony przyrody szczególnego znaczenia nabiera pytanie o instytucjonalne konsekwencje występowania naturalnych konfliktów między gatunkami objętymi ochroną. Administracja może być zobowiązana do zabezpieczania określonych stanowisk lęgowych, lecz realizacja tego celu nie musi oznaczać obowiązku eliminowania wszystkich naturalnych drapieżników zdolnych do ich niszczenia. Właściwe rozstrzygnięcie wymaga odróżnienia ochrony gatunku od indywidualnego ratowania każdego osobnika, a także rozpoznania celu prawnego i ekologicznego prowadzonego działania. Szczególnie ważne jest uwzględnienie sytuacji, w których bezpośrednie zagrożenie wynika z działalności człowieka – na przykład ze sztucznego koncentrowania stanowisk lęgowych w miejscach łatwo dostępnych dla drapieżników albo wprowadzania organizmów do środowiska w sposób prowadzący do nieprzewidzianych konfliktów. W takich okolicznościach odpowiedzialność za ograniczenie szkody może być uzasadniona nie próbą eliminowania naturalnych procesów, lecz koniecznością naprawienia skutków wcześniejszej ingerencji.

Etyka ochrony między naturalnością a interwencją

Problem ten ilustrują działania ochronne polegające na montażu dużej liczby skrzynek lęgowych. Choć zwiększenie dostępności miejsc rozrodu może poprawić sytuację sów w krajobrazach pozbawionych naturalnych dziupli, niesie ze sobą ryzyko nadmiernej koncentracji organizmów i ich potomstwa. Jeśli konstrukcje zostaną umieszczone w miejscach łatwo dostępnych dla kun,

szczurów czy innych drapieżników, mogą stać się przewidywalnymi punktami pozyskiwania pokarmu. Kluczowe jest zatem precyzyjne projektowanie rozmieszczenia stanowisk, zapewnienie osłony i unikanie tworzenia skupisk w obszarach o wysokiej presji drapieżniczej. Nie oznacza to jednak, że sztuczne miejsca lęgowe należy z zasady odrzucać. Pozostają one wartościowym instrumentem ochrony, pod warunkiem że ich skuteczność mierzy się rzeczywistą przeżywalnością potomstwa i trwałością lokalnej populacji, a nie jedynie liczbą zajętych skrzynek.

Kwestia ochrony drapieżników zmusza do odróżnienia naturalności procesu od jego wartości moralnej. Fakt, że drapieżnictwo występuje w przyrodzie, nie oznacza automatycznie, iż każdy jego skutek jest moralnie pożądany. Jednocześnie cierpienie i śmierć zwierzęcia w wyniku naturalnego ataku nie są dowodem na to, że człowiek powinien ingerować w relację ekologiczną. Związek między faktami biologicznymi a normatywną oceną działań wymaga odrębnego uzasadnienia; nie można bowiem bezpośrednio wyprowadzać powinności moralnej z samego stwierdzenia stanu natury. W tradycji filozoficznej problem ten wiąże się z gilotyną Hume'a – rozróżnieniem między twierdzeniami o tym, co istnieje, a tym, co powinno istnieć. W przypadku sów empiryczne wykazanie drapieżnictwa wewnątrzgildyjnego stanowi jedynie podstawę rozpoznania procesu ekologicznego. Ocena zasadności interwencji wymaga dodatkowo zdefiniowania chronionych wartości, odpowiedzialności podmiotów oraz konsekwencji możliwych działań.

Perspektywa Aldo Leopolda i jego etyka ziemi, podkreślająca znaczenie wspólnoty biotycznej, pozwala rozpatrywać te zagadnienia w kontekście ochrony integralności procesów ekologicznych. W tym ujęciu ochrona sów nie polega wyłącznie na zapewnieniu maksymalnego bezpieczeństwa wybranym osobnikom, lecz na zachowaniu relacji, dzięki którym funkcjonują całe wspólnoty przyrodnicze. Puszczyk i jastrząb nie są tu jedynie rywalami w dramatycznej opowieści o zwycięzcy i pokonanym, lecz uczestnikami złożonych procesów troficznych, których znaczenie zależy od lokalnej historii ekologicznej.

Podejście Leopolda nie nakazuje jednak automatycznego powstrzymywania się od interwencji, gdyż działalność człowieka sama w sobie może generować zagrożenia naruszające integralność wspólnoty. Konieczne jest więc rozpoznanie, czy dany proces jest rezultatem naturalnych oddziaływań, czy też został istotnie przekształcony przez ingerencję antropogeniczną. Z kolei etyka odpowiedzialności Hansa Jonasa pozwala podkreślić wagę przewidywania konsekwencji działań podejmowanych wobec systemów ekologicznych, których dynamika pozostaje częściowo nieprzewidywalna.

Usunięcie drapieżnika z danego środowiska może poprawić sytuację jednej populacji, ale jednocześnie zmienić liczebność innych organizmów i strukturę konkurencji. Wprowadzenie dodatkowego drapieżnika może zwiększyć złożoność zespołu biologicznego, lecz wywołać nowe

zagrożenia dla niektórych gatunków. Dlatego odpowiedzialne zarządzanie powinno uwzględniać nie tylko bezpośredni skutek interwencji, ale również oddziaływania pośrednie i konsekwencje trudne do odwrócenia.

Dynamiczna sieć zależności zamiast sztywnej hierarchii

Warto zauważyć, że istnieją sytuacje, w których nieingerowanie w naturalne relacje drapieżnicze może być uzasadnioną strategią ochronną, a nie przejawem obojętności wobec losu zwierząt. Ocena takiej strategii powinna jednak wynikać z jasno określonych celów ekologicznych i dostępnych danych, a nie z dogmatycznego przekonania o nieomylności wszelkich procesów przyrodniczych.

Współczesna nauka o złożonych systemach ekologicznych pozwala postrzegać relacje między sowami a innymi drapieżnikami jako dynamiczną sieć sprzężeń, w której znaczenie pojedynczego gatunku zależy od struktury całego układu. Puchacz może ograniczać aktywność puszczyka, puszczyk oddziaływać na rozmieszczenie mniejszych sów, jastrząb stanowić zagrożenie dla części młodocianych ptaków, a kuna wpływać na bezpieczeństwo wybranych stanowisk lęgowych. Jednocześnie wszystkie te organizmy korzystają z zasobów, których dostępność zmienia się pod wpływem pogody, produktywności roślinności i działalności człowieka.

Ekologiczna hierarchia drapieżników nie jest zatem sztywną strukturą o niezmiennych relacjach dominacji, lecz układem zależności, których intensywność może różnić się sezonowo, przestrzennie i demograficznie. Część tych relacji ujawnia się dopiero przy wysokim zagęszczeniu organizmów, podczas gdy inne zyskują na znaczeniu przede wszystkim w okresach niedoboru pokarmu lub podczas wychowywania potomstwa. Prowadzi to do wniosku o konieczności odejścia od antropocentrycznego i moralizującego obrazu przyrody jako przestrzeni podzielonej na organizmy pożyteczne i szkodliwe. Sowa może być skutecznym drapieżnikiem drobnych ssaków, a jednocześnie ofiarą większego ptaka lub ssaka.

Może ograniczać liczebność konkurentów, lecz równocześnie korzystać z gniazd przygotowanych przez inne gatunki; zajmować wysoką pozycję troficzną w jednym środowisku, by w innym podlegać silnej presji ze strony większego organizmu. Właśnie ta wielość ról ekologicznych stanowi podstawę współczesnego rozumienia sieci troficznych, w których znaczenie gatunku nie wynika wyłącznie z jego anatomicznej sprawności czy miejsca w uproszczonej hierarchii. Pełny obraz wymaga rozpoznania przepływu energii, struktury konkurencji, behawioralnych mechanizmów unikania zagrożeń i długoterminowych konsekwencji demograficznych. Wiele zależności między drapieżnikami może przy tym pozostawać słabo widocznych dla ludzkiego obserwatora.

Bezpośrednie ataki bywają rzadkie, a zmiany w sposobie wykorzystywania przestrzeni często zachodzą bez fizycznej konfrontacji. Sowa może unikać stanowiska zajmowanego przez większego konkurenta, ograniczać aktywność głosową lub wybierać mniej zasobne żerowisko, nie pozostawiając śladu takiej decyzji w tradycyjnych obserwacjach terenowych.

Wielowymiarowość nisz jako fundament ekologicznego współistnienia

Dopiero rozwój telemetrii, analiz przestrzennych, rejestracji akustycznej i długoterminowego monitoringu pozwala rozpoznawać część tych procesów. Nawet nowoczesne metody nie eliminują jednak konieczności krytycznej interpretacji danych; obserwowany wzorzec przestrzenny bowiem nie zawsze pozwala odróżnić konkurencję od zagrożenia drapieżnictwem czy odmiennych preferencji siedliskowych. Właśnie dlatego wartość naukowa badań zależy od umiejętności formułowania i testowania konkurencyjnych wyjaśnień.

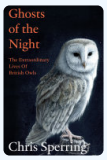
Analiza sów w kontekście innych drapieżników prowadzi do szerszej refleksji nad naturą ekologicznego współistnienia. Nie polega ono na eliminowaniu wszelkich konfliktów między organizmami, lecz na funkcjonowaniu wielu odmiennych strategii życiowych w zmiennym środowisku o ograniczonych zasobach. Konkurencja, drapieżnictwo, unikanie zagrożeń oraz wykorzystywanie zasobów wytworzonych przez inne gatunki mogą wspólnie tworzyć warunki utrzymania zróżnicowanej wspólnoty biologicznej. Nie oznacza to, że każdy obserwowany układ znajduje się w trwałej równowadze – populacje podlegają przecież lokalnym zanikom, kolonizacjom i wahaniom liczebności. Biologiczna możliwość wielogatunkowego współistnienia wynika jednak z faktu, że organizmy nie funkcjonują identycznie, a ich nisze są zróżnicowane w wielu wymiarach. Różnorodność ekologiczna stanowi zatem rezultat zarówno wspólnego pochodzenia ewolucyjnego, jak i późniejszego różnicowania sposobów zdobywania zasobów oraz reagowania na obecność konkurentów.

Kolejny etap opracowania autor poświęca wpływowi pogody i klimatu na funkcjonowanie sów, gdyż to właśnie czynniki atmosferyczne współkształtują wszystkie omówione dotychczas relacje. Temperatura oddziałuje na zapotrzebowanie energetyczne dorosłych ptaków i piskląt, opady mogą zmieniać sprawność lotu oraz skuteczność wykrywania ofiar, a sezonowa dynamika roślinności wpływa na dostępność gryzoni. Intensywne mrozy, długotrwałe deszcze, susze czy powodzie mogą prowadzić do zmian w reprodukcji, śmiertelności i rozmieszczeniu zarówno sów, jak i ich konkurentów. W przypadku ekosystemów o coraz silniej antropogenicznie przekształconym klimacie szczególnego znaczenia nabiera rozpoznanie zależności między pojedynczymi

ekstremalnymi zdarzeniami pogodowymi a długoterminowymi trendami klimatycznymi. Dopiero takie podejście pozwala ustalić, w jaki sposób zmiana fizycznych warunków środowiska może przekształcać funkcjonowanie całych zespołów drapieżników.

> W ostatecznym rozrachunku sowa w lesie nie jest ani wyłącznie triumfującym łowcą, ani bezbronną ofiarą, lecz uczestnikiem dynamicznej gry sensorycznej i przestrzennej. Czy zatem nasza chęć eliminowania drapieżników w imię ratowania konkretnych gatunków nie jest próbą narzucenia przyrodzie ludzkiego rozumienia sprawiedliwości, podczas gdy prawdziwa stabilność ekosystemu wyrasta właśnie z akceptacji jego brutalnych i nieoczywistych zależności?

Inspiracje

[1] 

"Ghosts of the Night" Chris Sperring

HarperCollins UK | ISBN: 9780008659219

Christopher „Chris" Sperring MBE jest angielskim obrońcą przyrody, ornitologiem terenowym i prezenterem programów przyrodniczych, mieszkającym w Somerset w Anglii. Od 1991 roku Sperring pełni funkcję inspektora ochrony przyrody w Hawk and Owl Trust, poświęcając dziesięciolecia praktycznej ochronie, monitorowaniu i przywracaniu siedlisk brytyjskich ptaków drapieżnych, ze szczególnym uwzględnieniem płomykówek i puszczyków w południowo-zachodniej Anglii. Sperring jest powszechnie znany z angażowania społeczności rolniczych i społeczeństwa w inicjatywy na rzecz ochrony różnorodności biologicznej. Jako doświadczony prezenter telewizyjny i radiowy, regularnie brał udział w programach przyrodniczych BBC, w tym Springwatch i Autumnwatch, a także prowadził odcinki programu Living World w BBC Radio 4. W 2001 roku został mianowany Członkiem Orderu Imperium Brytyjskiego (MBE) za zasługi dla ochrony przyrody.

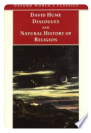
Christopher 'Chris' Sperring MBE is an English wildlife conservationist, field ornithologist, and natural history broadcaster based in Somerset, England. Since 1991, Sperring has served as a conservation officer for the Hawk and Owl Trust, dedicating decades to the practical conservation, monitoring, and habitat restoration of British birds of prey, with a particular focus on barn owls and tawny owls across South West England. Sperring is widely known for engaging farming communities and the public in biodiversity conservation initiatives. A veteran television and radio broadcaster, he has contributed regularly to BBC wildlife programmes including Springwatch and Autumnwatch, and has presented episodes of BBC Radio 4's Living World. In 2001, he was appointed a Member of the Order of the British Empire (MBE) for services to nature conservation.

Hawk and Owl Trust

Literatura uzupełniająca

Książki

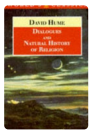
Książki autorów przywoływanych i literatura pokrewna:



[1] "Dialogues and Natural History of Religion"

David Hume

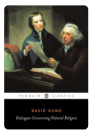
1998 | Oxford University Press, USA | ISBN: 9780192838766



[2] "Principal Writings on Religion Including Dialogues Concerning Natural Religion ; And, The Natural History of Religion"

David Hume

1993



[3] "Dialogues Concerning Natural Religion"

David Hume

1990 | National Geographic Books | ISBN: 9780140445367



[4] "Mortality and Morality"

Hans Jonas

1996 | Northwestern University Press | ISBN: 9780810112858



[5] "Barn Owls"

Iain Taylor

2003 | Cambridge University Press | ISBN: 9780521545877

Artykuły naukowe

Prace autorów przywoływanych w tekście:

[1] "Toward an Integration of Landscape and Food Web Ecology: The Dynamics of Spatially Subsidized Food Webs"

Gary A. Polis, Wendy B. Anderson, Robert Douglas Holt

1997 | Annual Review of Ecology and Systematics | DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.28.1.289

Źródło

[2] "The Ecology And Evolution Of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other"

Gary A. Polis, C A Myers, Robert Douglas Holt

1989 | Annual Review of Ecology and Systematics | DOI: 10.1146/annurev.es.20.110189.001501

Źródło

[3] **"Food Web Complexity and Community Dynamics"**

Gary A. Polis, Donald R. Strong

1996 | The American Naturalist | DOI: 10.1086/285880

Źródło

[4] **"The Evolution and Dynamics of Intraspecific Predation"**

Gary A. Polis

1981 | Annual Review of Ecology and Systematics | DOI: 10.1146/annurev.es.12.110181.001301

Źródło

[5] **"A Theoretical Framework for Intraguild Predation"**

Robert D. Holt, Gary A. Polis

1997 | The American Naturalist | DOI: 10.1086/286018

Źródło

[6] **"Functional trait space overlaps reveal ecological resilience of bird communities in Atlantic Forest fragments"**

L. dos Anjos, F. Farneda, H. R. Medeiros, T. Matthews, R. Holt

2026 | Biological Conservation | DOI: 10.1016/j.biocon.2026.112157

Źródło

[7] **"Top Predators as Conservation Tools: Ecological Rationale, Assumptions, and Efficacy"**

Fabrizio Sergio, Tim M. Caro, Danielle D. Brown, Barbara Clucas, Jennifer S. Hunter, Fernando Hiraldo

2008 | Annual Review of Ecology Evolution and Systematics | DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173545

Źródło

[8] **"CAUSES AND CONSEQUENCES OF TERRITORY CHANGE AND BREEDING DISPERSAL DISTANCE IN THE BLACK KITE"**

Manuela G. Forero, José A. Donázar, Julio Blas, Fernando Hiraldo

1999 | Ecology | DOI: 10.1890/0012-9658(1999)080[1298:cacotc]2.0.co;2

Źródło

[9] "Individual improvements and selective mortality shape lifelong migratory performance"

Fabrizio Sergio, Alessandro Tanferna, Renaud de Stephanis, Lidia López, Julio Blas, Fernando Hiraldo

2014 | Nature | DOI: 10.1038/nature13696

Źródło

[10] "Network structure embracing mutualism–antagonism continuums increases community robustness"

Alicia Montesinos-Navarro, Fernando Hiraldo, José Luis Tella, Guillermo Blanco

2017 | Nature Ecology & Evolution | DOI: 10.1038/s41559-017-0320-6

Źródło

[11] "Total protein, not amino acid composition, differs in plant-based versus omnivorous dietary patterns and determines metabolic health effects in mice"

Michael Robert MacArthur, Sarah Jayne Mitchell, Jose Humberto Trevino-Villarreal, Yohann Grondin, Justin S. Reynolds

2021 | Cell Metabolism | DOI: 10.1016/j.cmet.2021.06.011

Źródło

[12] "The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species"

Robert Macarthur, Richard Levins

1967 | The American Naturalist | DOI: 10.1086/282505

Źródło

[13] "The importance of traditional orchards for breeding birds: The preliminary study on Central European example"

Łukasz Kajtoch

2017 | Acta Oecologica | DOI: 10.1016/j.actao.2016.12.010

Źródło

[14] "Overview of the impact of forest habitats quality and landscape disturbances on the ecology and conservation of dormice species"

Izabela Fedyń, Tomasz Figarski, Łukasz Kajtoch

2021 | European Journal of Forest Research | DOI: 10.1007/s10342-021-01362-3

Źródło

[15] "Preliminary evidence of the horizontal transmission of Wolbachia between Crioceris leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) and their Asparagus host plants"

Michał R. Kolasa, Matteo Montagna, Valeria Mereghetti, D. Kubisz, Miłosz A. Mazur, Łukasz Kajtoch

2017 | European Journal of Entomology | DOI: 10.14411/eje.2017.057

Źródło

[16] "Effects of forest management on bird assemblages in oak-dominated stands of the Western Carpathians – Refuges for rare species"

Peter Lešo, Rudolf Kropil, Łukasz Kajtoch

2019 | Forest Ecology and Management | DOI: 10.1016/j.foreco.2019.117620

Źródło

[17] "The challenge of abandonment for the sustainable management of Palaearctic natural and semi-natural grasslands"

Orsolya Valkó, Stephen Venn, Michał Żmihorski, Idoia Biurrun, Rocco Labadessa

2018 | Hacquetia | DOI: 10.1515/hacq-2017-0018

Źródło

[18] "Effects of water level and grassland management on alpha and beta diversity of birds in restored wetlands"

Michał Żmihorski, Tomas Pärt, Tomas Gustafson, Åke Berg

2016 | Journal of Applied Ecology | DOI: 10.1111/1365-2664.12588

Źródło

[19] "Ecological correlates of the popularity of birds and butterflies in Internet information resources"

Michał Żmihorski, Joanna Dziarska-Pałac, Tim H. Sparks, Piotr Tryjanowski

2012 | Oikos | DOI: 10.1111/j.1600-0706.2012.20486.x

Źródło

[20] "Ecology and Conservation of Steppes and Semi-Natural Grasslands"

Orsolya Valkó, Michał Żmihorski, Idoia Biurrun, Jacqueline Loos, Rocco Labadessa

2016 | Hacquetia | DOI: 10.1515/hacq-2016-0021

Źródło

[21] "Habitat displacement effect between two competing owl species in fragmented forests"

Łukasz Kajtoch, Michał Żmihorski, Paweł Wieczorek

2015 | Population Ecology | DOI: 10.1007/s10144-015-0497-y

Źródło

[22] "Post-fledging survival of Tengmalm's owl offspring in boreal forests: Interactive effects of varying dynamics of main prey and habitat composition"

Marek Kouba, Luděk Bartoš, Filip Tulis, Michal Ševčík, Simona Stehlíková Sovadinová

2023 | Frontiers in Ecology and Evolution | DOI: 10.3389/fevo.2023.1151622

Źródło

[23] "Survival rates and causes of death in Tengmalm's owl offspring during the post-fledging dependence period in Central and North Europe"

Marek Kouba, Luděk Bartoš, Filip Tulis, Simona Stehlíková Sovadinová, Erkki Korpimäki

2024 | Frontiers in Ecology and Evolution | DOI: 10.3389/fevo.2024.1388643

Źródło

[24] "Comparison of three primer pairs for molecular sex determination in Eurasian pygmy owls (Glaucidium passerinum)"

Simona Stehlíková Sovadinová, Chahrazed Mekadim, Erkki Korpimäki, Jakub Mrázek, Marek Kouba

2024 | Scientific Reports | DOI: 10.1038/s41598-024-65157-3

Źródło

[25] "Home range size of Tengmalm's owl offspring during the post-fledging dependence period in Central and North Europe"

Simona Stehlíková Sovadinová, Marek Kouba, Michal Ševčík, Filip Tulis, Tomáš Bušina

2024 | Frontiers in Ecology and Evolution | DOI: 10.3389/fevo.2024.1347916

Źródło

[26] "Ecologically justified charisma: preservation of top predators delivers biodiversity conservation"

Fabrizio Sergio, Ian Newton, Luigi Marchesi, Paolo Pedrini

2006 | Journal of Applied Ecology | DOI: 10.1111/j.1365-2664.2006.01218.x

Źródło

[27] "Top predators and biodiversity"

Fabrizio Sergio, Ian Newton, Luigi Marchesi

2005 | Nature | DOI: 10.1038/436192a

Źródło

[28] "Spatial refugia and the coexistence of a diurnal raptor with its intraguild owl predator"

Fabrizio Sergio, Luigi Marchesi, Paolo Pedrini

2003 | Journal of Animal Ecology | DOI: 10.1046/j.1365-2656.2003.00693.x

Źródło

[29] "Coexistence of a generalist owl with its intraguild predator: distance-sensitive or habitat-mediated avoidance?"

Fabrizio Sergio, Luigi Marchesi, Paolo Pedrini, Vincenzo Penteriani

2007 | Animal Behaviour | DOI: 10.1016/j.anbehav.2006.10.022

Źródło

[30] "Costs and benefits of breeding in human-altered landscapes for the Eagle Owl Bubo bubo"

Luigi Marchesi, Fabrizio Sergio, Paolo Pedrini

2002 | Ibis | DOI: 10.1046/j.1474-919x.2002.t01-2-00094_2.x

Źródło

[31] "Electrocution alters the distribution and density of a top predator, the eagle owlBubo bubo"

FABRIZIO SERGIO, LUIGI MARCHESI, PAOLO PEDRINI, MIGUEL FERRER, VINCENZO PENTERIANI

2004 | Journal of Applied Ecology | DOI: 10.1111/j.0021-8901.2004.00946.x

Źródło

[32] "Conservation of Scops Owl Otus scops in the Alps: relationships with grassland management, predation risk and wider biodiversity"

FABRIZIO SERGIO, LUIGI MARCHESI, PAOLO PEDRINI

2008 | Ibis | DOI: 10.1111/j.1474-919x.2008.00865.x

Źródło

[33] "Floater strategies and dynamics in birds, and their importance in conservation biology: towards an understanding of nonbreeders in avian populations"

Vincenzo Penteriani, Miguel Ferrer, María del Mar Delgado

2011 | Animal Conservation | DOI: 10.1111/j.1469-1795.2010.00433.x

Źródło

[34] "The effect of phenotypic traits and external cues on natal dispersal movements"

María del Mar Delgado, Vincenzo Penteriani, Eloy Revilla, Vilis O. Nams

2010 | Journal of Animal Ecology | DOI: 10.1111/j.1365-2656.2009.01655.x

Źródło

[35] "Landscape structure and food supply affect eagle owl (Bubo bubo) density and breeding performance: a case of intra-population heterogeneity"

Vincenzo Penteriani, Max Gallardo, Philip K. Roche

2002 | Journal of Zoology | DOI: 10.1017/s0952836902000961

Źródło

[36] "Nesting attempts and success of Arctic-breeding geese can be derived with high precision from accelerometry and GPS-tracking"

Kees H. T. Schreven, Christian Stolz, Jesper Johannes Madsen, Bart A. Nolet

2021 | Animal Biotelemetry | DOI: 10.1186/s40317-021-00249-9

Źródło

[37] "Rapid formation of new migration route and breeding area by Arctic geese"

Jesper Johannes Madsen, Kees H. T. Schreven, Gitte Høj Jensen, Fred Allen Johnson, Leif Nilsson

2023 | Current Biology | DOI: 10.1016/j.cub.2023.01.065

Źródło

[38] "Contrasting effects of the onset of spring on reproductive success of Arctic-nesting geese"

Bart A. Nolet, Kees H. T. Schreven, Michiel P. Boom, Thomas K. Lameris

2019 | The Auk | DOI: 10.1093/auk/ukz063

Źródło

[39] **"Wild goose chase: Geese flee high and far, and with aftereffects from New Year's fireworks"**

Andrea Kölzsch, Thomas K. Lameris, Gerhard J. D. M. Müskens, Kees H. T. Schreven, Nelleke H. Buitendijk

2022 | Conservation Letters | DOI: 10.1111/conl.12927

Źródło

[40] **"Nest Hole Shift in Tengmalm's Owl Aegolius funereus as Defence Against Nest Predation Involving Long-Term Memory in the Predator"**

Geir A. Sonerud

1985 | Journal of Animal Ecology | DOI: 10.2307/4629

Źródło

[41] **"Spatial and Temporal Patterns of Small-Rodent Population Dynamics at a Regional Scale"**

Harald Steen, Rolf A. Ims, Geir A. Sonerud

1996 | Ecology | DOI: 10.2307/2265738

Źródło

[42] **"Effect of snow cover on seasonal changes in diet, habitat, and regional distribution of raptors that prey on small mammals in boreal zones of Fennoscandia"**

Geir A. Sonerud

1986 | Ecography | DOI: 10.1111/j.1600-0587.1986.tb01189.x

Źródło

[43] **"The effect of a natural reduction of red fox Vulpes vulpes on small game hunting bags in Norway"**

Christian A. Smedshaug, Vidar Selås, Svein Erik Lund, Geir A. Sonerud

1999 | Wildlife Biology | DOI: 10.2981/wlb.1999.020

Źródło

[44] **"THE INFLUENCE OF INTRAGUILD PREDATION ON PREY SUPPRESSION AND PREY RELEASE: A META-ANALYSIS"**

Heather D. Vance-Chalcraft, Jay A. Rosenheim, James R. Vonesh, Craig W. Osenberg, Andrew Sih

2007 | Ecology | DOI: 10.1890/06-1869.1

Źródło

[45] "Multiple predator effects result in risk reduction for prey across multiple prey densities"

Heather D. Vance-Chalcraft, Daniel A. Soluk

2005 | Oecologia | DOI: 10.1007/s00442-005-0077-5

Źródło

[46] "Relationship Between Aboveground Biomass and Multiple Measures of Biodiversity in Subtropical Forest of Puerto Rico"

Heather D. Vance-Chalcraft, Michael R. Willig, Stephen B. Cox, Ariel E. Lugo, Frederick N. Scatena

2010 | Biotropica | DOI: 10.1111/j.1744-7429.2009.00600.x

Źródło

[47] "Is prey predation risk influenced more by increasing predator density or predator species richness in stream enclosures?"

Heather D. Vance-Chalcraft, Daniel A. Soluk, Nicholas Ozburn

2004 | Oecologia | DOI: 10.1007/s00442-003-1484-0

Źródło

[48] "Dialogues concerning Natural Religion"

David Hume

1779 | Oxford University Press eBooks | DOI: 10.1093/oseo/instance.00044084

Źródło

[49] "The history of England : from the invasion of Julius Caesar to the revolution in 1688"

David Hume

2009 | DOI: 10.3931/e-rara-25789

Źródło

[50] "A Sand county almanac : with other essays on conservation from Round River"

Aldo Leopold, Charles W. Schwartz

1966 | Oxford University Press eBooks

Źródło

[51] "The Conservation Ethic"

Aldo Leopold

1933 | Journal of Forestry | DOI: 10.1093/jof/31.6.634

Źródło

[52] "The Land Ethic"

Aldo Leopold

2014 | Island Press/Center for Resource Economics eBooks | DOI: 10.5822/978-1-61091-491-8_12

Źródło

[53] "The Land Ethic Aldo Leopold"

Aldo Leopold

2018 | Environmental Ethics For Engineers | DOI: 10.1201/9781351071765-4

Źródło

[54] "The Imperative of Responsibility: In Search of an Ethics in the Technological Age"

Millett Granger Morgan, Hans Jonas

1985 | Journal of Policy Analysis and Management | DOI: 10.2307/3324683

Źródło

[55] "The Imperative of Responsibility: In Search of an Ethics for the Technological Age"

Hans Jonas

1985 | DigitalGeorgetown (Georgetown University Library)

Źródło

[56] "Philosophical Essays: From Ancient Creed to Technological Man."

Daniel Sommer Robinson, Hans Jonas

1974 | Philosophy and Phenomenological Research | DOI: 10.2307/2106643

Źródło

[57] "Responsibility Today: The Ethics of an Endangered Future 1"

Hans Jonas

2017 | Global Ethics and Moral Responsibility | DOI: 10.4324/9781315584829-2

Źródło

Treść tworzy Fundacja Dobre Państwo.
Redaguje i publikuje APA ONE, autorski system redakcyjny Fundacji oparty na AI.
APA ONE Publishing System
Fundacja Dobre Państwo © 2026
Article ID: d1d8bb4b-1fed-46dc-a8b8-3b113f9ff7f9