

# Ekologia wilka (*Canis lupus*) na obszarach zrekolonizowanych w zachodniej Polsce w XXI wieku

*Sabina Nowak, Robert Mystajek*

**Abstrakt.** Od połowy XX wieku wilki były nieobecne lub bardzo rzadkie w zachodniej Polsce. Kilkanaście lat po tym, gdy zostały objęte ścisłą ochroną w całym kraju (1998 rok), osobniki pochodzące ze źródłowej populacji we wschodniej Polsce zaczęły rekolonizować rozległe lasy zachodniej Polski. Niniejszy artykuł jest przeglądem badań prowadzonych w latach 2001-2017 nad spontaniczną rekolonizacją zachodniej Polski (136 000 km<sup>2</sup>) przez wilki. W latach 2002–2012 ich populacja wzrosła z kilkunastu do około 140 osobników żyjących w 30 grupach rodzinnych, ze średnim rocznym przyrostem na poziomie 38%, który spadł do 20% w 2012 roku. Obszar stałego występowania gatunku wzrósł z 600 do 10900 km<sup>2</sup>, ze średnim zagęszczeniem populacji na poziomie 1,3 osobników/100 km<sup>2</sup>. W kolejnych latach zagęszczenie populacji lokalnie wzrosło do 1,5-1,9 osobników/100 km<sup>2</sup>. Odległość pomiędzy najbliższymi sąsiadującymi terytoriami zmalała z 260 do 25 km. Liczba wilków w grupach rodzinnych wahała się od 2 do 9 osobników, przy czym średnia liczebność grupy wzrosła z 1,8 w 2001 roku do 4,8 w 2012 roku. Przeżywalność szceniąt od maja do końca listopada wyniosła 50% (średnia liczba szceniąt wynosiła w maju 5,1 a w listopadzie 2,5). Spośród 28 martwych wilków odnalezionych w latach 2005-2012, 65% zginęło w kolizjach z pojazdami, 25% skłusowano, a 7% padło z powodu chorób i innych czynników naturalnych. Terytoria trzech samców wilków w Puszczy Drawskiej (powierzchnia 2500 km<sup>2</sup>), ocenione przy pomocy telemetrii GPS/GSM w latach 2014-2016, wahały się od 321,8 do 420,6 km<sup>2</sup> (metodą MCP 100%), jednak ich strefy centralne miały powierzchnię 30,5–84,7 km<sup>2</sup> (metodą MCP 50%). Średnia odległość pomiędzy miejscami wychowu młodych sąsiednich 6 grup rodzinnych w Puszczy Drawskiej wynosiła 15,3 km, jednak odległość ta pomiędzy 5 grupami zamieszkującymi zwartą część kompleksu leśnego wynosiła 13,3 km. Rekolonizacja zachodniej Polski przez wilki była doskonałą okazją do walidacji modelu przydatności siedlisk dla wilków w Polsce opracowanego w 2008 roku. W latach 2001-2016 wilki były tam rejestrowane w 259 kwadratach 10×10 km (19,8% terenu badań). Pary lub grupy rodzinne wilków osiedlały się w obszarach ocenianych przez model jako dobre lub bardzo dobre, w kwadratach charakteryzujących się wysoką pokrywą leśną i niskim zagęszczeniem dróg. Rozmnażające się grupy wilków były zlokalizowane w najlepszych siedliskach z wysoką lesistością i znacząco niższym udziałem struktur antropogenicznych. Osobniki w trakcie dyspersji były rejestrowane najczęściej w siedliskach suboptymalnych, jednak unikały zarówno najgorszych, jak i najlepszych siedlisk. Można więc uznać, że model przydatności siedlisk dla wilków w Polsce przewidział z dużą dokładnością obszary zajmowane w trakcie rekolonizacji przez wilki w zachodniej części kraju. Skład pokarmu wilków był badanych w zachodniej Polsce w latach

2002-2009. Dzikie ssaki kopytne stanowiły 94,8% całkowitej biomasy zjadanego przez nie pokarmu, największy udział miała sarna *Capreolus capreolus* (42,8%), dzik *Sus scrofa* (22,6%) i jeleń *Cervus elaphus* (22,2%). Ofiarami uzupełniającymi były: danielę *Dama dama* (2,7%), zające szaraki *Lepus europaeus* (2,5%) i bobry euroazjatyckie *Castor fiber* (1,4%). Zwierzęta domowe, wyłącznie psy i koty, stanowiły do 1,0% biomasy pokarmu. Udział dzikich zwierząt kopytnych w diecie wilków odzwierciedlał ich częstość występowania w środowisku. Udział poszczególnych ofiar był podobny w różnych kompleksach leśnych, jednak w lasach z wysoką liczebnością bobrów, wilki chętnie polowały na ten gatunek (do 5% biomasy pokarmu w Lasach Wałęckich). Również późniejsze badania w Puszczy Drawskiej (2010-2015) pokazały, że wilki często zabijają bobry, szczególnie wiosną i latem, w czasie wychowu szceniąt. Udział bobrów w diecie szceniąt wynosił 20%. Dla poznania przyczyn braku wilków w zachodniej Polsce w drugiej połowie XX wieku przeanalizowano liczebność, rozmieszczenie i powodowaną przez ludzi śmiertelność wilków w okresach różnych sposobów zarządzania populacją. W tym czasie wszystkie warunki środowiskowe były dla wilków lepsze w zachodniej Polsce, niż we wschodniej. Podczas akcji intensywnego tępienia (1951-1974) gatunek ten był wykazywany w zachodniej Polsce maksymalnie w czterech kompleksach leśnych rocznie (średnia 1,7), jednak większość grup rodzinnych rozmnażała się tylko raz po czym była zabijana. Co najmniej 49 wilków zostało tam wówczas zabitych (średnio 2,6 osobnika rocznie). W okresie gospodarowania łowieckiego (1975-1997) wilki były rejestrowane w 1-4 kompleksach leśnych zachodniej Polski rocznie (średnio 3,1). Większość z nich nie rozmnażała się lub podejmowała rozród tylko raz po czym była zabijana w pierwszym roku od ich wykrycia. W okresie tym zabito co najmniej 70 osobników (średnio 3,0 wilków rocznie) w zachodniej Polsce. Średnia liczba wilków zabijanych rocznie w czasie akcji wilczej oraz w trakcie gospodarowania łowieckiego nie różniła się statystycznie (Mann-Whitney U-test,  $U = 205$ ,  $n_1 = 19$ ,  $n_2 = 23$ , NS). Można więc stwierdzić, że gospodarowanie łowieckie wilkiem w zachodniej Polsce, gdzie gatunek ten jest łatwy do wykrycia z powodu uproszczonej struktury lasu (dominacja monokultur sosny) i dostępu myśliwych do najbardziej odległych ostoi dzięki gęstej sieci dróg leśnych, miało ujemny wpływ na przeżywalność wilków, porównywalny z efektem celowej eksterminacji.

**Słowa kluczowe:** restytucja gatunku, dynamika populacji, rozród, śmiertelność, skład pokarmu, preferencje siedliskowe

**Abstract. Wolf (*Canis lupus*) ecology in areas recolonized in western Poland in XXI century.** Since the mid-twentieth century wolves were absent or rare in Western Poland (hereinafter WPL). Several years after they became strictly protected in the whole country (1998), wolves originating from the source population in eastern Poland started to re-settle the vast forests of WPL. This paper is a review of studies conducted in 2001-2017 on spontaneous recovery of wolves in WPL (136 000 km<sup>2</sup>). In 2002-2012, the population increased from several to approximately 140 wolves living in 30 family groups, with an

annual rate of increase of 38%, which decreased to 20% in 2012. The area of permanent occurrence increased from 600 to 10,900 km<sup>2</sup>, with an average density of 1.3 wolves/100 km<sup>2</sup>. In next years the wolf density increased locally to 1.5-1.9 indiv./100 km<sup>2</sup>. The nearest neighbour distance between wolf territories decreased from 260 to 25 km. The number of wolves in groups varied from 2 to 9, and the mean group size increased from 1.8 in 2001 to 4.8 in 2012. The survival of pups from May to the end of November was 50% (the mean number of pups per litter was 5.1 and 2.5, respectively). Of 28 wolves found dead in 2005-2012, 65% were killed by vehicles, 25% were poached, and 7% died because of diseases and natural factors. Home ranges of three male wolves from two packs in the Drawa Forest (DF, 2500 km<sup>2</sup>) in WPL, estimated with GPS/GSM telemetry in 2014-2016, varied from 321.8 to 420.6 km<sup>2</sup> (MCP 100%), but core areas had a size of 30.5-84.7 km<sup>2</sup> (MCP50%). Mean near neighbour distance between homesites of all 6 packs inhabiting DF was 15.3 km, but 13.3 km between 5 packs living in the most compact part of DF. The wolf recovery in WPL was a good opportunity to validate the Habitat Suitability Model for Polish wolves (HSM) developed in 2008. In 2001-2016 wolves were recorded in 259 cells (19.8% of the study area). The pairs and packs settled in areas predicted by the HSM to have good and very good habitat, in cells characterized by high forest cover and low densities of roads. Wolf groups that reproduced were found in the best-quality habitats characterized by denser forest cover and markedly lower shares of anthropogenic structures. Dispersing individuals were mostly recorded in unsuitable and suboptimal habitats, and they avoided both the poorest and the best habitats. Thus the HSM for Polish wolves predicted with high accuracy the areas later occupied by wolf groups in the western part of the country. Wolf diet was primarily studied in WPL between 2002 and 2009. Wild ungulates made up 94.8% of the total biomass of food consumed, with the most common being roe deer *Capreolus capreolus* (42.8%), wild boar *Sus scrofa* (22.6%) and red deer *Cervus elaphus* (22.2%). Supplementary prey were: fallow deer *Dama dama* (2.7%), brown hare *Lepus europeus* (2.5%) and Eurasian beaver *Castor fiber* (1.4%). Domestic animals, exclusively dogs and cats, made up 1.0% of food biomass. Wolves hunted wild ungulate species accordingly to their relative abundance in the community. A high similarity in the ratio of wild ungulate species in wolf food biomass between study sites was observed, but in forests with higher abundance of beavers, wolves also hunted eagerly these animals (up to 5% in the Wałcz forest). Also in later studies in the Drawa forest (2010-2015) wolves frequently killed beavers, especially in spring and summer when they provisioned pups. The share of beavers in pups food achieved 20%. The number, distribution and human-caused mortality of wolves since mid-twentieth century (in different management regimes) were studied to find out the reasons of wolf scarcity in WPL to the beginning of XXI century. That time all environmental conditions were more supportive for wolves in WPL than in eastern Poland, where wolves were present. During intensive eradication (1951-1974) the species was reported only in up to 4 forests per year (mean 1.7), but most of the family groups bred only once before being killed in WPL.

At least 49 wolves were exterminated (on average 2.6 wolves per year). Under hunting management (1975-1997) wolves were recorded in 1-4 forests per year (mean 3.1). Most of them did not breed or bred only once before they were harvested in the first year after detection. During this time period at least 70 individuals were harvested (on average 3.0 wolves per year). The mean annual number of wolves killed by humans during the periods of eradication and hunting management did not differ (Mann-Whitney U-test,  $U = 205$ ,  $n_1 = 19$ ,  $n_2 = 23$ , NS). Thus trophy hunting conducted in WPL, where wolves were easy to detect due to simplified forests structure (dominance of pine monocultures) and access by hunters to the most distant refuges was enabled by a dense network of forest roads, had a detrimental impact on wolf survival comparable to the effects of systematic eradication.

**Key words:** species recovery, population dynamics, reproduction, mortality, diet, habitat preferences

## Wstęp

W ubiegłych wiekach w całej Europie zachodziły dramatyczne zmiany zasięgu występowania wilka (*Canis lupus*), spowodowane zarówno konsekwentnym zwalczaniem przez ludzi, jak i drastycznym zubożeniem bazy pokarmowej oraz niszczeniem siedlisk tego drapieżnika (Boitani 2003). Zmniejszająca się podczas wojen i politycznych zawirowań presja ze strony człowieka pozwalała wprawdzie na wzrost zasięgu i liczebności wilka, jednak w czasach pokoju, w odpowiedzi na narastającą niechęć do tego gatunku, szybko podejmowano intensywne wysiłki w celu jego eliminacji (Jędrzejewska i in. 1996). Obecnie wilki, objęte ochroną w wielu krajach zachodniej Europy, powracają na tereny znacząco przekształcone przez ludzi (Chapron i in. 2014). Pomimo, iż proces ten stworzył doskonałą okazję do badań nad wzorcami dyspersji i dynamiką nowopowstałych populacji, składem pokarmu i wpływem drapieżnictwa na rosnące populację dzikich i domowych zwierząt kopytnych, jak również nad czynnikami warunkującymi osiedlanie się wilków, wiedza na ten temat była jeszcze do niedawna bardzo uboga.

Dotychczas dynamika populacji wilka współcześnie rekolonizującego Europę poznana została jedynie w Finlandii (Wabakken i in. 2001) i w zachodniej części polskich Karpat, (Nowak i in. 2008). W znacznie szerszym zakresie poznano dietę tego gatunku w miejscach odtworzenia się jego populacji, np. w zachodnich (Nowak i in. 2005) i południowych Karpatach (Lanszki i in. 2012), Europie Środkowej (Ansorge i in. 2006; Wagner i in. 2012), a także północnej części Półwyspu Apenińskiego (Merrigi i in. 2011). Wczesniejsze badania w Ameryce Północnej pokazały, że dynamika populacji wilka kształtowana jest głównie przez dostępność potencjalnych ofiar – dzikich ssaków kopytnych (Fuller 1989, Mech i in. 1998) oraz odległość do populacji źródłowych (Wydeven i in. 1995; Hayes i Harestad 2000). Spontaniczna rekolonizacja odległych obszarów przez wilki jest możliwa dzięki ich predyspozycjom do dyspersji na duże odległości (Linnell i in. 2005, Kojola i in. 2009). Współcześnie jednak, bezpośrednie i pośrednie efekty działalności człowieka znacząco wpływają na rozmieszczenie, liczebność i strukturę socjalną populacji wilków (Larivière i in. 2000, Murray i in. 2010). Drapieżniki osiedlające się ponownie w Europie stają w obliczu zagrożenia legalnymi odstrzałami

i kłusownictwem (Liberg i in. 2011), wysokiego ryzyka śmierci w wypadkach komunikacyjnych, utratą siedlisk i brakiem ich łączności ekologicznej, a także niepokojeniem przez ludzi w ostojach (Theuerkauf i in. 2003a, 2003b, Huck i in. 2010, Colino-Rabanal i in. 2011).

Celem niniejszego artykułu jest przegląd wyników prowadzonych od dwóch dekad badań nad przebiegiem procesu naturalnej rekolonizacji przez wilki nizinnej części zachodniej Polski (136 000 km<sup>2</sup>), na obszarze pomiędzy południkiem 18°48' E na wschodzie, aż po granicę polsko-niemiecką na zachodzie. Region ten charakteryzuje się znacznie większą lesistością (32,4%) niż wynosi średnia dla całego kraju (29,5%), przy czym w trzech województwach jest ona bardzo wysoka – Lubuskie – 49,2%, Pomorskie 36,4%, a Zachodniopomorskie – 35,6% (GUS 2017a). Podobnie jest z zagęszczeniami dzikich ssaków kopytnych (jelenia *Cervus elaphus*, sarny *Capreolus capreolus* i dzika *Sus scrofa*), które są największe właśnie w zachodniej Polsce (Borowik i in. 2013). Natomiast zagęszczenie ludzi jest niższe od średniej krajowej (108 w stosunku do 123 osób/km<sup>2</sup>), podobnie jest z gęstością dróg, która na zachodzie kraju wynosi 84,4 km/100 km<sup>2</sup>, a w całej Polsce 95,8 km/100 km<sup>2</sup> (GUS 2017b). Ma to pozytywny wpływ na zwartość i łączność kompleksów leśnych. Model przydatności siedlisk dla wilków w Polsce (Jędrzejewski i in. 2008) wskazał, że 63% takich dobrych siedlisk (około 39 000 km<sup>2</sup>) znajduje się właśnie w zachodniej Polsce, podczas gdy tylko 37% (22 600 km<sup>2</sup>) leży w Polsce Wschodniej i w Karpatach.

Podczas badań wilków w zachodniej Polsce wykorzystywano różnorodne metody. Najprostsze z nich polegały na tropieniach, podczas których rejestrowano wszelkie ślady obecności drapieżników w terenie oraz wyszukiwano odchody i resztki ofiar niezbędne do oceny składu pokarmu. Wykorzystywano stymulację wokalną, przydatną szczególnie do potwierdzania obecności szczeniąt. Dzięki nagraniom sekwencji wideo wykonywanym za pomocą fotołupapek możliwa była ocena stanu zdrowotnego wilków, potwierdzenie obecności i liczebności szczeniąt, a także obserwacje zachowania drapieżników w środowisku naturalnym. Na szeroką skalę wykorzystano analizy genetyczne oparte o DNA uzyskiwane z prób nieinwazyjnych – odchodów, moczu, sierści itd. Z kolei wielkości terytoriów oceniono na podstawie namiarów zwierząt za pomocą telemetrii w systemie GPS/GSM.

## Przebieg procesu rekolonizacji zachodniej Polski przez wilki

Podczas inwentaryzacji wilka i rysia w nadleśnictwach i parkach narodowych w całej Polsce przeprowadzonej na początku XXI wieku wykazano, że w zachodniej części kraju wilki występują sporadycznie (Jędrzejewski i in. 2002). Objęcie tego gatunku ścisłą ochroną umożliwiło drapieżnikom powrót do regionów, skąd zostały prawie całkowicie wyparte wiele lat wcześniej (Mysłajek i Nowak 2015). Rekolonizacja rozpoczęła się od skokowej, długodystansowej dyspersji pojedynczych osobników lub par wilków, która pozwoliła drapieżnikom pochodzącym z populacji źródłowej w północno-wschodniej Polsce (Czarnomska i in. 2013, Hulva i in. 2018) na zakładanie grup rodzinnych w odległych miejscach Polski Zachodniej (Nowak i Mysłajek 2016). Z biegiem czasu, wzorzec dyspersji zmienił się na mieszany, łączący dyspersję skokową i stopniowe rozprzestrzenianie się na małe odległości, co spowodowało zasiedlanie obszarów sąsiadujących z istniejącymi grupami (tzw. dyspersję poprzez dyfuzję). W efekcie powstawały kolejne grupy w pobliżu już istniejących.

Dzięki temu zjawisku, w latach 2002-2012, populacja zwiększyła się z ok. 7 do 140 wilków, żyjących w co najmniej w 30 grupach rodzinnych (ryc. 1). Średnie tempo wzrostu popu-

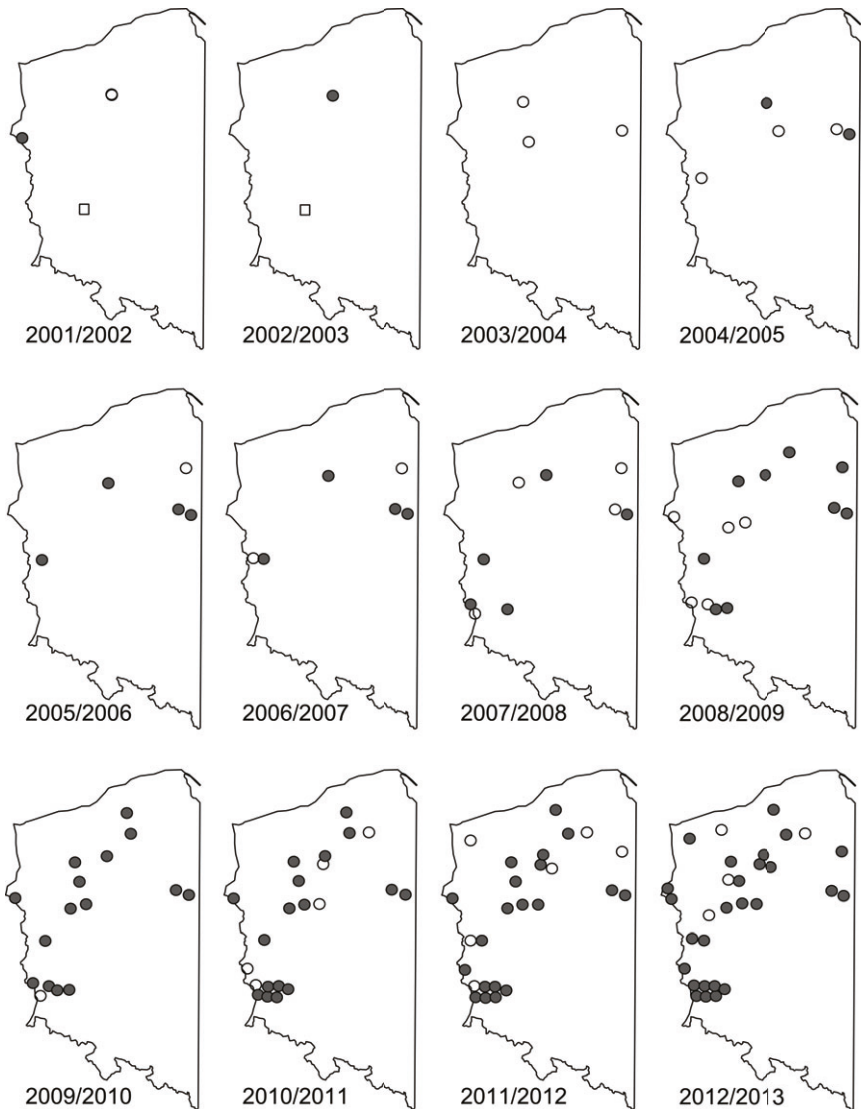
lacji wynosiło 38% rocznie i było jednym z najwyższych obserwowanych dotychczas w Europie, przy czym w ostatnim okresie, w latach 2011-2012, zmalało i utrzymywało się na poziomie ok. 20% (ryc. 2). Obszar stałego występowania wilków wzrósł w tym okresie z 600 km<sup>2</sup> do 10,900 km<sup>2</sup>, a występowania sporadycznego z 900 km<sup>2</sup> do 3 600 km<sup>2</sup>. W sumie, w 2012 r. wilki zajmowały 14 500 km<sup>2</sup> lasów zachodniej Polski, co stanowiło około 30% przydatnych dla wilków siedlisk. Średnie zagęszczenie populacji wynosiło wówczas 1,3 osobnika/100 km<sup>2</sup> (Nowak i Mysłajek 2016), jednak w późniejszych latach lokalnie wzrastało do 1,5 a nawet 1,9 osobnika/100 km<sup>2</sup> (Mysłajek i in. 2018). Liczba kompleksów leśnych zajmowanych przez drapieżniki w zachodniej Polsce wzrosła z czterech w 2002 r. do 14 w 2012 r. Największa populacja – składająca się z siedmiu osiadłych grup rodzinnych – występowała wówczas w Borach Dolnośląskich. Inne lasy, gdzie bytowało po kilka grup, to: Puszcza Notecka, Drawska i Lasy Wałeckie (po 3 grupy), Puszcza Bydgoska, Rzepińska, Bory Tucholskie i Lasy Cedyńskie (po 2 grupy). W pozostałych lasach żyły pojedyncze grupy rodzinne wilków (ryc. 1). Na początku procesu rekolonizacji średnia odległość pomiędzy terytoriami wilczych grup rodzinnych wynosiła od 163 do 260 km, natomiast w sezonie zimowym 2012/2013 zmalała do 25 km (Nowak i Mysłajek 2016).

Dla 27 wilczych grup rodzinnych oceniono w latach 2002-2012 ich trwałość: 9 grup (33%) funkcjonowało zaledwie od 1 do 2 lat, 4 grupy (15%) rejestrowano przez 4 kolejne lata, a 14 grup (52%) istniało od 5 do 12 lat, choć jak wykazały badania genetyczne, w wielu z nich dochodziło w międzyczasie do zmian par rodzicielskich (Pierużek-Nowak i in. 2018). W pierwszej fazie rekolonizacji (w latach 2001-2005), aż połowa prób osiedlenia się przez wilki w nowych obszarach kończyła się po 1-2 latach niepowodzeniem, podczas gdy w okresie 2006-2009 tylko jedna piąta osiedlających się wilków nie była w stanie przetrwać dłużej niż 2 lata (Nowak i Mysłajek 2016).

Liczba wilków w grupie rodzinnej wahała się od 2 do 9, a średnia wielkość grupy wzrosła z 1,8 w 2001 r. do 4,8 osobników w 2012 r. (ryc. 2). Wielkość grup rosła wraz z czasem ich trwania. Podczas pierwszej zimy grupy składały się głównie z pary rodzicielskiej. Te, które przetrwały do następnej zimy liczyły 3-4 wilki (rodzice z jednym lub dwoma młodymi z danego roku). Trzeciej zimy wielkość grup rosła do 4-5 osobników. Ten wzrost zapewniał grupie rodzinnej trwałość. W kolejnych latach wielkość grup osiadłych podlegała fluktuacjom od 4 do 9 osobników i średnio wynosiła 6,8 wilka (Nowak i Mysłajek 2016).

## Rozrodczość i śmiertelność

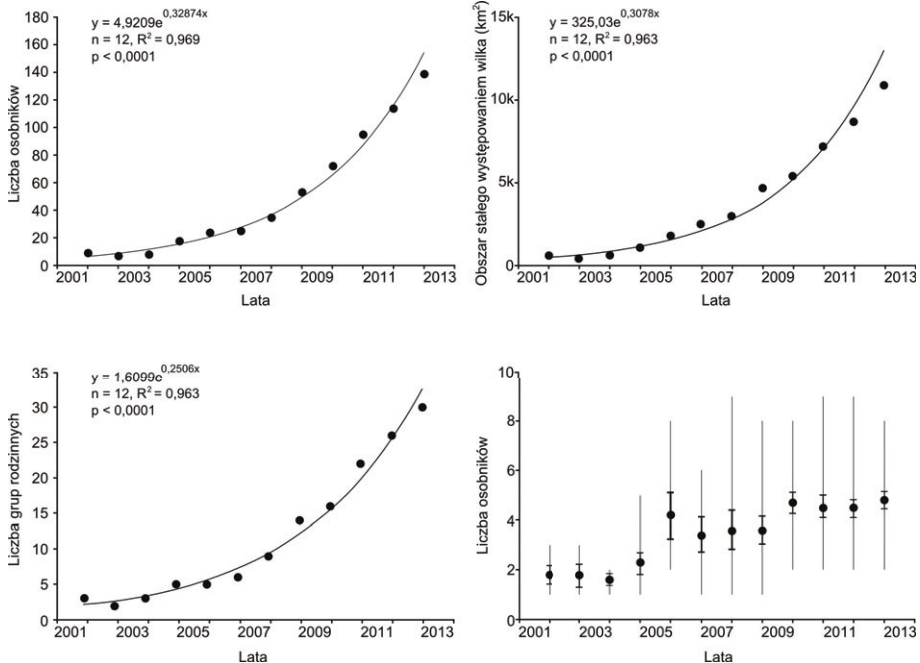
Podczas tropień po śniegu najbardziej intensywne oznaki rui u samic stwierdzano pomiędzy 14 lutego a 1 marca. W latach 2001-2012 zarejestrowano 96 przypadków rozrodu wilków. Szczenięta w większości (57 na 58 zdarzeń) rodziły się lub czasowo przebywały w wykopanych norach (fot. 1). W oparciu o obserwacje bezpośrednie szczeniąt oraz daty kopulacji par rodzicielskich oceniono, że szczenięta rodziły się na przełomie kwietnia i maja. Na potrzeby analiz przeżywalności szczeniąt założono, że 1 maja jest ich pierwszym dniem życia. Przeżywalność oceniono w oparciu o 37 obserwacji grup szczeniąt. Rejestrowaną liczbę młodych odniesiono do kolejnych dni (od 9 do 213) ich życia. Przeżywalność szczeniąt oceniono oddzielnie dla dni od 9 do 120 (maj-sierpień), gdy pozostają one w norach lub w legowiskach pod opieką dorosłych członków grupy rodzinnej, oraz dla dni od 121 do 213 (wrzesień -listopad), gdy są bardziej mobilne i mogą przyłączać się do reszty grupy rodzinnej podczas wędrówek w obrębie



**Ryc. 1.** Rozmieszczenie wilczych grup rodzinnych w zachodniej Polsce w sezonach zimowych 2001/2002-2012/2013. Koła zaciemnione oznaczają grupy z potwierdzonym rozrodem, koła puste oznaczają grupy bez potwierzonego rozrodu, kwadrat oznacza grupę stworzoną przez wilki, które uciekły z woliery (za: Nowak i Mysłajek 2016)

*Fig. 1. Distribution of wolf family groups in western Poland in winter seasons 2001/2002-2012/2013.*

*Filled circles denotes groups with confirmed reproduction, empty circles denotes groups without reproduction, square denote a group established by individuals which escaped from the enclosure (after Nowak and Mysłajek 2016)*



**Ryc. 2.** Zmiany liczebności wilków, powierzchni terenów zajmowanych przez stabilne watahy wilków, liczby grup rodzinnych, a także średnia (punkty), SE (linia pogrubiona) oraz zakres (linia cienka) liczby wilków w grupach w zachodniej Polsce, w latach 2001/2002-2012/2013 (za: Nowak i Mysłajek 2016)  
*Fig. 2. Changes in the wolf numbers, areas occupied by stable wolf packs, number of the wolf packs, and mean (points), SE (bold line) and range (thin line) of the wolf numbers in family groups in western Poland, 2001/2002-2012/2013 (after Nowak and Mysłajek 2016)*

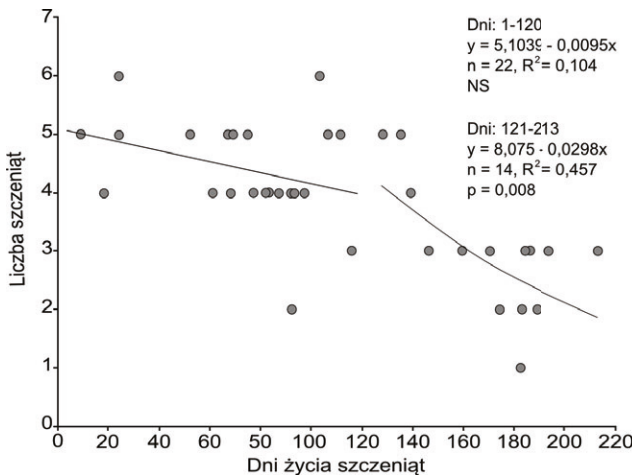


**Fot. 1.** Szczenięta wilków w Borach Dolnośląskich (Fot. R.W. Mysłajek)  
*Photo 1. Wolf pups in Lower Silesian Forest (Photo by R.W. Mysłajek)*



terytorium. Średnia wielkość miotu w momencie urodzenia wynosiła 5,1 i zmniejszała się do 4 szczeniąt do końca sierpnia (śmiertelność wynosiła średnio 7% na miesiąc). W drugim okresie śmiertelność młodych wzrosła do 14% na miesiąc, a do końca listopada średnia ich liczba na grupę wynosiła 2,5 (Nowak i Mysłajek 2016). Zatem około 50% szczeniąt przeżywało od urodzenia do wieku 7 miesięcy (ryc. 3).

Od 2005 r. (gdy znaleziony został pierwszy martwy wilk) do kwietnia 2013 r. zarejestrowano 28 martwych wilków w zachodniej Polsce: 24 wilki dorosłe (86%) i 4 młodościane (14%). Wśród 27 osobników, dla których zidentyfikowano płeć, było 14 samców (52%) i 13 samic (48%). Najczęstszą przyczyną śmierci były wypadki komunikacyjne (65%), następnie kłusownictwo (25%), 7% wilków padło wskutek chorób (np. świerzp) i innych czynników naturalnych (np. konflikty z obcymi wilkami). Wszystkie wilki – ofiary wypadków drogowych, były młode (od 6 miesięcy do 3 lat), większość z nich stanowiły samce (67%). Wilki potrącone na drogach znajdowały się średnio 11,6 km od centrum terytorium najbliższej grupy rodzinnej. Wśród 7 wykrytych skłusowanych osobników, 5 było nielegalnie zastrzelonych przez myśliwych, a 2 zginęły we wnykach zastawionych na dzikie zwierzęta kopytne. Dodatkowo jeden samiec został uwolniony z wnyka. Biorąc pod uwagę stwierdzone w badaniach wysokie średnie tempo wzrostu populacji, całkowita śmiertelność wilków powodowana przez aktywność ludzi, jak i czynniki naturalne, nie wstrzymywała procesu rekolonizacji zachodniej Polski (Nowak i Mysłajek 2016).



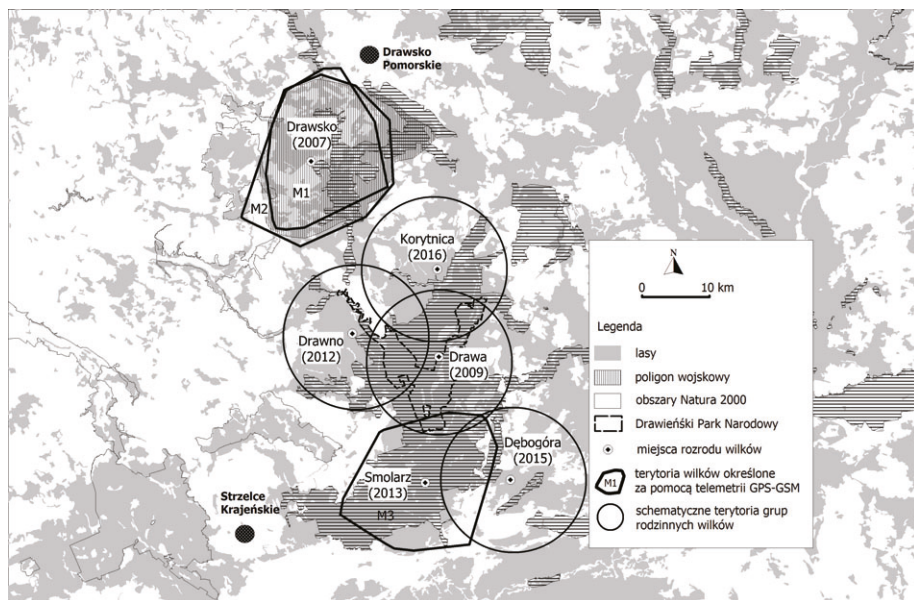
**Ryc. 3.** Liczba wilczych szczeniąt w obserwowanych miotach w odniesieniu do kolejnych dni życia szczeniąt w zachodniej Polsce, w latach 2001-2012 (za: Nowak i Mysłajek 2016)

*Fig. 3. Number of wolf pups in observed litters in relation to consecutive days of pups' life in western Poland, 2002-2012 (after Nowak and Mysłajek 2016)*

## Organizacja przestrzenna populacji wilka

Szczegółowe badania nad organizacją socjalno-przestrzenną populacji wilka przeprowadzono w latach 2014-2016 w Puszczy Drawskiej (2,500 km<sup>2</sup>) (Mysłajek i in. 2018), obszarze rekolonizowanym przez ten gatunek od 2007 r. (Nowak i Mysłajek 2016). Poza tropieniami, fotopułapkami i analizami genetycznymi wykorzystano tu także telemetrię GPS/GSM na trzech

osobnikach: jednym samcu rozmnażającym się w lasach administrowanych przez Nadleśnictwo Smolarz i na dwóch młodych samcach żyjących w grupie zamieszkującej poligon wojskowy w sąsiedztwie Drawsko Pomorskiego (ryc. 4). Liczebność wilków w Puszczy Drawskiej wzrosła z 14 osobników w sezonie 2013/2014 do 30 w sezonie 2016/2017. Przyrost populacji wahał się od 43% w pierwszych dwóch sezonach badań do 7% w ostatnich sezonach, gdy liczba grup rodzinnych wzrosła do sześciu. Średnia wielkość grupy rodzinnej wilków wahała się od 3,5 do 5,6 osobników, przy czym największa liczba wilków w grupie wynosiła 8 osobników. Areły trzech samców śledzonych telemetrycznie wynosiły od 321,8 do 420,6 km<sup>2</sup> (ocena metodą najmniejszych wielokątów wypukłych z wykorzystaniem 100% lokalizacji – *minimum convex polygon* MCP 100%) oraz od 187,5 do 277,5 km<sup>2</sup> (ocena metodą Kernel 95%), natomiast strefy centralne arealów miały wielkość odpowiednio 30,5-84,7 km<sup>2</sup> (MCP50%) oraz 35,0-88,8 km<sup>2</sup> (Kernel 50%). Średnia odległość pomiędzy miejscami wychowu szceniąt sześciu badanych grup rodzinnych wynosiła 15,3 km, natomiast w dla pięciu grup bytujących w najbardziej zwartej części Puszczy Drawskiej odległość ta wynosiła 13,3 km (Mysłajek i in. 2018).



**Ryc. 4.** Rozmieszczenie wilczych grup rodzinnych zidentyfikowanych na podstawie tropień, analiz genetycznych oraz telemetrii GPS-GSM w Puszczy Drawskiej w sezonach 2013/2014-2016/2017. W nawiasach podano rok powstania grupy – dla grup Drawsko, Drawa i Drawno wg Nowak i Mysłajek (2016) a dla grup Smolarz, Korytnica i Dębogóra wg Mysłajek i in. (2018). Dla grup Drawsko i Smolarz wielkości terytoriów uzyskano za pomocą telemetrii GPS-GSM samców wilka M1, M2 i M3, dla pozostałych grup zaznaczono schematyczne terytoria (ok. 380 km<sup>2</sup>) wokół zidentyfikowanych miejsc rozrody (za Mysłajek i in. 2018)

*Fig. 4. Distribution of the wolf family groups identified based on tracking, genetic analysis and GPS-GSM telemetry in Drawa Forest, 2013/2014-2016/2017. In brackets year of the pack establishment is depicted – for Drawsko, Drawa and Drawno after Nowak and Mysłajek (2016), and for Smolarz, Korytnica and Dębogóra packs after Mysłajek et al. (2018). For Drawsko and Smolarz territory sizes obtained by GPS-GSM telemetry on the wolf males M1, M2 and M3, for other groups schematic territories (ca. 380 km<sup>2</sup>) around identified places of the reproduction (after Mysłajek et al. 2018)*

## Uwarunkowania siedliskowe procesu rekolonizacji

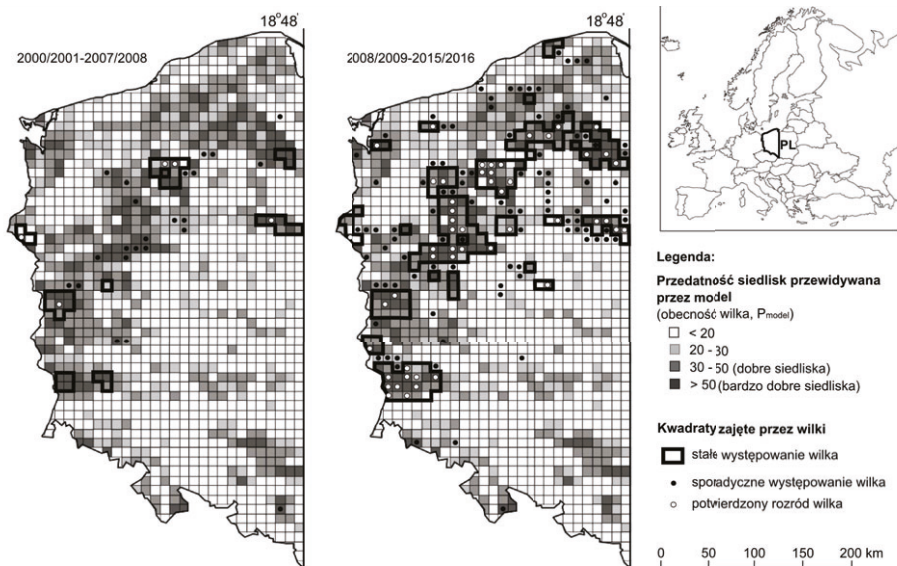
Powrót wilków do zachodniej Polski stworzył możliwość porównania przewidywań modelu przydatności siedlisk (*habitat suitability model* – HSM) zbudowanego na podstawie 15 000 danych terenowych zebranych we wschodniej Polsce w latach 2000-2006 (Jędrzejewski i in. 2008), z rozmieszczeniem tego gatunku w zachodniej części kraju po kilkunastu latach rekolonizacji (Nowak i in. 2017). Modele przydatności siedlisk są narzędziem często wykorzystywanym w ochronie przyrody i zarządzaniu środowiskiem, zwłaszcza do przewidywania rozwoju populacji gatunków rzadkich lub zagrożonych wyginięciem. Jednak prace weryfikujące takie modele w oparciu o faktyczne rozmieszczenie gatunków w wyniku rekolonizacji są bardzo rzadkie.

Dane o obecności wilków (8057 różnych śladów aktywności tych drapieżników o ustalonych współrzędnych geograficznych) zostały zebrane w zachodniej Polsce (na zachód od południka 18°48' E) w latach 2001-2016. Do analiz wykorzystano tę samą siatkę kwadratów 10×10 km (łącznie 1311 kwadratów) i ten sam zestaw zmiennych środowiskowych, jakie zostały użyte w walidowanym modelu (Jędrzejewski i in. 2008). Wyróżniono następujące trzy kategorie obecności wilków w kwadratach: (1) obecność stała z rozrodem, (2) obecność stała bez rozrodu oraz (3) obecność sporadyczna (stwierdzenia osobników podczas dyspersji) (ryc. 5). Kwadraty, w których wykazano wilki, zostały porównane ze wszystkimi kwadratami w zachodniej Polsce pod kątem prawdopodobieństwa występowania gatunku oszacowanym przez model HSM, a także ważnymi dla wilków czynnikami środowiska. Analiza czasowa została wykonana dla dwóch trwających 8 lat okresów: początkowej oraz późniejszej rekolonizacji (Nowak i in. 2017).

W zachodniej Polsce (do 2016 r.) wilki zostały stwierdzone w 259 kwadratach (20% terenu badań), wśród nich na stałe bytowały w 154 kwadratach (12%), a sporadycznie pojawiały się w pozostałych 105 kwadratach (8%). Jeśli porównywać z ogólną dostępnością siedlisk, drapieżniki osiedlały się w obszarach, które model HSM określił jako dobre i bardzo dobre siedliska wilków (73% kwadratów z prawdopodobieństwem osiedlenia się >40%). Były to kwadraty charakteryzujące się wysoką lesistością i niskim zagęszczeniem dróg publicznych (ryc. 6). Wybiórczość wilków w stosunku do konkretnych obszarów wzrastała wraz ze zwiększającą się przydatnością siedliska. Sporadyczne występowanie drapieżników, szczególnie młodych osobników podczas dyspersji, było rejestrowane najczęściej w siedliskach niekorzystnych lub suboptymalnych (71% kwadratów z prawdopodobieństwem osiedlenia się < 40%): wilki te wyraźnie unikały zarówno najgorszych, jak i najlepszych siedlisk, które były już zajęte przez terytorialne grupy rodzinne.

Średnia wartość przydatności siedlisk przewidziana przez model HSM była znacząco wyższa (z prawdopodobieństwem osiedlenia się = 47,7%) dla kwadratów zasiedlonych przez grupy rodzinne, niż dla tych ze sporadycznym występowaniem (29,1%) w zachodniej Polsce. Zmienne środowiskowe, które znacząco odróżniały te dwie grupy kwadratów to: lesistość i całkowita biomasa dzikich zwierząt kopytnych (obie wartości były wyższe w kwadratach ze stałym występowaniem wilka), a także tereny rolne, osiedla ludzkie oraz zagęszczenie dróg publicznych (które zawsze miały niższy udział w kwadratach ze stałym występowaniem) (ryc. 6).

Rozmnażające się grupy stwierdzono w 52 kwadratach. Stanowiły one 4% wszystkich kwadratów w terenie badań i 34% kwadratów ze stałym występowaniem. Charakteryzowały się znacząco wyższymi wartościami przydatności siedlisk przewidzianymi przez HSM, miały największą lesistość i najmniejszy udział struktur antropogenicznych (pól, obszarów zabudowanych i dróg). Wśród tych 52 kwadratów 15 było zlokalizowanych na aktywnych lub nieczynnych poligonach, a cztery w parkach narodowych. Pośród 10 kwadratów z rozrodem, w których

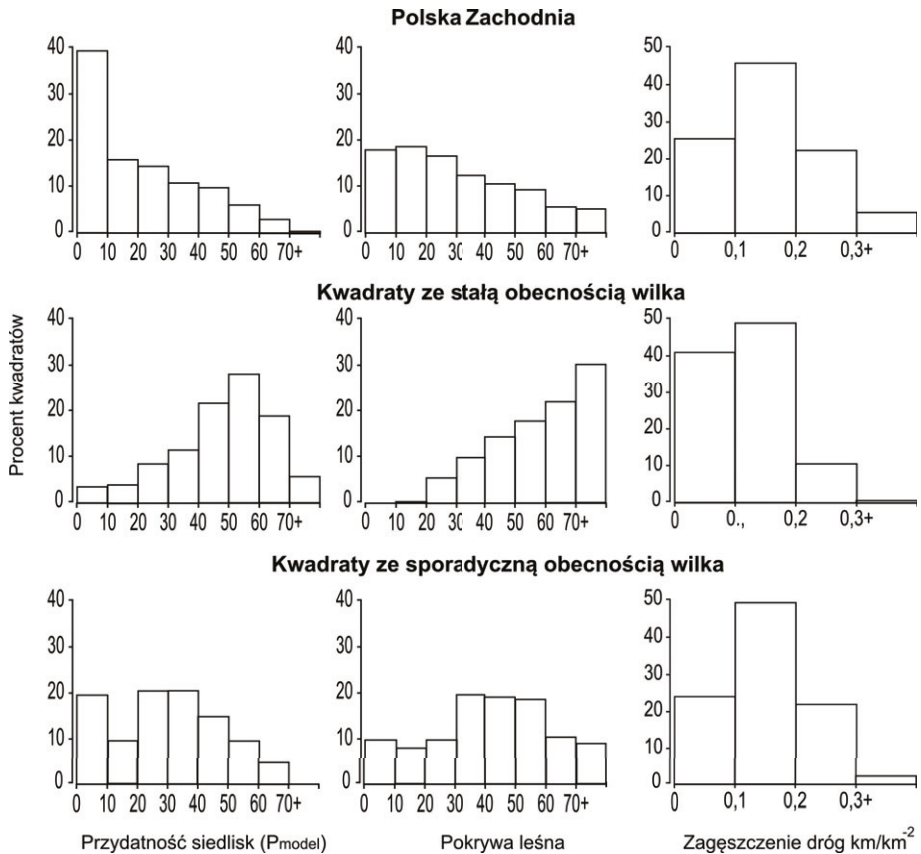


**Ryc. 5.** Zachodnia Polska podzielona na kwadraty  $10 \times 10$  km z przypisaną przydatnością siedlisk dla wilka (wg Jędrzejewski i in. 2008). Pogrubioną linią zaznaczono obszary na stałe zasiedlone przez wilka przez co najmniej jeden rok w okresach 2000/2001-2007/2008 oraz 2008/2009-2015/2016. Puste koła oznaczają kwadraty, w których potwierdzono rozród wilka. Czarne koła oznaczają kwadraty ze sporadyczną obecnością wilka (za: Nowak i in. 2017)

*Fig. 5. Western Poland divided into  $10 \times 10$  km squares characterized by habitat suitability for wolves (after Jędrzejewski et al. 2008). The bold line denotes areas permanently inhabited by wolves for at least one year in 2000/2001-2007/2007 and 2008/2009-2015/2016. Empty circles show squares where wolf reproduction was confirmed. Black circles denotes squares with sporadic wolf occurrence (after Nowak et al. 2017)*

lesistość była niższa niż 50%, ponad połowa leżała w obrębie poligonów, gdzie aktywność ludzi jest niewielka i od kilkunastu lat zachodzi spontaniczna sukcesja gatunków drzewiastych. Obszary te nie są zaklasyfikowane w systemie CORINE jako tereny leśne, chociaż pokrywa je młody las sosnowy z domieszką brzozy i innych drzew lekkonasiennych.

We wczesnej fazie rekolonizacji (od zimy 2000/2001 do 2007/2008), kwadraty wybrane przez wilki do osiedlenia się oraz te, w których rejestrowano osobniki podczas dyspersji, nie różniły się pod względem parametrów siedliskowych. Natomiast kwadraty, które zostały zasiedlone na stałe przez wilki w późniejszej fazie rekolonizacji (2008/2009 - 2015/2016), miały podobną (lub nieznacznie niższą) jakość siedlisk, za to kwadraty ze sporadyczną obecnością wilków wykazywały się znacząco gorszą jakością siedlisk w porównaniu zarówno do kwadratów ze stałą obecnością w tym samym okresie, jak i kwadratów wykorzystywanych sporadycznie w okresie wcześniejszym. Stąd wniosek, iż wraz z większym wysyceniem przez wilcze grupy rodzinne lasów zachodniej Polski, młode osobniki musiały wędrować przez tereny suboptymalne, a nawet niesprzyjające (Nowak i in. 2017).



**Ryc. 6.** Frekwencja (%) wszystkich kwadratów  $10 \times 10$  km w zachodniej Polsce ( $n = 1311$  kwadratów, górny rząd), kwadratów ze stałą obecnością wilków ( $n = 154$ , rząd środkowy) oraz kwadratów ze sporadyczną obecnością wilków ( $n = 105$ , dolny rząd) w odniesieniu do prawdopodobieństwa obecności wilków zgodnie z przewidywaniem modelu przydatności siedlisk (lewa kolumna) oraz dwóch najważniejszych czynników środowiskowych: lesistości (środkowa kolumna) i zagęszczenia dróg (prawa kolumna) w kwadratach (za: Nowak i in. 2017)

*Fig. 6. Frequency (%) of all  $10 \times 10$  km squares in western Poland ( $n = 1311$  cells, upper row), squares with permanent wolf occurrence ( $n = 154$ , middle row) and squares with sporadic wolf occurrence ( $n = 105$ , lower row) in relation to probability of the wolf occurrence according to the habitat suitability model (left column) and two most important environmental factors: forest cover (middle column) and road density (right column) (after Nowak et al. 2017)*

## Skład pokarmu wilków w zachodniej Polsce

Skład pokarmu wilków w zachodniej Polsce zbadano w pierwszej fazie rekolonizacji, w latach 2002-2009, w oparciu o analizę niemal pół tysiąca odchodów zebranych głównie w czterech dużych kompleksach leśnych: Puszczy Bydgoskiej, Lasach Wałęckich, Puszczy Rzepińskiej i Borach Dolnośląskich (Nowak i in. 2011). Badania te wykazały, że dzięki

ssaki kopytne stanowiły 94,8% biomasy zjadanego przez wilki pokarmu, wśród nich najistotniejsza była sarna (42,8% biomasy), następnie dzik (22,6%) oraz jeleni (22,2%). Uzupełniającymi ofiarami były: daniel *Dama dama* (2,7%), zając *Lepus europeus* (2,5%) i bóbr *Castor fiber* (1,4%). Zwierzęta domowe – wyłącznie psy *C. familiaris* oraz koty *Felis catus* – stanowiły zaledwie 1,0% biomasy zjadanego pokarmu. Nisze pokarmowe wilków ocenione metodą Levins'a (1968) we wszystkich obszarach badań były wąskie, co wskazało na mocną specjalizację drapieżników w jednej grupie ofiar – dzikich ssakach kopytnych. Stwierdzono też duże podobieństwo w udziale poszczególnych gatunków dzikich ssaków kopytnych w diecie wilków pomiędzy terenami badań. Obliczono wybiórczość pokarmową (Jacobs 1974) i porównano ją z danymi z innych części Polski (Nowak i in. 2005; Jędrzejewski i in. 2012) i z Niemiec (Ansorge i in. 2006). W odróżnieniu od wilków w północno-wschodniej Polsce i w Karpatach, które spośród dostępnych ofiar pozytywnie selekcjonowały jelenia i unikały dzika, u wilków w zachodniej Polsce, podobnie jak w Niemczech, nie stwierdzono takich preferencji. Polowały one na dzikie gatunki zwierząt kopytnych odpowiednio do ich dostępności w poszczególnych kompleksach leśnych (Nowak i in. 2011). Co ciekawe w lasach, gdzie liczne były bobry (np. w Lasach Wałeckich), wilki chętnie polowały na ten gatunek, a jego udział w pokarmie drapieżników wynosił tam 5,1% biomasy. Podobne wyniki uzyskano w późniejszych badaniach w Puszczy Drawskiej (2010-2015). Tamtejsze wilki również chętnie polowały na bobry, szczególnie wiosną i latem, gdy dostarczały pokarm szczeniętom. Udział bobrów w diecie szczeniąt osiągnął tam 20% (Mysłajek i in. 2019).

## Występowanie wilka w zachodniej Polsce przed objęciem gatunku ochroną

Ogromny sukces rekolonizacyjny wilków w zachodniej Polsce w kilkanaście lat po objęciu ich ochroną gatunkową, nasunęło pytanie o przyczyny kilkudziesięcioletniej sporadycznej i ograniczonej obszarowo obecności drapieżników w tej części kraju, chociaż jak wykazał model przydatności siedlisk (Jędrzejewski i in. 2008), jest tam blisko dwa razy więcej przydatnych dla wilków terenów, niż łącznie we wschodniej Polsce i Karpatach.

Przebadano zatem liczebność, rozmieszczenie i powodowaną przez ludzi śmiertelność wilków w zachodniej Polsce w okresach, gdy ich populacja zarządzana była w kraju na dwa różne sposoby (tępienie i pozyskanie łowieckie). Wyniki porównano z pozostałą częścią kraju w tych okresach, a także odniesiono do obecnego stanu, gdy populacja pozostaje pod ochroną. Przeanalizowano też historyczne dane dotyczące zagęszczeń dzikich zwierząt kopytnych, lesistości, struktury lasu, urbanizacji oraz zagęszczeń i aktywności ludzi. Analizy te wykazały, że w zachodniej Polsce w latach powojennych, aż do końca lat 90. XX wieku, lesistość i zagęszczenia dzikich zwierząt kopytnych były wyższe, a zagęszczenia ludzi i dróg były porównywalne lub niższe niż w tych częściach kraju, gdzie wówczas bytowały wilki. Nie istniały też żadne antropogeniczne bariery pomiędzy lasami, gdzie żyła populacja źródłowa we wschodniej Polsce a zachodem (Mysłajek i Nowak 2015, Nowak i Mysłajek 2017).

Podczas intensywnego tępienia (tzw. akacji wilczej), które prowadzone było w całym kraju, w latach 1951-1974 zabito łącznie 3316 wilków (średnio 184 osobników/rok), natomiast w zachodniej Polsce około 49 wilków (średnio 2,6 osobników/rok). W okresie tym obecność drapieżników (najczęściej osobników samotnych lub par bez rozrodu) była stwierdzana na zachodzie maksymalnie w czterech (średnio w 1,7) kompleksach leśnych w poszczególnych

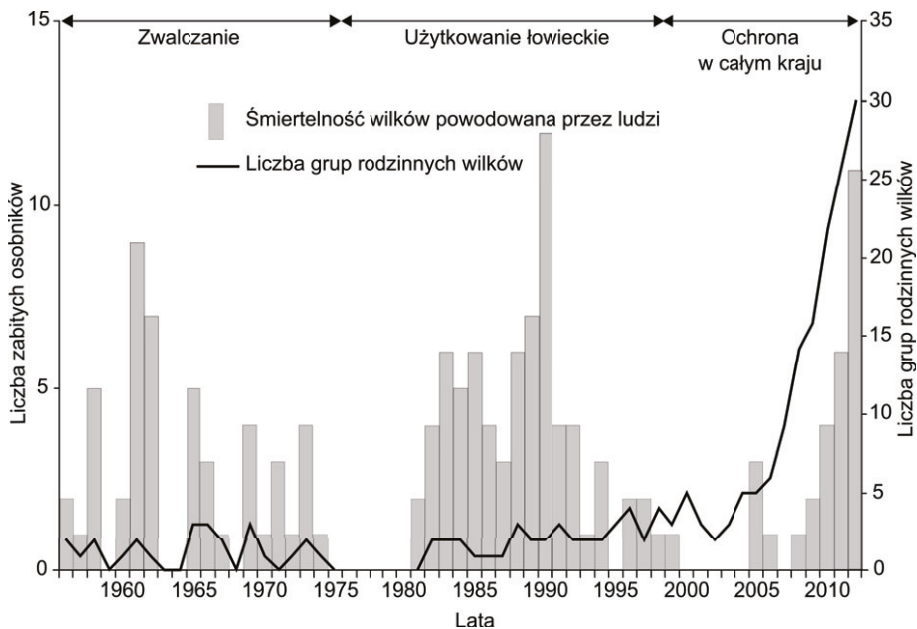
latach akcji wilczej, były jednak lata, gdy wilków nie było w żadnym tamtejszym lesie. Od 1956 do 1974 r. liczba grup na zachodzie kraju wahała się od 0 do 3 na rok (ryc. 7). W całym tym okresie zarejestrowano tam wilcze grupy zaledwie 14 razy, co daje średnią 0,7 grupy na rok, natomiast rozród zarejestrowano zaledwie sześć razy (średnio 0,3 miotu na rok). Pary wilków którym udawało się osiedlić, były w stanie wyprowadzić tylko jeden miot przed likwidacją. Najwięcej wilków zabito w 1961 r. (9 osobników) i 1962 r. (7 osobników) (ryc. 7). W większości były to wilki z dwóch grup: jednej w Borach Tucholskich i drugiej w Lasach Wałęckich. W Lasach Wałęckich, gdzie obecność wilków ponownie stwierdzano przez cztery kolejne lata w okresie 1965-1968, rozród udokumentowano tylko dwa razy, z kilkuletnią przerwą pomiędzy miotami (Nowak i Mysłajek 2017).

Od 1975 r., gdy wilk został gatunkiem łownym, aż do 1980 r., w zachodniej Polsce zarejestrowano jedynie kilka osobników w trakcie dyspersji. Pierwsze dwa wilki zabito tam w 1981 r., a do 1997 r. odstrzelono około 70 osobników (średnio trzy na rok), podczas gdy w całym kraju zabito 2200 wilków (średnio 94 na rok). W zachodniej Polsce drapieźniki były stwierdzane zaledwie w jednym do czterech kompleksach leśnych na rok (średnio w 3,1). Średnio stwierdzano tam obecność mniej niż dwóch rodzinnych i mniej niż jeden rozród rocznie. Podobnie jak podczas akcji wilczej, większość par nie zdążyła przystąpić do rozrodu lub rozmnożyła się tylko raz, zanim zostały odstrzelone, co następowało zazwyczaj w pierwszym roku po ich wykryciu przez myśliwych. Najdłużej w tym okresie istniały i rozmnażały się dwie grupy rodzinne: jedna w Puszczy Noteckiej w latach 1984-1990 a druga w Lasach Sarbskich w latach 1987-1992. Tam też w 1990 roku zastrzelono najwięcej, bo 12 wilków, w tym obie pary rodzicielskie z tych grup (ryc. 7).

Analizy statystyczne wykazały, że średnia roczna liczba wilków zabitych w zachodniej Polsce podczas akcji tępienia nie różniła się od średniej liczby wilków zabitych tam w okresie użytkowania łowieckiego (Mann-Whitney U-test,  $U=205$ ,  $n_1=19$ ,  $n_2=23$ , NS). Wśród drapieźników zabitych w obu okresach było dwukrotnie więcej samców niż samic, co wskazuje na regularne próby kolonizacji zachodniej Polski przez ten gatunek, głównie przez samce, które częściej podejmują dłuższe skokowe dyspersje. Jednak duża wykrywalność i śmiertelność powodowana przez myśliwych w obu okresach, które umożliwiały uproszczoną strukturę lasu (monokultury sosnowe) i gęsta sieć dróg leśnych w zachodniej Polsce, skutecznie blokowały odtworzenie się populacji (Nowak i Mysłajek 2017). Sytuacja zmieniła się radykalnie, gdy wilki zostały objęte ochroną (Nowak i Mysłajek 2016).

## Podsumowanie

Badania prowadzone w zachodniej Polsce potwierdziły, że wilki są w stanie w ciągu dwóch dekad w sposób naturalny odtworzyć rozmnażającą się populację na obszarach, gdzie zostały wcześniej wytępione przez ludzi (Nowak i Mysłajek 2017). Proces ten był możliwy dzięki objęciu wilka ścisłą ochroną w całym kraju, przede wszystkim w jego ostojach położonych w północno-wschodniej Polsce (Mysłajek i Nowak 2015), skąd pochodziły osobniki, które zrekolonizowały lasy położone na zachód od Wisły (Czarnomska i in. 2013, Hulva i in. 2018). Osiedlaniu się wilków w zachodniej części kraju sprzyjała duża powierzchnia przydatnych dla tego gatunku siedlisk (Jędrzejewski i in. 2004, 2005, 2008), stosunkowo dobra łączność z lasami wschodu kraju (Huck i in. 2010, 2011) oraz ochrona obszarowa siedlisk wilka m.in. w postaci obszarów Natura 2000 (Diserens i in. 2017). Ponieważ zagęszczenia wilków są regu-



**Ryc. 7.** Liczba wilczych grup rodzinnych oraz zabitych wilków w zachodniej Polsce w okresach różnych form zarządzania populacją, w latach 1956-2012 (za: Nowak i Mysłajek 2017)

*Fig. 7.* Number of the wolf family groups and wolves killed in western Poland in periods under different forms of the population management, 1956-2012 (after Nowak and Mysłajek 2017)

lowane biomasa ich potencjalnych ofiar (Mech i Barber-Meyer 2015), dynamiczny rozwój populacji wilka w lasach zachodniej Polski był z całą pewnością stymulowany także przez wysokie zagęszczenia dzikich ssaków kopytnych (Borowik i in. 2013), stanowiących podstawę diety wilka w tej części kraju (Nowak i in. 2011, Jędrzejewski i in. 2012). Dzięki objęciu wilków ochroną w Polsce, drapieżniki te stopniowo powracają także do innych państw zachodniej Europy, nasz kraj stał się bowiem źródłem osobników podejmujących dyspersję do Niemiec, Czech, Danii, Belgii i Holandii (Czarnomska i in. 2013, Reinhardt i in. 2013, Andersen i in. 2015; Hulva i in. 2018, Reinhardt i in. 2019). Naturalne odbudowanie się populacji wilka w zachodniej Polsce jest kolejnym, obok m.in. restytucji populacji żubra (*Bison bonasus*) (Kraśnińska i Kraśniński 2004) i odtworzenia populacji bobra (*Castor fiber*) (Czech 2000), przykładem skutecznych działań na rzecz ochrony ssaków w Polsce.

## Podziękowania

Fundacja Euronatur (Niemcy), International Fund for Animal Welfare (USA), Wolves and Humans Foundation (Wielka Brytania), fundusz statutowy Stowarzyszenie dla Natury „Wilki”, Narodowe Centrum Nauki w ramach stażu po uzyskaniu stopnia naukowego doktora (program Fuga 3) na podstawie decyzji numer DEC-2014/12/S/NZ8/00624.



## Literatura

- Andersen L.W., Harms V., Caniglia R., Czarnomska S.D., Fabbri E., Jędrzejewska B., Kluth G., Madsen A.B., Nowak S., Pertoldi C., Randi E., Reinhardt I., Stronen A.V. 2015. Long-distance dispersal of a wolf, *Canis lupus*, in northwestern Europe. *Mammal Research* 60: 163-168.
- Ansorge H., Kluth G., Hahne S. 2006. Feeding ecology of wolves *Canis lupus* returning to Germany. *Acta Theriologica* 51: 99-106.
- Boitani L. 2003. Wolf conservation and recovery. W: Mech L.D., Boitani L. (red.). *Wolves. Behavior, ecology, and conservation* University of Chicago Press, Chicago: 317-340.
- Borowik T., Cornulier T., Jędrzejewska B. 2013. Environmental factors shaping ungulate abundances in Poland. *Acta Theriologica* 58: 403-413.
- Chapron G., Kaczensky P., Linnell J.D.C., von Arx M., Huber D., Andrén H., López-Bao J.V., Adamec M., Álvares F., Anders O., Balčiauskas L., Balys V., Bedó P., Bego F., Blanco J.C., Breitenmoser U., Brøseth H., Bufka L., Bunikyte R., Ciucci P., Dutosov A., Engleder T., Fuxjäger C., Groff C., Holmala K., Hoxha B., Iliopoulos Y., Ionescu O., Jeremić J., Jerina K., Kluth G., Knauer F., Kojala I., Kos I., Krofel M., Kubala J., Kunovac S., Kusak J., Kutal M., Liberg O., Majić A., Männil P., Manz R., Marboutin E., Marucco F., Melovski D., Mersini K., Mertzanis Y., Mysłajek R.W., Nowak S., Odden J., Ozolins J., Palomero G., Paunović M., Persson J., Potočník H., Quenette P.-Y., Rauer G., Reinhardt I., Rigg R., Ryser A., Salvatori V., Skrbinšek T., Stojanov A., Swenson J.E., Szemethy L., Trajçe A., Tsingarska-Sedefcheva E., Váňa M., Veeroja R., Wabakken P., Wölfl M., Wölfl S., Zimmermann F., Zlatanova D., Boitani L. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346: 1517-1519.
- Colino-Rabanal V.J., Lizana M., Peris S.J. 2011. Factors influencing wolf *Canis lupus* roadkills in Northwest Spain. *European Journal of Wildlife Research* 57: 399-409.
- Czarnomska S.D., Jędrzejewska B., Borowik T., Niedziałkowska M., Stronen A.V., Nowak S., Mysłajek R.W., Okarma H., Konopiński M., Pilot M., Śmietana W., Caniglia R., Fabbri E., Randi E., Pertoldi C., Jędrzejewski W. 2013. Concordant mitochondrial and microsatellite DNA structuring between Polish lowland and Carpathian Mountain wolves. *Conservation Genetics* 14: 573-588.
- Czech A. 2000. Bóbr. Wydawnictwo Lubuskiego Klubu Przyrodników, Świebodzin.
- 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.
- Fuller T.K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105: 1-41.
- Hayes R.D., Harestad A.S. 2000. Demography of a recovering wolf population in the Yukon. *Canadian Journal of Zoology* 78: 36-48.
- Huck M., Jędrzejewski W., Borowik T., Miłosz-Cielma M., Schmidt K., Jędrzejewska B., Nowak S., Mysłajek R.W. 2010. Habitat suitability, corridors and dispersal barriers for large carnivores in Poland. *Acta Theriologica* 55: 177-192.
- Huck M., Jędrzejewski W., Borowik T., Jędrzejewska B., Nowak S., Mysłajek R.W. 2011. Analyses of least cost paths for determining effects of habitat types on landscape permeability: wolves in Poland. *Acta Theriologica* 56: 91-101.
- Hulva P., Černá Bolfiková B., Woznicová V., Jindřichová M., Benešová M., Mysłajek R.W., Nowak S., Szewczyk M., Niedźwiecka N., Figura M., Hájková A., Sándor A.D., Zyka V., Romportl D., Kutal M., Findo S., Antal V. 2018. Wolves at the crossroad: fission-fusion range biogeography in the Western Carpathians and Central Europe. *Diversity and Distributions* 24: 179-192.
- Jacobs J. 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's selectivity index. *Oecologia* 14: 413-417.
- Jędrzejewska B., Jędrzejewski W., Bunevich A.N., Miłkowski L., Okarma H. 1996. Population dynamics of wolves *Canis lupus* in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) in relation to hunting by humans, 1847-1993. *Mammal Review* 26: 103-126.
- Jędrzejewski W., Nowak S., Schmidt K., Jędrzejewska B. 2002. Wilk i ryś w Polsce – wyniki inwentaryzacji

- w 2001 roku. *Kosmos* 51: 491-499.
- Jędrzejewski W., Niedziałkowska M., Nowak S., Jędrzejewska B. 2004. Habitat variables associated with wolf (*Canis lupus*) distribution and abundance in northern Poland. *Diversity and Distributions* 10: 225-233.
- Jędrzejewski W., Niedziałkowska M., Mysłajek R. W., Nowak S., Jędrzejewska B. 2005. Habitat selection by wolves *Canis lupus* in the uplands and mountains of southern Poland. *Acta Theriologica* 50: 417-428.
- Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Zawadzka B., Borowik T., Nowak S., Mysłajek R.W. 2008. Habitat suitability model for Polish wolves *Canis lupus* based on long-term national census. *Animal Conservation* 11: 377-390.
- Jędrzejewski W., Niedziałkowska M., Hayward M. W., Goszczyński J., Jędrzejewska B., Borowik T., Bartoń K.A., Nowak S., Harmuszkiewicz J., Juszczyk 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.
- Kojola I., Kaartinen S., Hakala A., Heikkinen S., Voipio H.-M. 2009. Dispersal behaviour and the connectivity between wolf populations in Northern Europe. *Journal of Wildlife Management* 73: 309-313.
- Krasińska M., Krasiński Z.A. 2004. Żubr. Monografia przyrodnicza. Hajstra, Warszawa-Białowieża.
- Lanszki J., Márkus M., Újváry D., Szabó A., Szemethy L. 2012. Diet of wolves *Canis lupus* returning to Hungary. *Acta Theriologica* 7: 189-193.
- Larivière S., Jolicœur H., Crête M. 2000. Status and conservation of the gray wolf (*Canis lupus*) in wildlife reserves of Québec. *Biological Conservation* 94: 143-151.
- Liberg O., Chapron G., Wabakken P., Pedersen H.S., Hobbs N.T., Sand H. 2011. Shoot, shovel and shut up: cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 910-915.
- Linnell J.D.C., Brøseth H., Solberg E.J., Brainerd S.M. 2005. The origins of the southern Scandinavian wolf *Canis lupus* population: potential for natural immigration in relation to dispersal distances, geography and Baltic ice. *Wildlife Biology* 11: 383-391.
- Mech L.D., Barber-Meyer S. 2015. Yellowstone wolf (*Canis lupus*) density predicted by elk (*Cervus elaphus*) biomass. *Canadian Journal of Zoology* 93: 499-502.
- Mech L.D., Adams L.G., Meier T.J., Burch J.W., Dale B.W. 1998. The wolves of Denali. University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Murray D.L., Smith D.W., Bangs E.E., Mack C., Oakleaf J.K., Fontaine J., Boyd D., Jimenez M., Niemeyer C., Meier T.J., Stahler D., Holyan J., Asher V.J. 2010. Death from anthropogenic causes is partially compensatory in recovering wolf populations. *Biological Conservation* 143: 2514-2524.
- Mysłajek R.W., Nowak S., 2015. Not an easy road to success: the history of exploitation and restoration of the wolf population in Poland after World War Two. W: Masius M., Sprenger J. (red.). *Fairytaile in question: Historical interactions between humans and wolves* White Horse Press, Cambridge: 247-258.
- Mysłajek R.W., Tracz M., Tracz M., Tomczak P., Szewczyk M., Niedźwiecka N., Nowak S. 2018. Spatial organization in wolves *Canis lupus* recolonizing north-west Poland: large territories at low population density. *Mammalian Biology* 92: 37-44.
- Mysłajek R.W., Tomczak P., Tołkacz K., Tracz M., Tracz M., Nowak S. 2019. The best snacks for kids: the importance of beavers *Castor fiber* in the diet of wolf *Canis lupus* pups in Central Europe. *Ecology, Ethology and Evolution* (w druku).
- Nowak S., Mysłajek R.W. 2016. Wolf recovery and population dynamics in Western Poland, 2001-2012. *Mammal Research* 61: 83-98.
- Nowak S., Mysłajek R.W. 2017. Response of the wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) population to various management regimes at the edge of its distribution range in Western Poland, 1951-2012. *Applied Ecology and Environmental Research* 15 (3): 187-203.
- 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.

- Nowak S., Mysłajek R.W., Jędrzejewska B. 2008. Density and demography of wolf *Canis lupus* population in the western-most part of the Polish Carpathian Mountains, 1996-2003. *Folia Zoologica* 57: 392-402.
- 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.
- Nowak S., Mysłajek R.W., Szewczyk M., Tomczak P., Borowik T., Jędrzejewska B. 2017. Sedentary but not dispersing wolves *Canis lupus* recolonizing western Poland (2001-2016) conform to the predictions of a habitat suitability model. *Diversity and Distributions* 23: 1353-1364.
- Reinhardt I., Kluth G., Nowak S., Mysłajek R.W. 2015. Standards for the monitoring of the Central European wolf population in Germany and Poland. BfN-Skripten 398. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- Reinhardt I., Kluth G., Nowak C., Szentiks C., Krone O., Ansorge H., Mueller T. 2019. Military training areas facilitate the recolonization of wolves in Germany. *Conservation Letters*: e12635.
- Theuerkauf J., Jędrzejewski W., Schmidt K., Gula R. 2003a. Spatiotemporal segregation of wolves from humans in the Białowieża Forest (Poland). *Journal of Wildlife Management* 67: 706-716.
- Theuerkauf J., Rouys S., Jędrzejewski W. 2003b. Selection of den, rendezvous, and resting sites by wolves in the Białowieża Forest, Poland. *Canadian Journal of Zoology* 81: 163-167.
- Wabakken P., Sand H., Liberg O., Björvall A. 2001. The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978-1998. *Canadian Journal of Zoology* 79: 710-725.
- Wydeven A.P., Schultz R.N., Thiel R.P. 1995. Grey wolf (*Canis lupus*) population monitoring in Wisconsin 1979-1991. W: Carbyn L.N., Fritts S.H., Seip D.R. (red.). *Ecology and conservation of wolves in a changing world* Canadian Circumpolar Institute, University of Alberta, Edmonton: 147-156.

**Sabina Nowak<sup>1\*</sup>, Robert Mysłajek<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Stowarzyszenie dla Natury „Wilk”

<sup>2</sup>Uniwersytet Warszawski, Wydział Biologii, Instytut Genetyki i Biotechnologii, Grupa Genetyki Konserwatorskiej

\*sabina.pieruzeknowak@gmail.com