

Skład pokarmu wilka *Canis lupus* L. w Wigierskim Parku Narodowym

Composition of the wolf's *Canis lupus* L. diet in the Wigry National Park

Robert W. Mysłajek^{1*}, Sabina Nowak², Maciej Romański³, Katarzyna Tolkacz⁴

¹Uniwersytet Warszawski, Wydział Biologii, Instytut Genetyki i Biotechnologii, ul. Pawińskiego 5a, 02-106 Warszawa;

²Stowarzyszenie dla Natury "Wilk", Twardorzeczka 229, 34-324 Lipowa; ³Wigierski Park Narodowy, Krzywe 82, 16-402 Suwałki;

⁴Uniwersytet Warszawski, Wydział Biologii, Instytut Zoologii, Zakład Parazytologii, ul. Miecznikowa 1, 02-096 Warszawa

*Tel. +48 604625228, e-mail: robert.myslajek@igib.uw.edu.pl

Abstract. The diet of wolves *Canis lupus* L. was assessed in the Wigry National Park in North-Eastern Poland, which overlaps with the Natura 2000 site "Ostoja Wigierska". The content of a total of 149 scat samples was collected in 2017 and analysed in order to determine dietary composition. Wolves primarily feed on wild ungulates, which make up 75.4% of food biomass. Despite the fact that wild boar *Sus scrofa* L. and red deer *Cervus elaphus* L. dominate in the ungulate community in the study area, the primary prey species was observed to be roe deer *Capreolus capreolus* L. with 39.6%, while red deer and wild boar only constituted 18.7% and 8.3% of the food biomass, respectively. Additionally, beaver *Castor fiber* L. was found to be an important prey (10.9%) as well and livestock accounted for 15.1% of all biomass consumed. The livestock eaten by wolves also included carcasses of domestic animals illegally disposed of in the forest. We therefore conclude that decisions on the management of the wolf's food base within protected areas, such as national parks or Natura 2000 sites, should be preceded by intensive local studies.

Keywords: wolf diet, prey selection, wild ungulates, beaver, livestock

1. Wstęp

Wilki *Canis lupus* L. odżywiają się przede wszystkim dużymi ssakami kopytnymi (Newsome et al. 2016), jednak regionalnie mogą specjalizować się w innych źródłach pokarmu (Darimont et al. 2003; Dalerum et al. 2018). Co więcej, drapieżniki te wykazują sezonowe i wieloletnie zmiany składu pokarmu związane na przykład z dynamiką liczebności populacji ich potencjalnych ofiar (Sidorovich et al. 2003; Meriggi et al. 2011). Zatem planowanie zadań ochronnych dla wilka w parkach narodowych (Jamroz 2015), czy też w obszarach Natura 2000 (Diserens et al. 2017), powinno się opierać nie tylko na dobrym rozeznaniu rozmieszczenia, liczebności i parametrów demograficznych populacji, ale także wymagań pokarmowych gatunku (Jędrzejewski et al. 2010).

W Polsce skład pokarmu wilka jest dobrze poznany (Jędrzejewski et al. 1992; Śmietana, Klimek 1993; Nowak et al. 2005, 2011). W jego diecie największy udział mają dzikie ssaki kopytne (średnio 86,6% biomasy skonsumowanego pokarmu) – przede wszystkim jelenie *Cervus elaphus* L., sarny *Capreolus capreolus* L. i dziki *Sus scrofa* L. Jednak w nie-

których obszarach wilki polują intensywnie także na bobry *Castor fiber* L. (Nowak et al. 2011; Jędrzejewski et al. 2012).

Populacja wilka zamieszkująca Puszcę Augustowską jest jedną z najlepiej poznanych pod względem składu pokarmu. Jednak wcześniejsze badania (Harmuszkiewicz 2011; Jędrzejewski et al. 2012) nie objęły północno-zachodniego skraju kompleksu leśnego, objętego ochroną w postaci Wigierskiego Parku Narodowego oraz obszaru Natura 2000 „Ostoja Wigierska” (PLH200004). Tymczasem teren ten, głównie ze względu na duży udział jezior, jest zdecydowanie odmienny zarówno pod względem topograficznym, jak i siedliskowym od pozostałych fragmentów Puszczy Augustowskiej.

Celem niniejszej pracy było poznanie składu pokarmu, a także selekcji ofiar z zespołu ssaków kopytnych przez wilki w Wigierskim Parku Narodowym.

2. Teren badań

Wigierski Park Narodowy (54°02'56"N; 23°04'20"E), utworzony w 1989 r., zajmuje powierzchnię 150,8 km²,

a dodatkowe 118,2 km² wchodzi w skład jego otuliny. Powierzchnia parku w 94% pokrywa się ze specjalnym obszarem ochrony siedlisk „Ostoja Wigierska” (PLH200004) o powierzchni 160,7 km². Teren ten uznano za obszar wodno-błotny o znaczeniu międzynarodowym w ramach Konwencji Ramsarskiej, wchodzi także w skład obszaru specjalnej ochrony ptaków „Puszcza Augustowska” (PLB200002).

Park narodowy położony jest w północno-zachodniej części Puszczy Augustowskiej, w województwie podlaskim. Jego powierzchnię zajmują przede wszystkim lasy (63%). W większości (80%) są to drzewostany z panującą sosną zwyczajną *Pinus sylvestris* L. Mniejsze fragmenty zajmują lasy z dominacją świerka *Picea abies* (L.) Karst., olszy czarnej *Alnus glutinosa* Gaertn., brzozy *Betula* sp. L. i dębu szypułkowego *Quercus robur* L. (Łoziński 2002). Pozostałą część parku zajmują wody (19%) i zbiorowiska nieleśne (18%). Teren ten pozostaje pod wpływem klimatu kontynentalnego, charakteryzującego się długą zimą, trwającą od trzeciej dekady listopada do pierwszej dekady kwietnia. Średnia roczna temperatura powietrza wynosi 6,3°C, a średnia roczna suma opadów 589 mm (dane stacji Zintegrowanego Monitoringu Środowiska Przyrodniczego „Wigry” w Sobolewie za lata 2002–2016).

W Wigierskim Parku Narodowym (WPN) zanotowano 19 gatunków dużych i średnich ssaków (Jamroz 2015), w tym cztery gatunki dzikich ssaków kopytnych – jelenia, sarnę, łosia i dziką. Spośród dużych ssaków drapieżnych, oprócz wilka, występuje także ryś *Lynx lynx* Kerr. (Jędrzejewski et al. 2002b; Niedziałkowska et al. 2006). Monitoring z wykorzystaniem fotopułapek oraz analizy genetyczne oparte na markerach mikrosatelitarnych DNA wykazały, że na obszar WPN zachodzą fragmenty terytoriów trzech grup rodzinnych wilków (Romański et al. 2018).

3. Materiał i metody

Ocenę diety wilków w Wigierskim Parku Narodowym wykonano na podstawie analizy 149 odchodów zebranych w 2017 r., w tym 101 w sezonie jesienno-zimowym (od 1 października do 15 kwietnia) i 48 w sezonie wiosenno-letnim (od 16 kwietnia do 30 września). Odchody zebrano w całym parku narodowym (ryc. 1), w obrębie terytoriów trzech grup rodzinnych wilków (Romański et al. 2018). Dla każdej zebranej porcji odchodów określano ich lokalizację za pomocą odbiornika GPS. Odchody umieszczano w papierowych kopertach, a następnie suszono i przechowywano do czasu analizy. Wysuszone odchody ważono, po czym przepłukiwano na gęstym sicie, ponownie suszono oraz ważono. Identyfikacji gatunków zwierząt zjedzonych przez wilki dokonywano na podstawie wypłukanych szczątków pokarmu, takich jak: sierść, kości, włosy, racice, pazury, zęby (Lockie 1959; Goszczyński 1974). Ofiary przyporządkowywano do gatunku lub rodzaju przy pomocy kluczy (Dziurdzik 1973; Debrot et al. 1982; Pucek 1984; Teerink 1991; De Marinis, Asprea 2006), a także własnego materiału porównawczego. W przypadkach wątpliwych wykonywano mikroskopowe preparaty włosów.

Skład pokarmu wyrażono jako: (1) procentowy udział odchodów, które zawierają poszczególne kategorie pokarmu w stosunku do łącznej liczby wszystkich odchodów oraz (2) procent biomasy komponentów diety w odniesieniu do całkowitej biomasy pokarmu zjedzonego przez wilki. Biomasa określono mnożąc suchą masę resztek pokarmu danej kategorii przez następujące współczynniki strawialności: ssaki średniej wielkości – 50, kopytne – 118, materiał roślinny – 4 (Jędrzejewska, Jędrzejewski 1998). Za pomocą wzoru Levinsa (1968) obliczono szerokość niszy pokarmowej:

$$B = \frac{1}{\sum pi^2},$$

gdzie:

pi – udział procentowy każdej z kategorii ofiar w łącznej biomasy zjedzonego pokarmu.

Wskaźnik Levinsa przyjmuje w tym przypadku wartości od 1 (gdy zwierzę odżywia się wyłącznie jednym rodzajem pokarmu) do 3 (gdy zwierzę korzysta równomiernie ze wszystkich kategorii pokarmu). Na potrzeby obliczeń ofiary pogrupowano w następujące kategorie: (1) dzikie ssaki kopytne, (2) zwierzęta domowe, (3) małe dzikie ssaki.

Wybiórczość pokarmową obliczono na podstawie wzoru Jacobsa (1974):

$$D = \frac{r - p}{r + p - 2rp},$$

gdzie:

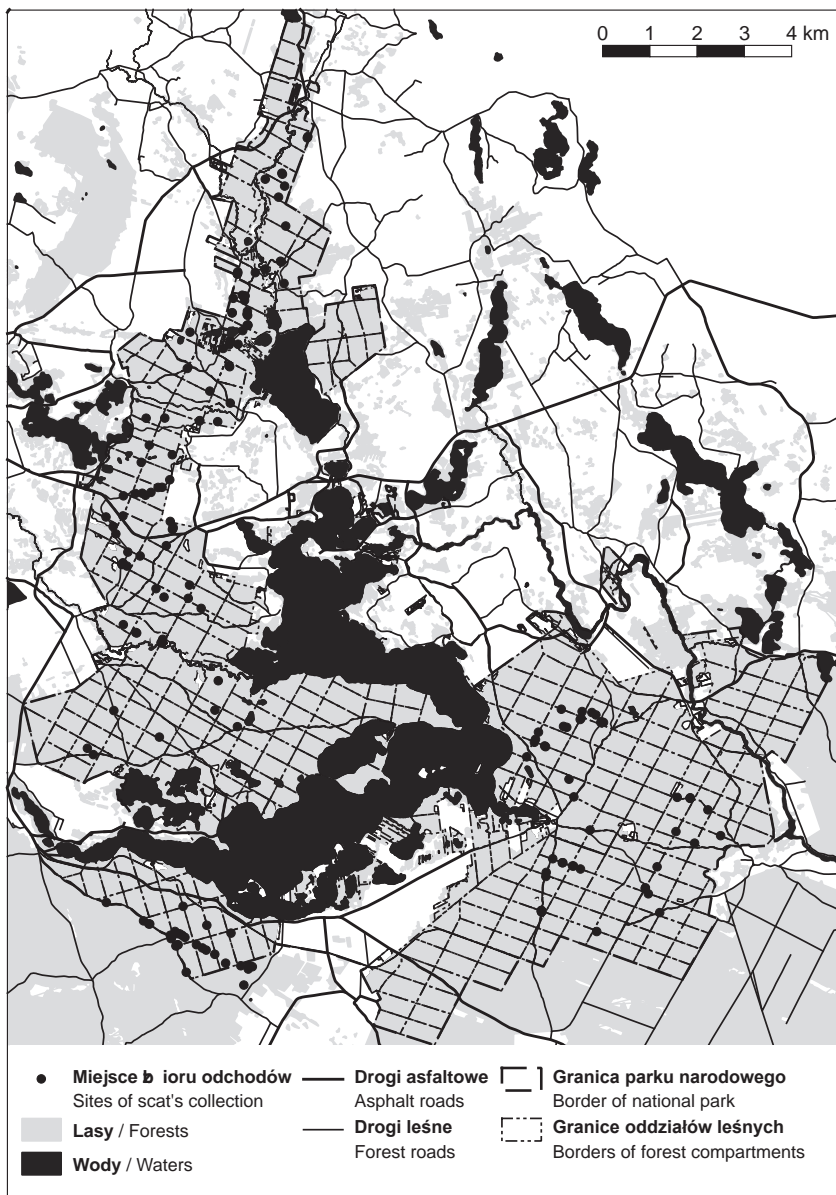
r – udział danego gatunku w całkowitej liczbie dzikich ssaków kopytnych zabitych przez wilki,

p – udział danego gatunku w zespole dzikich kopytnych.

Wskaźnik D przyjmuje wartości od 1 (pełna preferencja) do -1 (całkowite unikanie). Udział gatunków ssaków kopytnych w diecie wilków oceniono na podstawie ich frekwencji w odchodach. W przypadku braku możliwości identyfikacji gatunku jeleniowatych ich udział w analizowanych odchodach był określany na podstawie proporcji gatunków w próbach, w których oznaczono gatunek. Dane o składzie gatunkowym dzikich ssaków kopytnych w Wigierskim Parku Narodowym uzyskano z nagrań fotopułapek. W badaniach wykorzystano 54 fotopułapki, zainstalowane w 52 lokalizacjach w całym parku narodowym – szczegóły instalacji fotopułapek przedstawiono w pracy Romańskiego i in. (2018). Łącznie od stycznia do września 2017 r. zebrano materiał z 10 254 fotopułapokodni, zawierający 5119 nagrań (2933 niezależnych zdarzeń), na których zarejestrowano 6149 dzikich ssaków kopytnych.

4. Wyniki

Analiza zawartości odchodów wykazała, że wilki w Wigierskim Parku Narodowym miały stosunkowo wąską niszę pokarmową ($B=1,67$). Specjalizują się one w polowaniu na dzikie ssaki kopytne, które stanowiły 75,4% biomasy konsumowanego pokarmu. Najczęściej zjadana była sarna, której



Rycina 1. Obszar Wigierskiego Parku Narodowego z zaznaczonymi miejscami zebrania odchodów wilka

Figure 1. Area of Wigierski National Park with locations of collected wolf scats

udział w pokarmie wilków dwukrotnie przekraczał udział jelenia (odpowiednio 39,6% i 18,7%). Trzecim pod względem ważności w diecie wilków był dzik, natomiast łosie zjadane były sporadycznie. Ważnym uzupełnieniem diety tutejszych wilków były bobry, stanowiące aż 10,9% biomasy konsumowanego pokarmu. Zdecydowanie rzadziej wilki zjadały zajęce, a sporadycznie małe gryzonie i ptaki. W odchodach wilków z WPN zidentyfikowano szczątki krowy, kozy, świń oraz psów, a ich łączny udział w biomase pokarmu wyniósł 9,5%. W jednej porcji kału zarejestrowano drobne fragmenty tworzywa sztucznego (tab. 1).

Zespół dzikich ssaków kopytnych w Wigierskim Parku Narodowym, określony przy pomocy nagrań fotopułapkami, składał się z czterech gatunków. Najczęściej rejestrowano dziki ($n=2808$ osobników), następnie jelenie ($n=2273$) i sarny ($n=866$), a najrzadziej łosie ($n=202$) (tab. 2). Wilki z tego zespołu najchętniej wybierały sarnę, dla której współ-

czynnik selekcji Ivleva wynosił $D=0,763$. Pozostałe gatunki były zabijane w mniejszym stopniu niż wynosił ich udział w zespole ofiar, o czym świadczą ujemne wartości współczynnika selekcji (tab. 2).

5. Dyskusja

We wcześniejszych badaniach wykazano, że w północno-wschodniej Polsce wilki najczęściej polują na jelenie, wybierając je z zespołu dzikich ssaków kopytnych (Jędrzejewski et al. 1992, 2000, 2002a; Okarma 1995; Jędrzejewska et al. 1997). Pierwsze analizy składu pokarmu tych drapieżników w Puszczy Augustowskiej w latach 2000–2006 również wskazywały jelenia jako gatunek preferowany przez wilki (Jędrzejewski et al. 2012). Jednak późniejsze badania, wykonane na podstawie dużej liczby odchodów ($n=576$) zebranych w latach 2005–2009, pokazały, że wilki w Puszczy

Tabela 1. Skład pokarmu wilków w Wigierskim Parku Narodowym

Table 1. Diet composition of wolves in Wigry National Park

Kategoria pokarmu / Food item	Łącznie / Total	
	B [%]	O [%]
Jeleń / Red deer <i>Cervus elaphus</i>	18,7	18,1
Sarna / Roe deer <i>Capreolus capreolus</i>	39,6	36,9
Łoś / Moose <i>Alces alces</i>	0,7	1,3
Jeleniowate nieoznaczone Cervids unidentified <i>Cervidae</i>	8,1	10,7
Dzik / Wild boar <i>Sus scrofa</i>	8,3	13,4
Dzikie ssaki kopytne łącznie Wild ungulates total	75,4	76,5
Koza / Goat <i>Capra aegagrus hircus</i>	0,5	0,7
Bydło domowe / Cattle <i>Bos</i> sp.	4,6	1,3
Świnia domowa / Domestic pig <i>Sus scrofa domesticus</i>	2,0	1,3
Pies / Domestic dog <i>Canis lupus familiaris</i>	2,3	4,7
Zwierzęta hodowlane łącznie Domestic animals total	9,5	8,1
Zając / European hare <i>Lepus europaeus</i>	4,1	6,0
Bóbr / Beaver <i>Castor fiber</i>	10,9	14,8
Małe gryzonie / Small rodents	0,1	4,7
Małe ssaki łącznie / Small mammals total	15,1	25,5
Ptaki / Birds Aves	+	0,7
Material roślinny / Plant material	+	4,7
Tworzywo sztuczne / Plastic	+	0,7
Liczba odchodów / Number of scats	149	
Biomasa skonsumowanego pokarmu [kg] Biomass of consumed food [kg]	138,9	
Szerokość niszy pokarmowej B Food niche breadth B	1,67	

O – udział w odchodach [%], B – udział skonsumowanej biomasy pokarmu [%]. (+) Udział <0.05%

O – share of scats [%], B – share of total biomass consumed [%]. (+) Contribution to diet <0.05%

Augustowskiej najchętniej zjadają sarnę, która osiągała 25% biomasy spożywanego przez nie pokarmu (Harmuszkiewicz 2011). Nasze badania wskazują, że ten trend może się utrzymywać, ponieważ sarna była także głównym elementem diety wilków w Wigierskim Parku Narodowym w 2017 r.

Znaczący (10,9% biomasy pokarmu) jest udział bobra w diecie wilków z Wigierskiego Parku Narodowego. Przewyższa on udział tego gryzonia w pokarmie wilków w całym

Tabela 2. Selekcja ofiar przez wilki z zespołu ssaków kopytnych w Wigierskim Parku Narodowym

Table 2. Prey selection by wolves from the wild ungulate community in Wigry National Park

Gatunek / Species	r	p	D
Dzik / Wild boar <i>Sus scrofa</i>	16,7	45,6	-0,614
Łoś / Moose <i>Alces alces</i>	1,7	3,3	-0,327
Jeleń / Red deer <i>Cervus elaphus</i>	26,6	37,0	-0,237
Sarna / Roe deer <i>Capreolus capreolus</i>	55,0	14,1	0,763

r – udział gatunku w diecie wilków / fraction of a species among all wild species killed by wolves [%], p – udział gatunku w zespole dzikich ssaków określonym przy pomocy fotopułapek / fraction of species in the ungulate community [%], D – wybiórczość pokarmowa według Jacobsa (1974) / selectivity index after Jacobs (1974)

kompleksie Puszczy Augustowskiej, który w latach 2000–2009 wahał się od 4,5 do 8% biomasy (Harmuszkiewicz 2011; Jędrzejewski et al. 2012). Wcześniej wykazywano bobra w pokarmie wilków w wielu kompleksach leśnych w całej nizinnej części Polski, zarówno na wschodzie (Jędrzejewski et al. 2012), jak i na zachodzie kraju (Nowak et al. 2011). Największy udział tego dużego gryzonia w diecie wilków zarejestrowano w Puszczy Rominckiej – 13,4% biomasy pokarmu, Lasach Skaliskich – 15,4% i Puszczy Knyszyńskiej – 24,6% (Jędrzejewski et al. 2012). Brak go jedynie w pokarmie wilków zamieszkujących Karpaty (Śmietana, Klimek 1993; Nowak et al. 2005; Jędrzejewski et al. 2012).

Zwierzęta domowe, w tym zarówno hodowlane (bydło, kozy, świnie), jak i towarzyszące (pies domowy), stanowiły 9,5% biomasy pokarmu wilków w Wigierskim Parku Narodowym. Jest to wartość niższa niż podawana wcześniej dla całej Puszczy Augustowskiej, wynosząca od 13,7 do 15,3% biomasy w latach 2000–2009 (Harmuszkiewicz 2011; Jędrzejewski et al. 2012). Analiza zawartości odchodów nie pozwala na ustalenie, czy skonsumowane przez drapieżnika zwierzę zostało przez nie upolowane, czy też odnalezione w formie padliny i zjedzone. Wilki często konsumują padlinę, w tym martwe zwierzęta hodowlane wywożone do lasów (Jędrzejewski et al. 2002a). W WPN rejestrowano półtusze świń domowych (M. Romański dane niepublikowane). Harmuszkiewicz (2011) także donosiła o żerowaniu wilków na padlinie koni, świń i krów składowanych nielegalnie w różnych fragmentach Puszczy Augustowskiej. O żerowaniu wilków na padłych zwierzętach gospodarskich świadczy fakt odnajdywania ich resztek w odchodach zimą, poza okresem wypasów (Harmuszkiewicz 2011).

Metaanaliza składu pokarmu wilków w całym zasięgu występowania gatunku wykazała brak związku między zróżnicowaniem ich pokarmu a stopniem antropopresji (Newsome et al. 2016). Jedynie obniżenie liczebności populacji dzikich ssaków kopytnych powodowało zwiększenie użytkowania przez wilki zwierząt gospodarskich oraz odpadków wyrzucanych przez ludzi (Sidorovich et al. 2003; Newsome et al.

2016). W Polsce gatunki dziko żyjące mogą zaspokajać potrzeby pokarmowe wilków dzięki wzrostowi populacji jeleni, saren i dzików (Borowik et al. 2013). Konflikty z hodowlą zwierząt gospodarskich ograniczono poprzez wprowadzanie różnorodnych metod ochrony stad w trakcie wypasów (Nowak et al. 2005; Nowak, Mysłajek 2005).

Badania wykazały, że wilki w Wigierskim Parku Narodowym zjadają także psy. Te udomowione drapieżniki mają negatywny wpływ na lokalną faunę (Krauze-Gryz, Gryz 2014; Wierzbowska et al. 2016). Działania mające na celu ograniczanie liczebności psów w lasach są pracochłonne i kosztowne, a ich fizyczna eliminacja poprzez odłów lub odstrzał spotyka się ze zdecydowanym sprzeciwem społecznym (Holmes et al. 2015). Z tego względu odżywianie się wilków psami penetrującymi środowisko naturalne, w tym w szczególności obszary chronione, powinno być traktowane jako pożądana usługa ekosystemowa (Mysłajek 2014).

W szerokiej skali geograficznej struktura genetyczna wilków jest skorelowana z dominującym środowiskiem oraz typem ofiar, co można wyjaśnić m.in. dyspersją kształtowaną miejscem wychowania (*natal habitat preference induction*) (Pilot et al. 2006; Carmichael et al. 2007; Musiani et al. 2007). Jednak lokalnie rejestrowano różnice w składzie pokarmu pomiędzy sąsiadującymi grupami rodzinnymi wilków, a nawet poszczególnymi osobnikami (Urton, Hobson 2005; Darimont et al. 2009). Zmiany w składzie pokarmu tych drapieżników kształtowane są także poprzez zmiany liczebności populacji potencjalnych ofiar (Darimont, Reichmen 2002; Meriggi et al. 2011). Wskazuje to na istotność systematycznych badań nad składem pokarmu wilków, dzięki którym uzyskiwane będą kluczowe informacje przydatne w zarządzaniu ich populacją oraz populacjami ich potencjalnych ofiar. Ma to szczególne znaczenie w parkach narodowych oraz obszarach Natura 2000, dla których sporządzane są plany ochrony uwzględniające wilka, a równolegle prowadzi się na ich terenie gospodarkę łowiecką lub redukcję dzikich zwierząt kopytnych.

Konflikt interesów

Autorzy deklarują brak potencjalnych konfliktów.

Źródła finansowania badań

Pracę sfinansowano ze środków Funduszu Leśnego PGL LP w ramach projektu „Doskonalenie systemu obserwacji dużych i średnich ssaków w ekosystemach leśnych Wigierskiego Parku Narodowego – etap II”.

Literatura

- Borowik T., Cornulier T., Jędrzejewska B. 2013. Environmental factors shaping ungulate abundances in Poland. *Acta Theriologica* 58: 403–413. DOI 10.1007/s13364-013-0153-x.
- Carmichael L.E., Krizan J., Nagy J.A., Fuglei E., Dumond M., Johnson D., Veitch A., Berteaux D., Strobeck C. 2007. Historical and ecological determinants of genetic structure in Arctic canids. *Molecular Ecology* 16: 3466–3483. DOI 10.1111/j.1365-294X.2007.03381.x.
- Dalerum F., Freire S., Angerbjorn A., Lecomte N., Lindgren Å., Meijer T., Pecnerova P., Dalén L. 2018. Exploring the diet of Arctic wolves (*Canis lupus arctos*) at their northern range limit. *Canadian Journal of Zoology* 96: 277–281. DOI 10.1139/cjz-2017-0054.
- Darimont C.T., Paquet P.C., Reimchen T.E. 2009. Landscape heterogeneity and marine subsidy generate extensive intrapopulation niche diversity in a large terrestrial vertebrate. *Journal of Animal Ecology* 78: 126–133. DOI 10.1111/j.1365-2656.2008.01473.x.
- Darimont C.T., Reimchen T.E. 2002. Intra-hair stable isotope analysis implies seasonal shift to salmon in gray wolf diet. *Canadian Journal of Zoology* 80: 1638–1642. DOI 10.1139/z02-149.
- Darimont C.T., Reimchen T.E., Paquet P.C. 2003. Foraging behaviour by gray wolves on salmon streams in coastal British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 81: 349–353. DOI 10.1139/z02-246.
- De Marinis A.M., Asprea A. 2006. Hair identification key of wild and domestic ungulates from southern Europe. *Wildlife Biology* 12: 305–320. DOI 10.2981/0909-6396(2006)12[305:HIKOWA]2.0.CO;2.
- Diserens T.A., Borowik T., Nowak S., Szewczyk M., Niedźwiecka N., Mysłajek R.W. 2017. Deficiencies in Natura 2000 for protecting recovering large carnivores: A spotlight on the wolf *Canis lupus* in Poland. *PLoS One* 12(9): e0184144. DOI 10.1371/journal.pone.0184144.
- Debrot S., Mermoud S., Fivaz G., Weber J.-M. 1982. Atlas des poils de mammifères d'Europe. Université de Neuchâtel, Neuchâtel.
- Dziurdzik B. 1973. Key to the identification of hairs of mammals from Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia* 18: 73–91.
- Goszczyński J. 1974. Studies on the food of foxes. *Acta Theriologica* 19: 1–18. DOI 10.4098/AT.arch.74-1.
- Harmuszkiewicz J. 2011. Dynamika liczebności, organizacja przestrzenna oraz wybiórczość pokarmowa wilka (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) na terenie Puszczy Augustowskiej. Praca doktorska. Wydział Leśny SGGW, Warszawa.
- Holmes N.D., Campbell K.J., Keitt B.S., Griffiths R., Beek J., Donlan C.J., Broome K.G. 2015. Reporting costs for invasive vertebrate eradications. *Biological Invasions* 17: 2913–2925. DOI 10.1007/s10530-015-0920-5.
- Jacobs J. 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia* 14: 413–417. DOI 10.1007/BF00384581.
- Jamroz G. (ed.). 2015. Ssaki polskich parków narodowych. Drapieżne, kopytne, zajęczaki, duże gryzonie. Instytut Bioróżnorodności Leśnej Wydział Leśny UR, Magurski Park Narodowy, Kraków–Krempna. ISBN 9788363926816.
- Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. 1998. Predation in vertebrate communities. The Białowieża Primeval Forest as a case study. Springer Verlag, Berlin, New York. ISBN 9783642083846.
- Jędrzejewska B., Jędrzejewski W., Bunevich A.N., Miłkowski L., Krasiński Z.A. 1997. Factors shaping population densities and increase rates of ungulates in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) in the 19th and 20th centuries. *Acta Theriologica* 42: 399–451. DOI 10.4098/AT.arch.97-39.
- Jędrzejewski W., Borowik T., Nowak S. 2010. Wilk *Canis lupus* Linnaeus, 1758, in: Monitoring gatunków zwierząt. Przewodnik metodyczny. Część pierwsza. (ed. M. Makomaska-Juchiewicz). GIOŚ, Warszawa: 297–318. ISBN 9788361227441.
- Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Okarma H., Ruprecht A.L. 1992. Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Białowieża National Park, Poland. *Oecologia* 90: 27–36. DOI 10.1007/BF00317805.

- Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Okarma H., Schmidt K., Zub K., Musiani M. 2000. Prey selection and predation by wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Mammalogy* 81: 197–212. DOI 10.1644/1545-1542(2000)081<0197:PSAPBW>2.0.CO;2.
- Jędrzejewski W., Niedziałkowska M., Hayward M. W., Goszczyński J., Jędrzejewska B., Borowik T., Bartoń K.A., Nowak S., Harmuszkiewicz J., Juszczak A., Kałamarz T., Kloch A., Koniuch J., Kotiuk K., Mysłajek R.W., Nęczyńska M., Olczyk A., Teleon M., Wojtulewicz M. 2012. Prey choice and diet of wolves related to ungulate communities and wolf subpopulations in Poland. *Journal of Mammalogy* 93: 1480–1492. DOI 10.1644/10-MAMM-A-132.1.
- Jędrzejewski W., Nowak S., Schmidt K., Jędrzejewska B. 2002b. Wilk i ryś w Polsce – wyniki inwentaryzacji w 2001 roku. *Kosmos* 51: 491–499.
- Jędrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jędrzejewska B., Selva N., Zub K., Szymura L. 2002a. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ecology* 83: 1341–1356. DOI 10.1890/0012-9658(2002)083[1341:KRAPBW]2.0.CO;2.
- Krauze-Gryz D., Gryz J. 2014. Free-ranging domestic dogs (*Canis familiaris*) in Central Poland: density, penetration range and diet composition. *Polish Journal of Ecology* 62: 183–193. DOI 10.3161/104.062.0101.
- Levins R. 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton University, Princeton. ISBN 9780691080628.
- Lockie D.J. 1959. The estimation of the food of foxes. *Journal of Wildlife Management* 23: 224–227. DOI 10.2307/3797647.
- Łoziński J. 2002. Zmiany drzewostanów świerkowych objętych ochroną ścisłą w Wigierskim Parku Narodowym. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, seria A* 929: 53–74.
- Meriggi A., Brangi A., Schenone L., Signorelli D., Milanesi P. 2011. Changes of wolf (*Canis lupus*) diet in Italy in relation to the increase of wild ungulate abundance. *Ethology Ecology & Evolution* 23: 1–17. DOI 10.1080/03949370.2011.577814.
- Musiani M., Leonard J.A., Cluff H.D., Gates C.C., Mariani S., Paquet P.C., Vilá C., Wayne R.K. 2007. Differentiation of tundra and boreal coniferous forest wolves: genetics, coat color and foraging ecology. *Molecular Ecology* 16: 4149–4170. DOI 10.1111/j.1365-294X.2007.03458.x.
- Mysłajek R.W. 2014. Identyfikacja i wycena wartości ekonomicznej usług ekosystemów, in: (eds. A. Babczyńska, M. Nakonieczny). *Problemy środowiska i jego ochrony* 22. Centrum Badań nad Człowiekiem i Środowiskiem Uniwersytetu Śląskiego, Katowice, 43–49. ISBN 9788380123267.
- Niedziałkowska M., Jędrzejewski W., Mysłajek R.W., Nowak S., Jędrzejewska B., Schmidt K. 2006. Environmental correlates of Eurasian lynx occurrence in Poland – Large scale census and GIS mapping. *Biological Conservation* 133: 63–69. DOI 10.1016/j.biocon.2006.05.022.
- Newsome T.M., Boitani L., Chapron G., Ciucci P., Dickman C.R., Dellinger J.A., López-Bao J.V., Peterson R.O., Shores C.R., Wirsing A.J., Ripple W.J. 2016. Food habits of the world's grey wolves. *Mammal Review* 46: 255–269. DOI 10.1111/mam.12067.
- Nowak S., Mysłajek R.W. 2005. Livestock Guarding Dogs in the western part of the Polish Carpathians. *Carnivore Damage Prevention News* 8: 13–17.
- Nowak S., Mysłajek R.W., Jędrzejewska B. 2005. Patterns of wolf *Canis lupus* predation on wild and domestic ungulates in the Western Carpathian Mountains (S Poland). *Acta Theriologica* 50: 263–276. DOI 10.1007/BF03194489.
- Nowak S., Mysłajek R.W., Kłosińska A., Gabrys G. 2011. Diet and prey selection of wolves *Canis lupus* recolonising Western and Central Poland. *Mammalian Biology* 76: 709–715. DOI 10.1016/j.mambio.2011.06.007.
- Okarma H. 1995. The trophic ecology of wolves and their predatory role in ungulate communities of forest ecosystems in Europe. *Acta Theriologica* 40: 335–386. DOI 10.4098/AT.arch.95-35.
- Pilot M., Jędrzejewski W., Branicki W., Sidorovich V.E., Jędrzejewska B., Stachura K., Funk S.M. 2006. Ecological factors influence population genetic structure of European grey wolves. *Molecular Ecology* 15: 4533–4553. DOI 10.1111/j.1365-294X.2006.03110.x.
- Pucek Z. 1984. *Klucz do oznaczania ssaków Polski*. PWN, Warszawa. ISBN 8301054085.
- Romański M., Szewczyk M., Niedźwiecka N., Nowak S., Mysłajek R.W. 2018. Monitoring wilków (*Canis lupus*) z wykorzystaniem fotopułapek i analiz genetycznych w Wigierskim Parku Narodowym, 2013–2017. *Przegląd Przyrodniczy* (w druku).
- Sidorovich V.E., Tikhomirova L.L., Jędrzejewska B. 2003. Wolf *Canis lupus* numbers, diet and damage to livestock in relation to hunting and ungulate abundance in northeastern Belarus during 1990–2000. *Wildlife Biology* 9: 103–111.
- Śmietana W., Klimek A. 1993. Diet of wolves in the Bieszczady Mountains, Poland. *Acta Theriologica* 38: 245–251. DOI 10.4098/AT.arch.93-15.
- Teerink B.J. 1991. *Atlas and Identification Key. Hair of West European Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge. ISBN 9780521545778.
- Urton E.J.M., Hobson K.A. 2005. Intrapopulation variation in gray wolf isotope ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) profiles: implications for the ecology of individuals. *Oecologia* 145: 317–326. DOI 10.1007/s00442-005-0124-2.
- Wierzbowska I.A., Hędrzak M., Popczyk B., Okarma H., Crooks K.R. 2016. Predation of wildlife by free-ranging domestic dogs in Polish hunting grounds and potential competition with the grey wolf. *Biological Conservation* 201: 1–9. DOI 10.1016/j.biocon.2016.06.016.

Wkład autorów

R.W.M., S.N. – koncepcja artykułu, opracowanie wyników, napisanie pracy; M.R. – prace terenowe; K.T. – prace laboratoryjne.