

TADEUSZ KALETA

Katedra Genetyki

i Ogólnej Hodowli Zwierząt SGGW

Przejazd 4, 05-840 Brwinów

ŻYCIE SPOŁECZNE, TERYTORIALIZM I STRATEGIE POKARMOWE
SSAKÓW DRAPIEŻNYCH

Zachowanie ssaków drapieżnych budziło i wciąż budzi ogromne zainteresowanie zarówno profesjonalnych badaczy, jak i miłośników i obserwatorów przyrody. Można wymienić kilka przyczyn tej popularności. Po pierwsze, zdobycie pokarmu jest dla *Carnivora* problemem dużo poważniejszym niż dla ssaków roślinożernych; wymaga większych zabiegów, specyficznych umiejętności i elastycznego dostosowania się do zasobów pokarmowych określonego obszaru. Zachowania pokarmowe ssaków drapieżnych są przeto dla obserwatora ciekawe, złożone i zróżnicowane, a zdolność do uczenia się u tych zwierząt jest znaczącym czynnikiem sprzyjającym w rywalizacji o pokarm tak wewnątrz- jak i międzygatunkowej. Nieuwzględnienie tej złożoności i zróżnicowania zachowań było źródłem mylnych, choć często utrwalonych przekonań na temat sposobu życia niektórych drapieżników. I tak na przykład hienę cętkowaną (*Crocuta crocuta*) konsekwentnie opisywano dawniej jako żyjącego samotniczo padlinożercę (ASTLEY MABERLY 1960), choć dziś wiadomo, że jest to pogląd daleki od prawdy. Po drugie, źródłem zainteresowania ssakami drapieżnymi, a szczególnie ich największymi przedstawicielami jest ludzka, połączona z grozą fascynacja, zawsze obecna i leżąca u podstaw rozmaitych mitów i opowieści. Nie bez znaczenia jest też fakt, że dwa najpopularniejsze zwierzęta domowe, pies i kot, należą do tej właśnie grupy zwierząt. Po trzecie, ssaki drapieżne prowadzą często skryty, nocny tryb życia lub przebywają w trudno dostępnym środowisku, w efekcie czego wiedza o biologii licznych gatunków jest wciąż znikoma. Po czwarte wreszcie, umiejętność adaptacji do zmieniającego się środowiska jest powodem, że niektóre gatunki drapieżników nie są zagrożone wytepieniem mimo prześladowań ze strony człowieka (np. żyjące w Europie żeneta zwyczajna *Genetta genetta* i lis pospolity *Vulpes vulpes* oraz afrykańska hiena cętkowana *Crocuta crocuta*). Ta adaptacja to w znacznej mierze zdolność do zmiany zachowania się i wykorzystania dostępnego źródła pokarmu.

Na podstawie tego co wiadomo o życiu dzikich drapieżników wydaje się, że dla zrozumienia ich funkcjonowania w naturalnym środowisku kluczowe znaczenie mają właśnie sposób zdobywania pokarmu i zachowania społeczne. Jak zostanie pokazane niżej, te dwa rodzaje aktywności są ze sobą powiązane.

Autor przyjmuje klasyfikację, która uznaje pletwonogie *Pinnipedia* za osobny rząd, nie zaś podrząd *Carnivora* (NOWAK i PARADISO 1983); niniejsze rozważania ograniczą się więc do drapieżnych ssaków lądowych.

CO TO SĄ ZWIERZĘTA SPOŁECZNE? OD SAMOTNOŚCI DO SPOŁECZNOŚCI

Ponieważ w dalszej części pracy pojawi się rozróżnienie na gatunki „samotnicze” i „społeczne”, wypada najpierw określić kryterium tego podziału. Za społeczny uznaje się tu gatunek, w którym osobniki współpracują ze sobą w działaniach na rzecz grupy (np. zdobywanie pokarmu, odchow młodych, obrona terytorium) (SANDELL 1989). Nie można zatem określić zwierzęcia jako społeczne jedynie na podstawie faktu, że, jak to jest u niedźwiedzia polarnego (*Ursus maritimus*), osobniki tego samego gatunku zbierają się przy padlinie wieloryba (USPENSKIJ 1989), lub, jak u skunksa zwyczajnego (*Mephitis mephitis* z rodziny łasicowatych), gromadzą się zimą najprawdopodobniej dla wzajemnego ogrzania się (ESTES 1991). Z drugiej strony fakt, że osobniki jakiegoś gatunku polują samotnie nie może być podstawą do wnioskowania (jak to się często niestety robi) o samotniczym trybie życia zwierzęcia, gdyż współpraca między nimi może przejawiać się w inny sposób. I tak na przykład pewne gatunki kotów prawdopodobnie dość pochośnie określa się jako samotnicze, nie biorąc pod uwagę wszystkich aspektów ich życia. U ocelota (*Felis pardalis*), dzikiego kota z Ameryki Środkowej i Południowej, osobniki pary rodzicielskiej polują samotnie, ale poza tym samiec utrzymuje kontakty z samicą i prawdopodobnie pomaga w odchow młodych (GREEN 1991).

U drapieżnych ssaków struktura społeczna obejmuje cały wachlarz form poczynszy od właściwego samotnictwa do różnego typu grup, których wielkość i spójność jest regulowana poprzez złożone zachowania.

Do największych samotników wśród *Carnivora* należą niedźwiedziowate (*Ursidae*). Poza krótkim okresem kobjarzeń osobniki tych gatunków żyją pojedynczo, a odchow młodych zajmuje się wyłącznie samica. Za pewną krańcowość można tu uznać zachowanie niedźwiedzia polarnego, który nie tylko unika poza okresem rozrodu kontaktu z osobnikami własnego gatunku, lecz nawet może polować na słabsze i młode niedźwiedzie (USPENSKIJ 1989). Samotnicze życie prowadzi też prawdopodobnie większość gatunków z rodziny szopowatych (*Procyonidae*), wiele kotów (*Felidae*) i przedstawicieli mniejszych drapieżników z rodziny łaszowatych (*Viverridae*) i łasicowatych (*Mustelidae*) (SANDELL 1989, ESTES 1991).

Monogamia jest podstawową strukturą społeczną dla rodziny psowatych (*Canidae*) (KALETA 1996), ale występuje też u niektórych innych drapieżników (np. ratel *Mellivora capensis* z rodziny łaszowatych) (ESTES 1991). Więz pary przeciąga się wtedy poza okres kobjarzeń. Na określonym terytorium rodzice wspólnie odchowują młode, które po osiągnięciu dojrzałości odchodzą.

Grupa rodzinna składa się z osobników rodzicielskich i pewnej liczby potomstwa w wieku około jednego roku. Młode osobniki pozostają wraz z rodzicami i pomagają w odchow młodszego potomstwa (dlatego też są okreśłani jako „pomocnicy” lub „piastuni”). Ta struktura społeczna została opisana jako podstawowa u afrykańskich psowatych: szakala złocistego (*Canis aureus*) i sza-

kala czaprakowego (*Canis mesomelas*) (MOEHLMAN 1979). Grupy rodzinne, w których stale przebywają młode osobniki stwierdzono też u niektórych łasicowatych z grupy wydr, na przykład u południowamerykańskiej ariranii (*Pteronura brasiliensis*) (DUPLAIX 1980).

Stado u ssaków drapieżnych może stanowić kompleks o różnym stopniu złożoności, gdzie współżyje ze sobą pewna liczba dorosłych osobników obu płci i młode zwierzęta. Współpraca polega tu na wspólnym odchowcie potomstwa i obronie terytorium, a pomiędzy grupami następuje wymiana (głównie) młodych osobników. Najbardziej złożone społeczności tego typu to klan hieny cętkowanej (rodzina hienowatych *Hyaenidae*) — grupy o charakterze matriarchalnym, w których samice dominują nad samcami (VAN LAWICK i VAN LAWICK-GOODALL 1970): stada afrykańskich likaonów (*Lycan pictus*) (FRAME i współaut. 1979) i wilków *Canis lupus* z rodziny psowatych (ZIMEN 1976), u których potomstwo pochodzi z kojarzenia dominującej pary osobników oraz stada lwów (*Panthera leo* z rodziny kotów), w których potomstwo daje kilka zwykle spokrewnionych ze sobą samic (BERTRAM 1975). Więzy pomiędzy członkami stada są u wymienionych gatunków niezwykle silne, na co wskazują liczne zachowania (wspólny odpoczynek, wzajemna pielęgnacja okrywy włosowej, ceremonie powitalne i inne). Złożona struktura społeczna występuje też u kilku gatunków mniejszych drapieżników, z rodziny łaszowatych. Na przykład u afrykańskiej mangusty karłowatej (*Helogale parvula*) grupa składa się z pary rodzicielskiej i kilku pomocników, w roli których występuje starsze potomstwo, bądź nie spokrewnione osobniki przybyłe z zewnątrz (ESTES 1991). Mangusta pręgowana (*Mungo mungo* także z Afryki) tworzy natomiast duże grupy (do 35 sztuk) z kilkoma samicami dającymi potomstwo (ESTES 1991). W stadzie drapieżnych ssaków istnieje często problem z utrzymaniem jego stabilnej liczebności. Wielką rolę odgrywa wtedy agresywne zachowanie dorosłych, dominujących osobników, zmuszające część młodych do opuszczenia grupy. U niektórych gatunków (np. likaona) istnieją skomplikowane zasady wymiany młodych osobników między grupami, co zabezpiecza te zwierzęta przed niekorzystnym wpływem kojarzenia w pokrewieństwie (FRAME i współaut. 1979).

Powyższe zestawienie nie wyczerpuje bynajmniej bogactwa form życia społecznego u *Carnivora*. W tej grupie zwierząt istnieją bowiem także specyficzne, gatunkowe wzorce socjalne. I tak na przykład u geparda (*Acinomyx jubatus* z rodziny kotów) dwa lub trzy samce mogą tworzyć koalicję, która pomaga im w obronie terytorium i polowaniu (CARO i COLLINS 1987). Zaobserwowano też grupy „kawalerskie”, to jest łączenie się w grupy młodych samców, między innymi u euroazjatyckiego tchórze stepowego (*Mustela eversmanni*, rodzina łasicowatych). Zwierzęta te przebywają razem, gdyż nie mogą jeszcze znaleźć swojego miejsca w osiadłej kolonii (ESTES 1991). Natomiast u amerykańskiego ostronosza białonosego (*Nasua narica*) z rodziny szopowatych mocna więź tworzy się między kilkoma samicami, które wspólnie bronią młodych i poszukują pokarmu (KAUFMANN 1962). Ponadto, niektóre gatunki drapieżników wykazują znaczną zmienność struktury społecznej. Dotyczy to zwłaszcza rodziny psowatych, w której w zależności od warunków środowiskowych przedstawiciele określonego gatunku (np. lisa pospolitego) mogą żyć w monogamii, grupie rodzinnej a także samotniczo (SANDELL 1989). Godzi się w tym miejscu zauważyć, że zwierzęta klasyfiko-

wane jako samotnicze mogą przystosować się do życia w grupie. Wskazują na to doświadczenia z ogrodów zoologicznych, gdzie, jak się okazuje, starannie urządzona ekspozycja grupowa niedźwiedzi czy tygrysów (*Panthera tigris*) przy odpowiednim połączeniu zwierząt nie oddziałuje ujemnie na ich samopoczucie czy reprodukcję (JOHNS 1970).

STRUKTURA SPOŁECZNA A TYP POKARMU

Można zadać sobie pytanie, jakie korzyści odnoszą drapieżne ssaki z określonej struktury społecznej? Wydaje się, że można wskazać przynajmniej na kilka przypadków, gdzie kształt grupy społecznej ułatwia zdobywanie pokarmu. Najwyraźniej zależność tę widać u społecznych drapieżników, które polują grupowo (wilk, hiena cętkowana, likaon czy azjatycki cyjon *Cuon alpinus* z rodziny psowatych). Współpracujący ze sobą członkowie grupy łowieckiej mogą wtedy zabić zwierzę znacznie większe niż mógłby to uczynić pojedynczy drapieżnik. (ALCOCK 1975). Na przykład likaony (*Lycan pictus*) żyjące w grupach liczących najczęściej około 10 sztuk pozyskują zdobycz o masie ciała 13-krotnie większej od przeciętnego przedstawiciela swego gatunku (ALCOCK 1975). Nawet niewielkie, ale bytujące grupowo szakale dzięki współpracy w czasie łowów są w stanie upolować młodą gazelę (WYMAN 1967). Kolejną zaletą większej grupy dla pozyskiwania pokarmu jest fakt, że pozwala ona na obronę własnej zdobyczy lub zagarnięcie zdobyczy cudzej. Klasycznym przykładem międzygatunkowej, bezpośredniej rywalizacji o pokarm są często obserwowane na afrykańskich sawanach spory o padlinę, głównie pomiędzy hienami cętkowanymi a lwami oraz hienami i likaonami. Wynik rywalizacji jest zależny w dużej mierze od przewagi liczbowej oraz od wzajemnej asekuracji poszczególnych osobników przy obronie pokarmu. Wzajemna asekuracja osobników przy obronie pokarmu jest silnie rozwinięta u likaonów, i choć są one słabsze od hien, dzięki lepszej współpracy wychodzą często zwycięsko z konfrontacji między tymi dwoma gatunkami (SUNQUIST i SUNQUIST 1989, ESTES 1991).

Ssaki drapieżne afrykańskiej sawanny w rywalizacji o pokarm rozwinęły też inne strategie. Należy do nich na przykład znaczna szybkość pożerania zdobyczy i zwiększenie ilości pokarmu spożytego podczas posiłku. I tak pokarm spożywany przez hienę cętkowaną może ważyć do $\frac{1}{3}$ jej ciężaru ciała, przez lwa — do $\frac{1}{4}$ (ESTES 1991). Mniejsze drapieżniki funkcjonujące jako padlinożercy towarzyszą też często większym, czekając cierpliwie na swoją kolej. W Afryce są to szakale (np. szakal czaprakowy) „asystujące” w pobliżu uczujących lwów, w Eurazji na przykład lis polarny (*Alopex lagopus* z rodziny psowatych), który często towarzyszy niedźwiedziowi polarnemu (HERSTEINSSON i MACDONALD 1982, ESTES 1991).

Odmienne typy pokarmu (taki, którym zwierzę nie może podzielić się z innymi osobnikami) warunkuje też inne strategie jego zdobywania. Strategie te zaś mogą okazać się bardziej skuteczne przy luźniejszej strukturze społecznej. Na przykład dla niedźwiedzi i szopów, żywiących się w dużej mierze pokarmem roślinnym (owoce, pędy roślin i inne), zaspokojenie głodu jest bardziej czasochłonne i wymaga znacznego rozprzestrzenienia się zwierząt (SCHALLER i współaut. 1989).

Zdobywanie pokarmu w pojedynkę jest też optymalną strategią wszystkich drapieżników przy polowaniu na małe zwierzęta (np. gryzonie, drobne ptaki, owady) (ESTES 1991). Zarówno lokalizacja zdobyczy, jak i jej chwytanie udaje się w tym wypadku najlepiej, gdy czyni to jeden osobnik. Warto dodać, że u niektórych drapieżników rozwinęły się pewne specyficzne strategie indywidualnego zdobywania pokarmu. Na przykład przedstawiciele rodziny łaszowatych w różnorodny sposób rozbijają skorupy jaj ptasich lub osłonki ciała stawonogów (EWER 1973). U psowatych (wilk, lis pospolity) natomiast zaobserwować można swoiste „czarowanie” zdobyczy, gdy drapieżnik zaskakuje ją swym zachowaniem (wykonując nieoczekiwane ruchy, jak kręcenie się w koło, podskoki i inne) co często pozwala mu zbliżyć się do potencjalnego łupu na stosowną odległość (FOX 1971).

INNE CZYNNIKI SPRZYJAJĄCE WSPÓŁPRACY

Oprócz typu i wielkości pokarmu prawdopodobnie i inne czynniki faworyzują określony kształt struktury społecznej. Jednym z nich jest zasobność danego terenu w pokarm, do czego czasem nieświadomie przyczynia się człowiek. Zaobserwowano na przykład, że uznawane za żyjące samotniczo dziedziczące koty domowe (*Felis catus*), które przebywają w okolicy wysypisk śmieci tworzą większe grupy o strukturze podobnej jak u lwa. W grupach tych istnieje współpraca w zakresie karmienia i obrony młodych (MACDONALD 1983). Tak atrakcyjny pod względem możliwości zdobycia pokarmu obszar, jak wysypisko śmieci powoduje grupowanie się w jego okolicy także drapieżników z rodziny psowatych, na przykład jenotów (*Nyctereutes procyonoides*) w Japonii i szakala złocistego na Bliskim Wschodzie. W tym ostatnim przypadku liczebność grupy może dochodzić aż do 20 osobników (IKEDA 1991, ESTES 1991).

Prawdopodobnie nie tylko ilość, ale i rozmieszczenie pokarmu ma czasem wpływ na strukturę społeczną. Na przykład borsuk (*Meles meles* z rodziny łasicowatych) który jest przysłowiowym samotnikiem może żyć w większych grupach (do 12 osobników) wtedy, gdy jego podstawowe pożywienie — dżdżownice — są nierównomiernie rozmieszczone na obszarze żerowania tych zwierząt. W tej sytuacji, jak się zdaje, większa liczba osobników okazuje się przydatna do lepszej obrony źródła pokarmu przed innymi borsukami (KRUUK 1978).

Dla mniejszych drapieżników, które nie tylko polują, lecz także mogą paść łupem innych zwierząt istotnymi czynnikami warunkującymi formy ich życia społecznego są prawdopodobnie także typ środowiska i ogólny tryb życia. Nie bez przyczyny na przykład niemal wszystkie społeczne gatunki łaszowatych prowadzą dzienny tryb życia i żerują na otwartym terenie. W czasie zdobywania pokarmu zwierzęta te mogą być co prawda dostrzeżone przez większego drapieżnika, ale i one same mogą w porę zobaczyć wroga, a ponieważ żerują grupowo (choć każdy osobnik zdobywa pokarm dla siebie), istnieje możliwość wzajemnego ostrzeżenia (ESTES 1991). Warto zauważyć, że przeciwnie, wiele mniejszych drapieżników, które prowadzą nocny tryb życia i zamieszkują bardziej zwarte pod względem roślinności środowisko, żyje samotniczo (ESTES 1991).

Ssakiem drapieżnym, którego zachowania społeczne wciąż budzą ogromne zainteresowanie ale i kłopoty interpretacyjne jest lew. To jedyny przedstawiciel

rodziny kotów, którego cechą gatunkową jest rozwinięte życie społeczne. Jednakże w wypadku lwa najwyraźniej nie ma, jak u innych społecznych drapieżników, tak wyraźnych korzyści płynących z życia w grupie dla efektów polowania. W przeciwieństwie do wilka, likaona czy hieny cętkowanej pojedynczy lew może bowiem zabić zdrowe zwierzę nawet dwa razy większe od siebie (ESTES 1991). Być może w tym przypadku czynnikiem spajającym grupę jest, paradoksalnie, obserwowana u tych zwierząt wewnątrzgatunkowa rywalizacja o zdobycz (SUNQUIST i SUNQUIST 1989). Otwarty teren, duże zagęszczenie populacji lwów i znaczna wielkość upolowanej przez to zwierzę zdobyczy to czynniki sprzyjające temu, że zabita ofiara przyciąga na miejsce inne, okoliczne lwy. W tej sytuacji rozwiązaniem jest podział zdobyczy raczej w obrębie grupy spokrewnionych ze sobą samic, stanowiących właśnie jądro stada lwów. Przypuszczalnie także u innych, dużych kotów (np. u tygrysa), które czasem żyją na otwartej przestrzeni i żywią się dużą zdobyczą, obserwować można taką tendencję do socjalizacji (SUNQUIST i SUNQUIST 1989).

ROZMIESZCZENIE ZWIERZĄT DRAPIEŻNYCH W PRZESTRZENI

Jeśli terminem „terytorializm” można określić związek zwierzęcia z określonym terenem, to w tym sensie znaczna większość ssaków drapieżnych jest terytorialna. Tylko ekstremalnie trudne warunki środowiskowe, w tym zwłaszcza pogarszające się warunki żywieniowe mogą wymusić u tych zwierząt wędrowny tryb życia (KALETA 1996). Właściwych nomadów jest jednak wśród drapieżnych ssaków niewiele; spotyka się tu raczej okresowe wędrowki, jak na przykład u lisa polarnego, który unika podbiegunowej zimy, przemieszczając się na południe, na cieplejsze obszary (HERSTEINSSON i MACDONALD 1982).

Terytorializm, który umożliwia zagospodarowanie przestrzeni przez zwierzęta dochodzi do skutku dzięki specyficznej aktywności — znakowaniu. Jedną z metod znakowania jest pozostawianie śladów zapachowych tak wewnątrz obszaru, na którym przebywa zwierzę (np. wzdłuż ścieżek), jak i w strefie granicznej. Stykając się ze znajomymi zapachami (swoimi lub innych członków grupy) zwierzę czuje się pewnie, wzmacnia się też jego więź z własnym środowiskiem. Ponadto, znaki takie działają jako sygnały informujące o posiadaniu terenu, a wobec tego także jako sygnały ostrzegawcze dla obcych przedstawicieli gatunku. Tę ostatnią rolę ostrzegawczą i odstraszącą mogą też pełnić odgłosy wydawane przez zwierzęta (np. u lwów) (ESTES 1991), a nawet, jak sądzę, sygnały optyczne, jak jaskrawe lub kontrastowe ubarwienie futra (na pysku u szopów).

Wśród drapieżników szczególny rozwój osiągnęło znakowanie śladami zapachowymi — wydzielinami specjalnych gruczołów, rozmieszczonych głównie w okolicy odbytu i narządów rodnych oraz na głowie i kończynach (FOX 1971, ESTES 1991). Czynność pozostawiania znaków odbywa się dzięki oddawaniu w określonych miejscach moczu i kału oraz poprzez ocieranie się o różne obiekty. U hien gruczoły analne uchodzą do specjalnych worków, które wycisowują się w czasie znakowania. Dzięki pocieraniu żdźbła trawy zwierzę pozostawia na nim wydzielinę, która ma nie tylko specyficzny zapach, lecz także i barwę. Jest to prawdziwa „wizytówka”, przekazująca szereg informacji o nadawcy (GORMAN

i TROWBRIDGE 1989). Znakowaniu zapachowemu towarzyszą często wyraźne sygnały optyczne. Na przykład niedźwiedź brunatny (*Ursus arctos*) zrywa pazurami fragmenty kory na pniu drzewa, a hieny i łasicowate gromadzą kał w dobrze widocznych kopcach, tak zwanych „latrynach” (HERAN 1985, GORMAN i TROWBRIDGE 1989). Znakowanie nie jest jednak wystarczającym kryterium, by mówić o „terytorium” zwierzęcia. Ścisłe biorąc pojęcie to (ang. territory) oznacza obszar, który jest broniony przez osobnika (lub grupę) (MC FARLAND 1981). Terytorium bywa często mniejsze od całkowitej powierzchni terenu, po którym porusza się zwierzę (ang. home range); czasem nawet jest ono ustanawiane jedynie okresowo, na przykład w okresie rozrodu (MC FARLAND 1981).

Forma terytorializmu jest u ssaków drapieżnych powiązana i ze społeczną strukturą i z aktywnością pokarmową. Jak już powiedziano wyżej, trudności ze zdobyciem pokarmu mogą zmusić niektóre drapieżniki (lis polarny, likaon) do okresowego wędrownego trybu życia. Normalnie, u gatunków samotniczych rozprzestrzenienie się zwierząt wygląda następująco. Samice zajmują terytoria o wielkości zapewniającej zaspokojenie potrzeb pokarmowych ich i potomstwa. Teren należący do samca jest znacznie większy i obejmuje na ogół obszary terytoriów kilku samic. Zwierzęta wykazują wrogość wobec obcych osobników swego gatunku i tej samej płci. Za miarę tej wrogości można uznać stopień nakładania się na siebie części obszarów sąsiadujących terytoriów (ang. overlap); jeśli wzajemna tolerancja jest minimalna, terytoria nie zachodzą na siebie (MACDONALD 1983). U gatunków żyjących w parach lub grupach zwierzęta żyją na użytkowanych zbiorowo terytoriach; wspólnie znakują i bronią swego obszaru. Tam, gdzie decydującą rolę odgrywa para osobników dająca potomstwo, na parze tej spoczywa też główny ciężar znakowania i obrony terytorium (ESTES 1991). Natomiast klasyczne zachowania terytorialne, w które jest zaangażowana większa liczba osobników można obserwować u hieny cętkowanej; sąsiadujące klany samic tego gatunku toczą ze sobą zacięte walki. Ciekawe, że w wyniku tych starć może nastąpić powiększenie terytorium jednej grupy hien kosztem drugiej (VAN LAWICK i VAN LAWICK-GOODALL 1970).

Wiedza na temat społeczeństw licznych gatunków ssaków drapieżnych (zwłaszcza małych i żyjących w niedostępnym terenie) wydaje się wciąż niewystarczająca. Niemniej, nawet na podstawie dokonanego tu szkicowego przeglądu można dokonać pewnej generalizacji. Otóż system społeczny drapieżników (zróznicowany i zmienny czasem nawet w obrębie gatunku) zdaje się być wypadkową potrzeby efektywnego zdobycia pokarmu (co jest w dużej mierze uzależnione od warunków środowiska) i potrzeby utrzymania kontaktu z innymi osobnikami własnego gatunku. Przejawem wpływu tych dwóch czynników są zachowania terytorialne. System rozmieszczenia przestrzennego zwierząt jest u drapieżników nie tylko rezultatem splotu rozmaitych czynników ekologicznych, ale może także być traktowany jako drugi wymiar struktury społecznej.

SOCIAL LIFE, TERRITORIALITY AND FEEDING STRATEGIES IN CARNIVORA

Summary

The first part of the paper is a short review of the main types of social organization (solitary life, monogamy, complex groups) encountered among *Carnivora*. In particular, the effect of various

feeding strategies as an important factor moulding the social life of *Carnivora*, and the impact of various environmental factors (e.g. openness of habitat, size of the prey) are stressed. In the second part of the paper, territorial behaviour of *Carnivora* is described as the second dimension of social life interrelated both with the social structure and the feeding strategies of these animals.

LITERATURA

- ALCOCK J., 1975. *Animal Behavior. An Evolutionary Approach*. Sinauer Ass. Inc. Publ. Sunderland, 400.
- ASTLEY MABERLY C. T., 1960. *Animals of East Africa*. Hodder and Stoughton, London, 221.
- BERTRAM B., 1975. *The social system in lions*. Sci. Amer. 177, 463-482.
- CARO T. M., COLLINS D. A., 1987. *Male cheetah social organization and territoriality*. Ethology 74, 52-64.
- DUPLAIX N., 1980. *Observations on the ecology and behavior of the giant river otter Pteronura brasiliensis in Suriname*. Rev. Ecol. 34, 496-620.
- ESTES R. D., 1991. *The Behavior Guide to African Mammals*. The University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford. 601 str.
- EWER R. F., 1973. *Ethology of Mammals*. Elek Science London, 399 str.
- FOX M. W., 1971. *Behaviour of Wolves, Dogs and Related Canids*. Jonathan Cape, London, 214 str.
- FRAME L. H., MALCOLM J. R., FRAME G. W., VAN LAWICK H., 1979. *Social Organization of African Wild Dogs on the Serengeti Plains. Tanzania 1967-1978*. Z. Tierpsychol. 50, 225-249.
- GREEN R., 1991. *Wild Cat Species of the World*. Basset Publications, Plymouth, 161 str.
- GORMAN M. L., TROWBRIDGE B. J., 1989. *The Role of Odor in the Social Lives of Carnivora*. [W:] J. L. GITTLEMAN (red.), *Carnivore Behavior: Ecology and Evolution*. Chapman & Hall, London, 57-88.
- HERAN I., 1985. *Medvedi a pandy*. Statni Zemedelske Nakladatelstvi, Praha, 155.
- HERSTEINSSON P., MACDONALD D. W., 1982. *Some comparison between red and arctic foxes as revealed by radio tracking*. Symp. Zool. Soc. Lond., 49, 259-289.
- IKEDA H., 1991. *Social behavior and social system of raccoon dogs*. [W:] B. BOBEK, K. PERZANOWSKI, W. REGELIN (red.), *Global Trends in Wildlife Management — 18th IUGB Congress Jagiellonian University Kraków, Poland, August 1987*. Świat Press, Kraków-Warszawa, 487-489.
- JOHNS J., 1970. *The Mating Game. Sex, Love and Courtship in the ZOO*. Pan Books, London, 171.
- KALETA T., 1996. *Dziki psy i hieny*. Wiedza Powszechna, Warszawa.
- KAUFMANN J. H., 1962. *Ecology and social behavior of the coati Nasua narica on Barro Colorado Island, Panama*. Univ. Calif. Publ. Zool., 60, 95-222.
- KRUUK H., 1978. *Spatial organization and territorial behaviour of the European badger Meles meles*. J. Zool. Lond., 184, 1-19.
- MACDONALD D. W., 1983. *The ecology of carnivore social behavior*. Nature 301, 379-384.
- MC FARLAND D., (red.), 1981. *Cambridge Companion to Behaviour*. Oxford University Press, Oxford, 600 str.
- MOEHLMAN P. D., 1979. *Jackal helpers and pup survival*. Nature 277, 382-383.
- NOWAK R. M., PARADISO J. L., 1983. *Walker's Mammals of the World*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 1362 str.
- SANDELL M., 1989. *The Mating Tactics and Spacing Patterns of Solitary Carnivores*. [W:] J. L. GITTLEMAN (red.), *Carnivore Behavior: Ecology and Evolution*. Chapman & Hall, London, 164-182.
- SCHALLER G., TENG QUITAO, JOHNSON K., WANG XIAOMING, SHEN HEMING, HU JINCHU, 1989. *The Feeding Ecology of Giant Pandas and Asiatic Black Bears in the Tangjiahe Reserve, China*. [W:] J. L. GITTLEMAN (red.), *Carnivore Behavior: Ecology and Evolution*. Chapman & Hall, London, 212-241.
- SUNQUIST M. E., SUNQUIST F.C. 1989. *Ecological Constraints on Predation by Large Felids*. [W:] J. L. GITTLEMAN (red.), *Carnivore Behavior: Ecology and Evolution*. Chapman & Hall, London, 283-301.
- USPENSKIJ S. M., 1989. *Behj medved*. Agropromizdat Moskwa, 189 str.
- VAN LAWICK H., VAN LAWICK-GOODALL. 1970. *Innocent Killers*. Collins, London. Wyd. pol. 1973. (Zabójcy bez winy) PWN, Warszawa, 255 str.
- WYMAN J., 1967. *The jacals of the Serengeti*. Animals 10, 79-83.
- ZIMEN E., 1976. *On the regulation of pack size in wolves*. Z. Tierpsychol. 40, 300-341.