

Bartosz Pirga, Tomasz Polakiewicz
Bieszczadzki Park Narodowy
Ustrzyki Górne 19
38–713 Lutowiska
wrzosowe.wzgorze@gmail.com

Received: 4.04.2023
Reviewed: 15.11.2023

ZMIANY LICZEBNOŚCI I PREFERENCJE SIEDLISKOWE ZWIERZĄT KOPYTNYCH – JELENI *CERVUS ELAPHUS*, SAREN *CAPREOLUS CAPREOLUS*, DZIKÓW *SUS SCROFA* I ŻUBRÓW *BISON BONASUS* – W BIESZCZADACH WYSO- KICH W LATACH 2009–2022

Changes in numbers and habitat preferences of ungu- lates – red deer *Cervus elaphus*, roe deer *Capreolus capreo- lus*, wild boar *Sus scrofa* and European bison *Bison bona- sus* – in high parts of the Bieszczady Mountains in 2009–2022

Abstract: The Bieszczady National Park is an area of constant occurrence and reproduction of red deer, roe deer, wild boar and European bison. Ungulates find here favourable living conditions within refuges, located in preferred habitats. For red deer, roe deer and European bison, these are the lower parts of the mountains with mixed forests with admixture of alders in areas with higher forest coverage and evergreen blackberry as important part of the diet. The distribution of wild boars is "insular", in areas with periodically high availability of food (beech nuts) and among mixed stands with a higher amount of conifers, constituting natural cover for the animals. The studied species show cyclical seasonal migrations from higher mountain locations to the valleys. The observed changes in animal density in 2009–2022 are a derivative of natural factors (food abundance and availability, winter conditions – snow cover and frost, predation and epizootic) and anthropogenic (hunting in the immediate vicinity of the National Park). The fluctuations in the number of ungulates pellet groups and the corresponding numbers of monitored species are in the following ranges: red deer: 524–2092 pellet groups (143–559 individuals); roe deer: 195–325 (59–101 ind.); wild boar: 43–218 (55–293 ind.); European bison: 9–81 ind. The bison, which are a part of the wild larger herd „Tworylne” living in the BNP buffer zone gathered seasonally in a reproductive refuge located in the National Park. The observed number of animals staying there in the years 2009–2022 was an average of 17 individuals, and the recorded reproduction data confirmed the increase of minimum 48 calves in this area.

Key words: Red deer *Cervus elaphus*, Roe deer *Capreolus capreolus*, Wild boar *Sus scrofa*, European bison *Bison bonasus*, number and density of ungulates, habitat selection of ungulates, Bieszczady Mountains, Bieszczady National Park, Bieszczady National Park buffer zone.

Wstęp

Bieszczadzki Park Narodowy wraz z otuliną (obszar o wielkości 850 km²; N49°11,327' E22°27,811') to obszar stałego występowania zwierząt kopytnych: jeleni, saren, dzików oraz żubrów. Wykorzystanie przestrzeni przez populacje dużych roślinożerców jest nierównomierne i zmienne w czasie. W przypadku obszarów górskich charakteryzuje się sezonowymi migracjami w obrębie areałów osobniczych pomiędzy obszarami położonymi najwyżej oraz dolinami (Bobek i in. 1992; Boegel i Lotz 2001). Cykl ten ma związek głównie ze zmiennością warunków pogodowych, dostępem do pokarmu oraz rozrodem. Na dobór siedlisk przez zwierzęta kopytne wpływają także cechy osobnicze, takie jak wiek czy (Bögel i in. 1998). Odpowiednia liczebność kopytnych jest jednym z warunków zachowania populacji zwierząt drapieżnych, dla których stanowią one podstawową bazę pokarmową. Wiarygodne dane monitoringowe, dotyczące liczebności zwierząt kopytnych (jeleni, saren i dzików) w Bieszczadach, są bardzo skąpe. Ostatnie publikacje naukowe pochodzą z 2000 roku. Informacje z obszaru BdPN i otuliny z lat późniejszych dostępne są głównie w formie raportów technicznych na stronie internetowej BdPN (www.bdpn.pl; Pirga 2009; 2010a,b; 2011a,b; 2012; 2013a,b,c; 2017a,b), publikacji (Okarma i Pirga 2016; Pirga i Wasiak 2014) oraz materiałów multimedialnych (Pirga 2011c; 2013d; 2016a,b; 2017c,d; 2018; 2021a,b). Niniejsza analiza jest podsumowaniem danych zawartych w wymienionych raportach oraz nowych informacji z lat 2018–2023, stanowi więc usystematyzowaną aktualizację wiedzy o stanie populacji zwierząt kopytnych na opisywanym obszarze w dłuższym okresie czasu.

Metodyka badań rozmieszczenia i preferencji siedliskowych

Zmiany zagęszczenia i rozmieszczenia populacji jeleni, saren, dzików i żubrów określono metodą zliczania skupisk odchodów na transektach (Neff 1968; Ryel 1971; Collins i Urness 1979; Bailey i Putman 1981; Henry 1981; Freddy i Bowden 1983). Metoda pozwoliła również na określenie stopnia użytkowania różnych siedlisk (Riney 1957; Cairns i Telfer 1980; Henry 1981; Tilton i Willard 1982). Prace realizowano w siedmiu powtórzeniach, co drugi rok, od 2009 do 2022 roku, z dwuletnią przerwą w latach 2018 i 2019. Prace terenowe prowadzono od początku kwietnia do końca czerwca (83% wszystkich transektów wykonano do końca maja). Wykrywalność odchodów w tych miesiącach była zmienna, będąc pochodną szybkości wegetacji roślin i zmiennej szybkości rozkładu gnilnego odchodów. Kontrole poszczególnych obszarów rozpoczynano zawsze od partii dolinowych, gdzie wegetacja postępowała najszybciej, ograniczając możliwość detekcji skupisk odchodów w późniejszym okresie. Równolegle prowadzono prace na stokach południowych, gdzie szybciej ustępowała pokrywa śnieżna. Obszar badań podzielono siatką kwadratów opartą o kartogram

ATPOL¹. Na obszarze Bieszczadzkiego Parku Narodowego założona rozdzielczość siatki wyniosła 1x1 km, a w każdym kwadracie losowo prowadzono transekt, będący linią prostą o długości 0,5 km i szerokości 2 m (powierzchnia transektu 0,001 km²), na którym notowane były skupiska odchodów zwierząt kopytnych.

Podczas prac w 2009 roku zinwentaryzowano cały obszar BdPN i otuliny (872 km²); w 2011 roku – BdPN (325 km²); w 2013 roku – BdPN oraz przyległy fragment nadleśnictwa Cisna (383 km²); w 2015 roku – BdPN (325 km²); w 2017 roku – BdPN oraz część nadleśnictw Stuposiany i Cisna (466 km²); w sezonach 2020 i 2022 – BdPN (325 km²). W niniejszej publikacji przeanalizowano dane pochodzące wyłącznie z terenu Bieszczadzkiego PN (Ryc. 1a – g).

Podstawowym analizowanym w pracy parametrem było zagęszczenie skupisk odchodów czterech gatunków kopytnych z okresu późnej jesieni, zimy i wiosny. Dodatkowo w ramach niniejszej pracy obliczono wskaźnik zagęszczenia osobników badanych gatunków według metody Neffa (1968):

$N = P / (D * t)$, gdzie:

N – zagęszczenie zwierząt / km²

P – liczba skupisk odchodów / km²

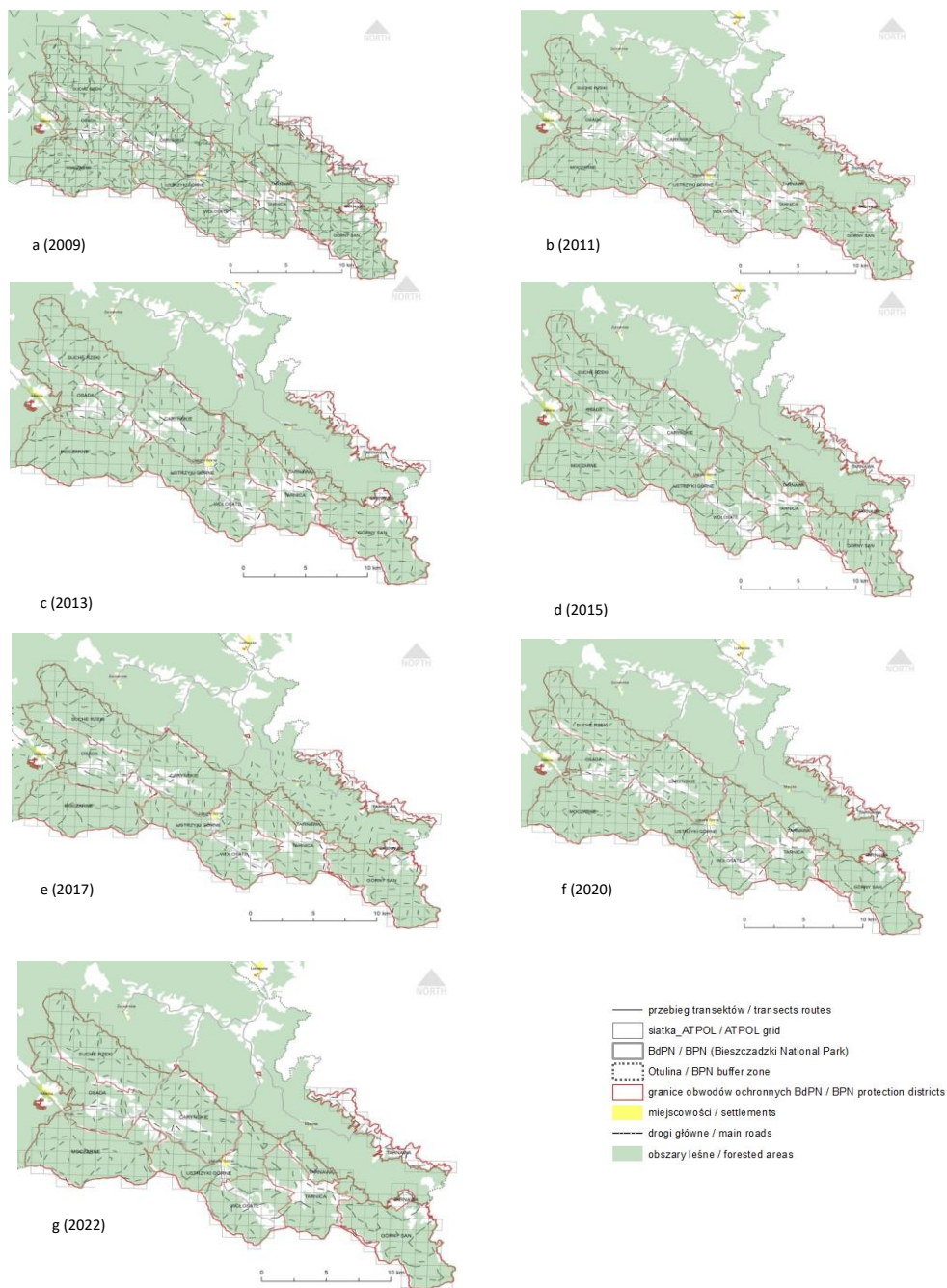
D – średnia częstotliwość defekacji

t – zmienna charakteryzująca liczbę dni po opadzie liści

Ponieważ dotychczas nie ustalono w pełni wiarygodnego współczynnika defekacji dzików, saren, jeleni i żubrów w warunkach bieszczadzkich, uzyskane wartości wskaźnika N nie mogą być traktowane jako bezwzględne zagęszczenie kopytnych, ale jedynie jako parametr, który w przyszłości będzie punktem odniesienia przy planowanych działaniach monitoringowych z zastosowaniem innych metod (Random Encounter Model; Palencia i in. 2021; Rowcliffe i in. 2008; Wearn i in. 2017). Średnia częstotliwość defekacji jest zmienną zależną m.in. od bazy pokarmowej oraz szerokości geograficznej. Zakres danych literaturowych dla jelenia to: 12,5–33,0 (Neff 1968; Fuller 2003), dla sarny 14,0–23,0 (Neff 1968; Dobiąś 1996; Fuller 2003; Mitchell 2009), dla dzika 4,5 (Cristescu 2007), dla żubra 20,0 (Herrig 1969).

W opracowaniu wyników inwentaryzacji przyjęto następujące wartości średnie częstotliwości defekacji: jelen – 22 (w zakresie min. – max. 19–25) sarna – 19 (w zakresie 14–23); dzik – 4,5–5; żubr – 20. Jako datę dla ustalenia liczby dni po opadzie liści przyjęto 15 listopada. Wartości „ t ” określano dla każdego przeprowadzonego transektu pomiędzy dniem jego wykonania, a określonym terminem opadu liści.

¹ <https://pl.wikipedia.org/wiki/AtPol>



Ryc. 1. Przebieg transektów w siatce ATPOL podczas inwentaryzacji w latach 2009–2022.
Fig. 1. The transects routes in the ATPOL grid during the ungulates census in 2009–2022.

Podczas rejestrowanego GPS-em przejścia transektu, w celu analizy preferencji siedliskowych określano następujące parametry:

- 1) w odległości 1 metra po obu stronach osi transektu liczono skupiska odchodów zwierząt kopytnych (jeleni, saren, dzików oraz żubrów);
- 2) ekspozycję głównego stoku, na którym prowadzony był transekt (9 kategorii: S, SE, SW, E, W, N, NE, NW, zmienne nachylenie);
- 3) typ lasu / siedliska (1 – liściasty bukowy; 2 – liściasty o mieszanym składzie gatunkowym; 3 – liściasty z domieszką olchy; 4 – iglasty; 5 – iglasty z domieszką olchy; 6 – mieszany; 7 – mieszany z domieszką olchy; 8 – łąki i połoniny; 9 – obszary mieszane łąkowo-leśne; 10 – obszary łąkowo-leśne z domieszką olchy; 11 – olszyny);
- 4) pokrycie lasem (4 kategorie: 0 (0–10%); 1 (10–40%); 2 (40–70%); 3 (70–100%);
- 5) pokrycie dna lasu jeżyną (w analogicznych jak dla pokrycia lasem kategoriach);
- 6) profil wysokościowy transektu.

Aby wskazać wieloletnie ostoje zwierząt kopytnych sumowano obserwowaną liczbę skupisk odchodów w poszczególnych kwadratach siatki ATPOL (Ryc. 2). W celu analizy trendów liczebności w poszczególnych obwodach ochronnych Parku poszczególne kwadraty przyporządkowano do 9 obwodów ochronnych (Ryc. 3).

Poszczególne transekty klasyfikowano w GIS pod względem ich przebiegu w poszczególnych typach roślinności (Theuerkauf i in. 2008). W warunkach bieszczadzkich jako obszary z łatwą detekcją skupisk odchodów określono:

- 1) buczyny czosnkowe i paprociowe;
- 2) rzadkie buczyny z jeżyną;
- 3) buczyny trawiasto-turzycowe;
- 4) łąki kośne

Terenami gdzie detekcja odchodów była trudniejsza były:

- 5) porolne olszyny i świerczyny z dużą ilością jeżyny;
- 6) łągi z olszą;
- 7) ekosystemy nieleśne nieużytkowane (połoniny, polany śródleśne, zarośla).

W zależności od okresu badawczego oraz typu siedliska, w którym przebiegał transekt stosowano korekty średniej wykrywalności liczby skupisk odchodów poszczególnych gatunków zwierząt kopytnych (Tab. 1, za: Theuerkauf i in. 2008).

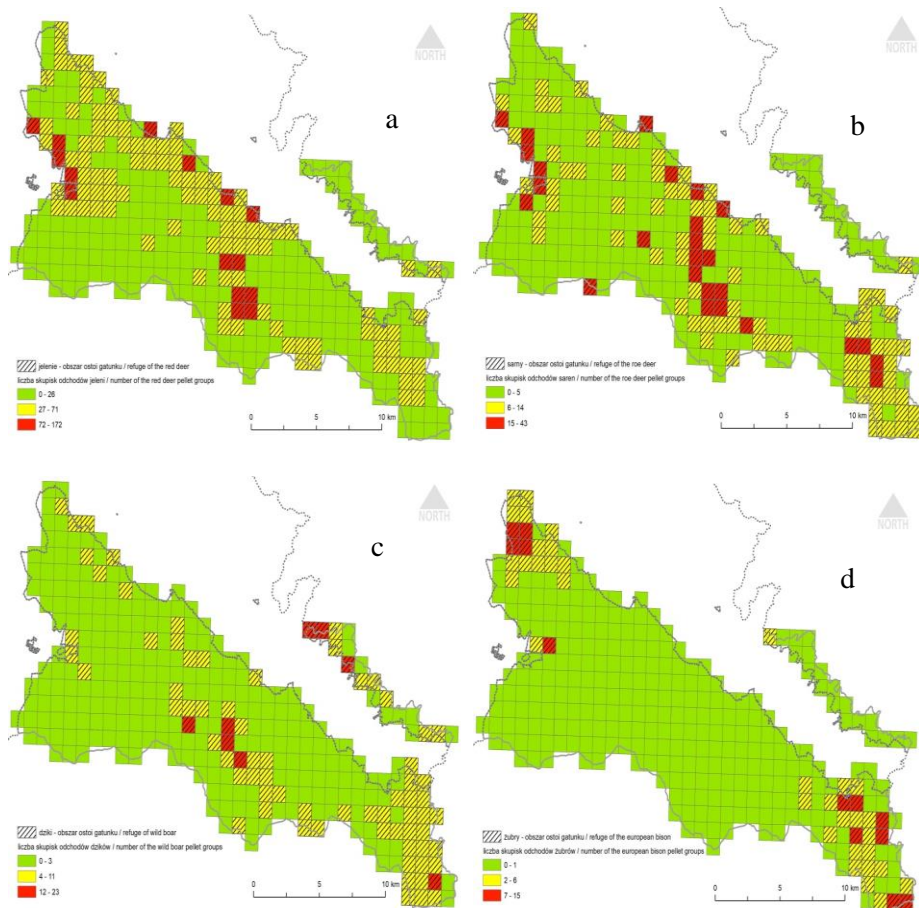
Rozmieszczenia populacji względem wysokości, pokrycia lasem i jeżyną analizowano korelacją rang Spearmana (r_S) z założonym poziomem istotności na poziomie $\alpha=0,05$. Do oceny statystycznej zależności pozostałych analizowanych zmiennych zastosowano korelację liniową Pearsona (r_P). Preferencje siedliskowe (W_p) mierzono autorskim współczynnikiem (za: Kucharzyk 2023, dane niepublikowane), będącym modyfikacją wskaźnika selektywności Ivleva (1961). Zastosowany współczynnik to iloraz procentowego udziału liczby odchodów

odnalezionych w danym siedlisku (O) w odniesieniu do procentowego udziału powierzchni danego siedliska na badanych transektach (S): $W_p = O / S$. Wskaźnik ten pozwala ocenić relatywne różnice zagęszczenia odchodów w areale bytowania, w przypadku środowisk nierównomiernie reprezentowanych pod względem powierzchni. W siedliskach gdzie zwierzęta zatrzymują się relatywnie dłużej (preferowanych) liczba defekacji powinna być większa, niż w środowiskach mniej intensywnie użytkowanych stąd też $O > S$. Dla wartości W_p bliskich zeru habitat należy uznać za unikany. Wskaźnik W_p zbliżony jedności (0,5–1,5) świadczy, że częstotliwość użytkowania siedliska mierzona liczbą defekacji, jest zgodna z jego powierzchniowym udziałem (siedliska „neutralne”). Najwyższe wartości współczynnika W_p (wielokrotność wartości „1”) wskazują siedliska preferowane, w których kopytne przebywają i defekują znacznie częściej niż na pozostałym areale bytowania. Analizy graficzne i prezentację danych w kartogramach wykonano w programie ArcMap.

Tabela 1. Wartości średnie poprawek wykrywalności skupisk odchodów zwierząt kopytnych w zależności od typu siedliska oraz okresu badawczego.

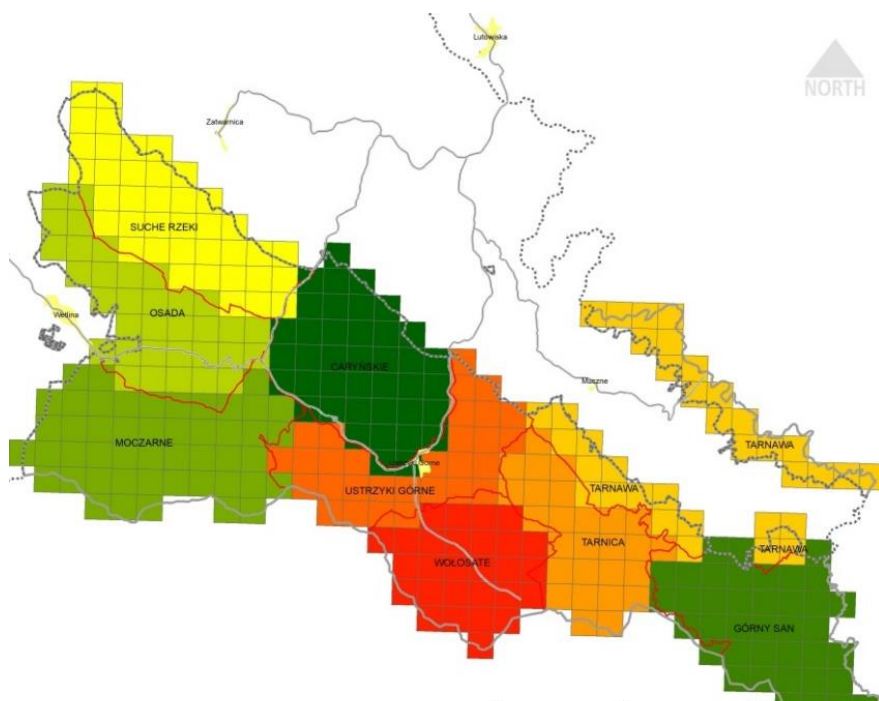
Table 1. Average values of corrections in the detection of pellet groups of ungulates depending on the habitat and the period.

OKRES BADAWCZY RESEARCH PERIOD	TYP SIEDLISKA HABITAT TYPE	ŚREDNIA WYKRYWALNOŚĆ ODCHODÓW MEAN DETECTABILITY			
		JELEŃ RED DEER	SARNA ROE DEER	DZIK WILD BOAR	ŻUBR EUROPEAN BISON
01.IV–15.V	1–4 (łatwa detekcja / easy detection)	1	0,47	0,9	1
	5–8 (trudna detekcja/ hard detection)	1	0,37	0,9	1
16.V–30.VI	1–4 (łatwa detekcja/ easy detection)	0,43	0,24	0,6	1
	5–8 (trudna detekcja/ hard detection)	0,25	0,08	0,7	1



Ryc. 2. Wieloletnie ostoje zwierząt kopytnych (a – jelenie, b – sarny, c – dziki, d – żubry) na obszarze BdPN w latach 2009–2022.

Fig. 2. Long-term refuges of ungulates (a – red deer, b – roe deer, c – wild boar, d – European bison) in the BNP area in 2009–2022.



Ryc. 3. Podział siatki ATPOL na obwody ochronne BdPN. Umieszczenie obwodów ochronnych BdPN w siatce ATPOL.

Fig. 3. Location of the BNP protection districts within ATPOL grid.

Wyniki

W latach 2009–2022 prace terenowe prowadzono w transektach przebiegających losowo wewnątrz 325 kwadratów siatki ATPOL pokrywającej całość obszaru BdPN. Analizowano w GIS długość odcinków kontrolnych na terenach charakteryzujących się łatwą i trudniejszą detekcją odchodów zwierząt. Zdecydowana większość (średnio 74%) z nich przebiegała przez siedliska z łatwą detekcją (Tab. 2).

Na transektach zliczano całkowitą liczbę skupisk odchodów. Biorąc pod uwagę okresy badawcze oraz typy siedlisk wpływających na stopień detekcji, określono obserwowane oraz skorygowane wartości liczby skupisk odchodów na badanym obszarze (Tab. 3).

Uzyskane dane o obserwowanej liczbie skupisk odchodów pozwoliły na oszacowanie wskaźników zagęszczeń badanych gatunków według metody Neffa w zależności od wartości współczynnika defekacji (Tab. 4).

Czynniki warunkujące rozmieszczenie zwierząt kopytnych analizowano

poprzez porównanie obszarów o różnym zagęszczeniu skupisk odchodów badanych gatunków. Obszar Parku podzielono na trzy kategorie zagęszczenia skupień odchodów według algorytmu naturalnego podziału Jenksa implementowanego w ArcMap:

1. obszary z mniejszym zagęszczeniem odchodów;
2. obszary o wysokich zagęszczeniach skupień odchodów (ostoje);
3. obszary o najwyższych zagęszczeniach skupień odchodów – strefy koncentracji (*hot spots*).

Trzypostopniowa kategoryzacja obszaru pozwoliła na wyróżnienie obszarów najczęściej wykorzystywanych przez zwierzęta, obejmujących dwie ostatnie kategorie, nazywanych dalej wieloletnimi ostojami. Wieloletnie ostoje skupiały średnio 78% skupień odchodów badanych gatunków (Tab. 5; Ryc. 2; kwadraty ze szrafem ukośnym). Wielkości tych obszarów wahały się pomiędzy 46 km² dla żubrów do 114 km² u jeleni. Wyznaczone w obrębie ostoi obszary *hot spots* (Ryc. 2; kwadraty czerwone, kategoria 3) stanowiły średnio 17% głównych ostoi i koncentrowały znaczącą część (23%–52%) skupisk odchodów.

Tabela 2. Procentowy udział długości transektów przebiegających przez siedliska o zmiennym stopniu detekcji skupisk odchodów zwierząt.

Table 2. Percentage of transect length in habitat with variable degree of pellets groups detection.

TYP SIEDLISKA / HABITAT TYPE	LATA / YEARS						
	2009	2011	2013	2015	2017	2020	2022
siedliska 1-4 (łatwa detekcja) / habitats 1-4 (easy detection)							
1) buczyny czosnkowe i paprociowe / beechwoods with ramsons and ferns							
2) rzadkie buczyny z jeżyną / sparse beechwood with blackberry	77	76	69	76	67	72	78
3) buczyny trawiasto-turzycowe / beechwoods with grasses and sedges							
4) łąki kośne / mowing meadows							
siedliska 5-7 (trudna detekcja) / habitats 5-7 (hard detection)							
5) porolne olszyny i świerczyny z dużą ilością jeżyny / post-agricultural alder and coniferous forest with high amount of blackberry	23	24	31	24	33	28	22
6) łągi z olszą / alder carrs							
7) ekosystemy nieleśne nieużytkowane (połoniny, polany śródleśne, zarośla) / unused non-forest ecosystems							

Tabela 3. Liczba skupisk odchodów zwierząt kopytnych na obszarze BdPN w latach 2009–2022 obserwowane / oraz uwzględniające poprawki wykrywalności.

Table 3. The number of pellet groups of ungulates on BNP area in 2009–2022 observed / after corrections of detection.

LATA / YEARS	JELEŃ RED DEER	SARNA ROE DEER	DZIK WILD BOAR	ŻUBR EUROPEAN BI- SON
2009	2092 / 2835	325 / 1012	106 / 134	70 / 70
2011	1115 / 1874	280 / 908	184 / 222	81 / 81
2013	807 / 1312	195 / 718	97 / 118	15 / 15
2015	1449 / 2253	219 / 701	64 / 79	29 / 29
2017	1436 / 2206	277 / 952	218 / 278	17 / 17
2020	897 / 1179	202 / 552	43 / 48	24 / 24
2022	524 / 637	231 / 560	49 / 55	9 / 9
SUMA / TOTAL	8320 / 12296	1729 / 5403	761 / 934	245 / 245

Tabela 4. Wskaźnik średniego zagęszczenia (N) i liczebność zwierząt kopytnych na badanym obszarze (325km²) w latach 2009–2022.

Table 4. Average density index (N) and number of ungulates in the study area (325 km²) in 2009–2022.

Rok Year	Wskaźnik średniego zagęszczenia zwierząt (n) w zależności od współczynnika defekacji (zakres min-max) <i>Index density (n) depending on defecation rate (range min-max)</i> [os. ind / km ²]				Orientacyjna liczba zwierząt obliczona na podstawie indeksów zagęszczenia (n) <i>Approximate number of animals calculated on the basis of density index (n)</i> [os. /ind / 325km ²]			
	Jeleń <i>Red deer</i>	Sarna <i>Roe deer</i>	Dzik <i>Wild boar</i>	Żubr <i>European bison</i>	Jeleń <i>Red deer</i>	Sarna <i>Roe deer</i>	Dzik <i>Wild boar</i>	Żubr <i>European bison</i>
2009	1,72 (1,52-1,99)	0,31 (0,26-0,42)	0,38 (0,42)	0,06	559 (494-647)	101 (85-137)	124-137	20
2011	1,00 (0,88-1,16)	0,29 (0,24-0,40)	0,74 (0,82)	0,07	325 (286-377)	94 (78-130)	241-267	23
2013	0,63 (0,55-0,73)	0,18 (0,15-0,24)	0,33 (0,37)	0,01	205 (179-237)	59 (49-78)	107-120	3
2015	1,16 (1,02-1,34)	0,21 (0,17-0,28)	0,23 (0,25)	0,02	377 (332-436)	68 (55-91)	75-81	7
2017	1,22 (1,08-1,42)	0,28 (0,23-0,38)	0,81 (0,90)	0,02	397 (351-462)	91 (75-124)	263-293	7

2020	0,75 (0,66-0,87)	0,20 (0,17-0,27)	0,17 (0,19)	0,02	244 (215-283)	65 (55-88)	55-62	7
2022	0,44 (0,39-0,51)	0,23 (0,19-0,31)	0,20 (0,23)	0,01	143 (127-166)	75 (62-101)	65-75	3

Tabela 5. Udział procentowy liczby skupisk odchodów w obrębie ostoi gatunków oraz na obszarach otaczających.

Table 5. Percentage of the ungulates pellet groups within the refuge of species and in the surrounding areas.

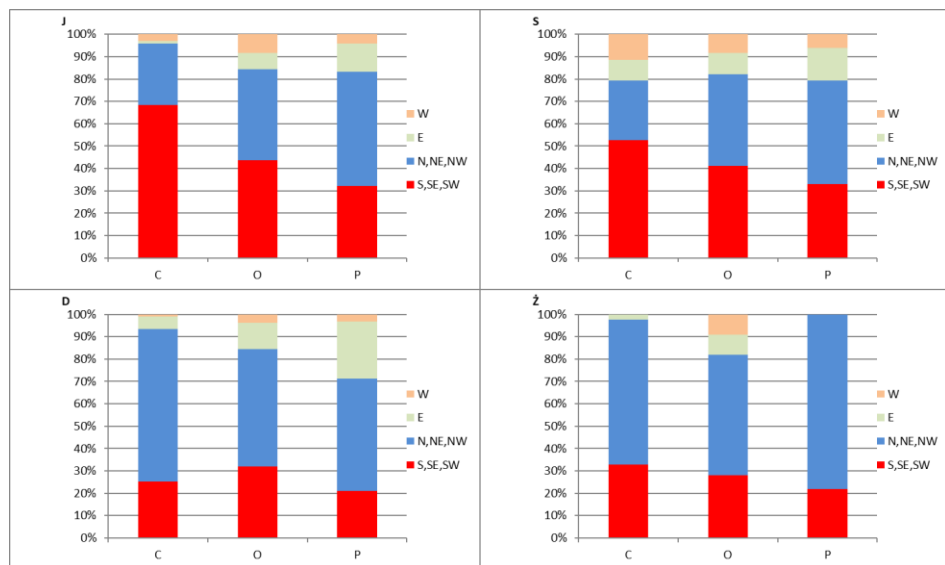
	Lata <i>Years</i>	Jeleń <i>Red deer</i>	Sarna <i>Roe deer</i>	Dzik <i>Wild boar</i>	Żubr <i>European bison</i>
OTOJA GATUNKU <i>REFUGE OF THE SPECIES</i>	2009	71	66	80	99
	2011	69	66	74	93
	2013	60	67	80	100
	2015	68	74	64	93
	2017	68	73	69	76
	2020	64	74	93	100
	2022	73	83	96	100
	Średnia <i>Mean</i>	68	72	79	94
powierzchnia / <i>Area</i> [km ²]		114	105	78	46
OBSZAR OTACZAJĄCY <i>THE AREA SURROUNDINGS THE REFUGE</i>	2009	29	34	20	1
	2011	31	34	26	7
	2013	40	33	20	0
	2015	32	26	36	7
	2017	32	27	31	24
	2020	36	26	7	0
	2022	27	17	4	0
	Średnia <i>Mean</i>	32	28	21	6
powierzchnia / <i>Area</i> [km ²]		211	220	247	279
STREFA KONCENTRACJI ZWIERZĄT W OBRĘBIE OSTOI <i>ANIMALS CONCENTRATION ZONE WITHIN THE REFUGE</i>					
OBSZAR CENTRALNY <i>"HOT SPOT" / REFUGE "HOT"</i>	2009	14	26	11	53
	2011	18	26	16	49
	2013	19	30	8	47
	2015	27	37	3	52
	2017	17	22	15	12
	2020	19	29	42	63
	2022	32	52	65	44

	Średnia Mean	21	32	23	46
Powierzchnia / Area [km²]		15	26	8	12
Procentowy udział populacji głównej ostoi / Average percentage of population living in the main refuge [%]		28	44	23	52

Tabela 6. Średnia wysokość transektów [m n.p.m.] w obrębie ostoi i obszarów otaczających.

Table 6. Average height of transects [m a.s.l.] within the refuge and surrounding areas.

Gatunek Species	Obszar centralny ostoi „hot spot” Refuge „hot spot” area	Ostoja gatunku Refuge of the species	Obszar otaczający The area surrounding the refuge
Jeleń Red deer	779	818	913
Sarna Roe deer	788	522	907
Dzik Wild boar	723	804	903
Żubr European bison	837	836	887



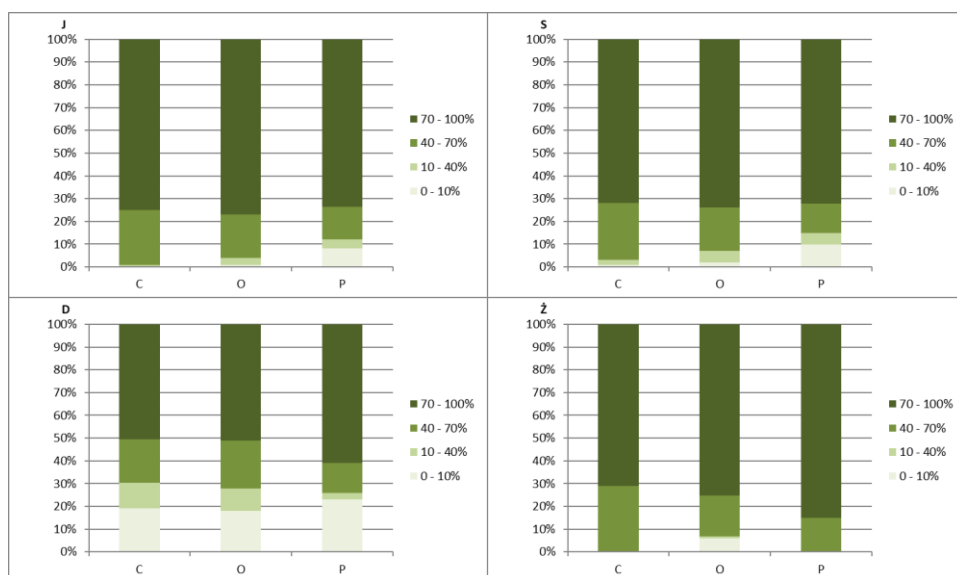
Ryc. 4. Średni udział procentowy skupisk odchodów kopytnych w zależności od ekspozycji stoku oraz obszaru występowania gatunku. Objaśnienia: J – jeleń, S – sarna, D – dzik, Ż – żubr, C – obszar centralny ostoi, O – ostoja gatunku, P – obszary z mniejszym zagęszczeniem odchodów.

Fig. 4. Average percentage of the ungulates pellet groups depending on the exposure of the slope and the area of occurrence of the species. Explanations: J – red deer, S – roe deer, D – wild boar, Ż – European bison, C – refuge “hot spot” area, O – refuge of the species, P – the area surrounding the refuge.

Rozmieszczenie przestrzenne populacji względem wysokości mierzono w odniesieniu do profili wysokościowych transektów w inwentaryzowanych kwadratach (Tab. 6).

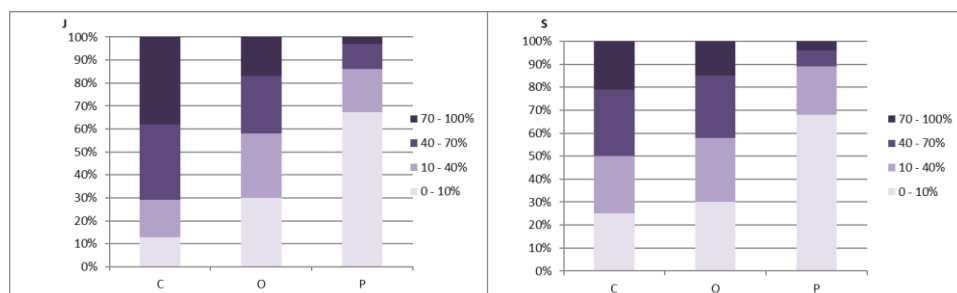
Zależność występowania skupisk odchodów od ekspozycji stoku określono analizując preferencje zwierząt względem tego czynnika w obrębie ostoi oraz na obszarach otaczających (Ryc. 4).

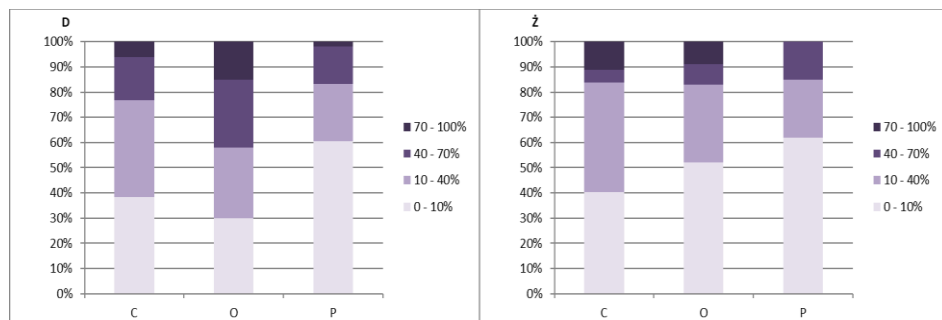
Rozmieszczenie przestrzenne i preferencje siedliskowe gatunków badano określając średni procentowy udział całkowitej liczby skupisk odchodów zależny od stopnia pokrycia lasem (Ryc. 5) i dna lasu jeżyną (Ryc. 6). Dane analizowano odrębnie dla ostoi gatunków i ich obszarów centralnych (*hot spots*) oraz obszarów otaczających. Badano również zależność od typu siedliska (Ryc. 7).



Ryc. 5. Średni udział procentowy skupisk odchodów zwierząt kopytnych w zależności od pokrycia transektu lasem. Objasnienia: patrz ryc. 4.

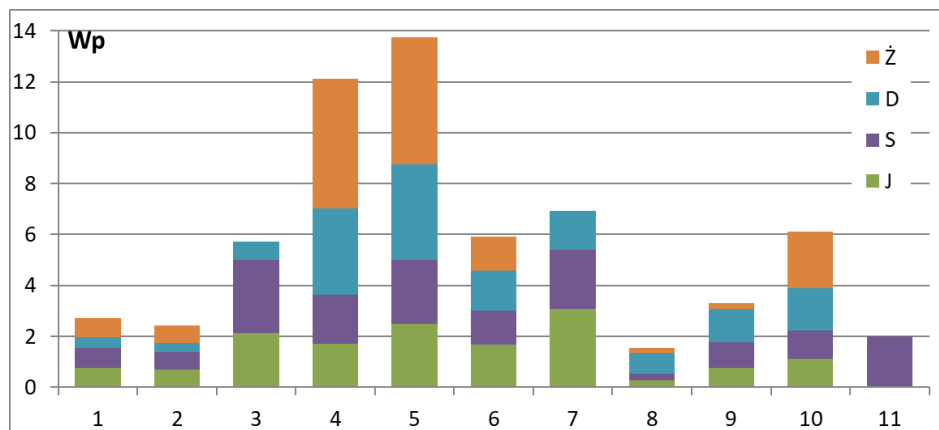
Fig. 5. Average percentage of the ungulates pellet groups depending on the forest cover along the transect. Explanations in fig. 4.





Ryc. 6. Średni udział procentowy skupisk odchodów zwierząt kopytnych w zależności od pokrycia transektu jeżyną. Objaśnienia: patrz ryc. 4.

Fig. 6. Average percentage of the ungulates pellet groups depending on the black berry cover along the transect. Explanations in fig. 4.



Ryc. 7. Skumulowane wskaźniki preferencji siedlisk ($W_p = \% \text{ liczby skupisk odchodów stwierdzonych w danym typie siedliska} / \% \text{ powierzchni siedliska w stosunku do całego obszaru}$). Objaśnienia: J – jeleń; S – sarna; D – dzik; Ż – żubr; 1 – las liściasty buczyny; 2- las liściasty o mieszanym składzie gatunkowym; 3 – las liściasty z domieszką olchy; 4 – las iglasty; 5 – las iglasty z domieszką olchy; 6 – las mieszany; 7 – las mieszany z domieszką olchy; 8 – łąki i połoniny; 9 – mozaika łąkowo-leśna; 10 – mozaika łąk i olszyn; 11 – olszyny.

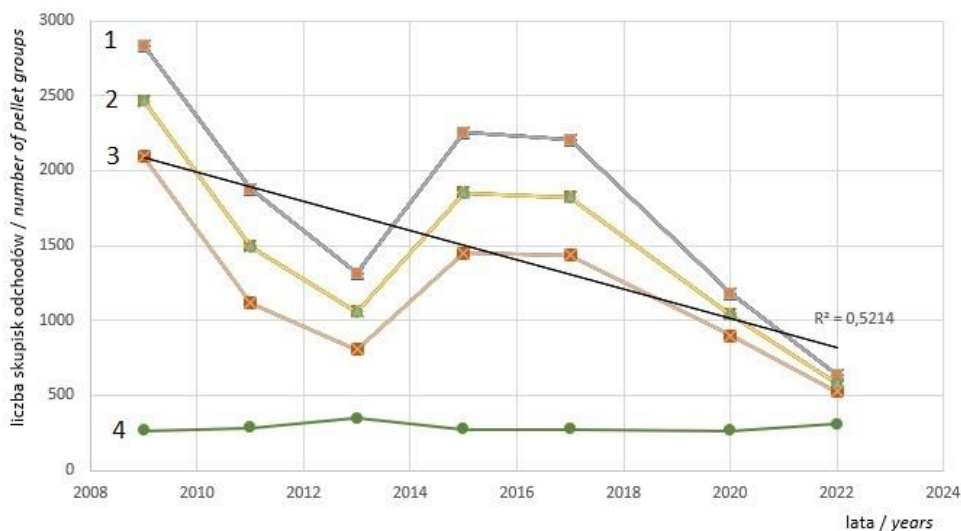
Fig. 7. Cumulative habitat preference index ($W_p = \% \text{ ungulates pellet groups on the habitat type} / \% \text{ of habitat area in the study area}$). Explanations: J – red deer; S – roe deer; D – wild boar; Ż – European bison; 1 – deciduous forest beechwoods; 2 – deciduous forest of mixed species composition; 3 – deciduous forest with an admixture of alder; 4 – coniferous forest; 5 – coniferous forest with an admixture of alder; 6 – mixed forest; 7 – mixed forest with an admixture of alder; 8 – meadows, subalpine meadows; 9 – meadow-alder forest mosaic; 10 – meadow-forest mosaic with an admixture of alder; 11 – alder woods.

Podsumowanie i dyskusja

Populacja jeleni

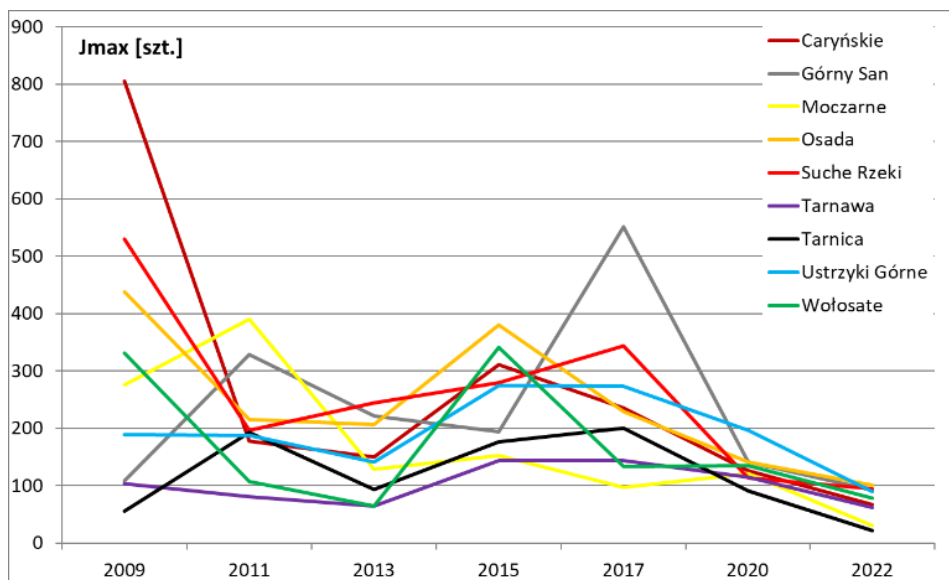
W latach 2009–2022 odnaleziono w sumie 8320 skupisk odchodów (68% z nich w obrębie granic głównej ostoi gatunku; tab. 3, 5). Analiza trendu liczebności w okresie badawczym wykazała spadek obserwowanej liczby skupisk odchodów, świadczący o tendencji liczebności populacji jeleni (Ryc. 8). Rozkład procentowy liczby odchodów w poszczególnych obwodach ochronnych Parku wskazał, że w cyklu wieloletnim głównymi strefami skupiającymi gatunek były partie dolinowe obwodów ochronnych: Osada, Suche Rzeki, Caryńskie, Górny San, Ustrzyki Górne oraz Wołosate. Obszary te koncentrowały ponad 80% populacji jeleni. Obwodami ochronnymi gdzie w latach 2009–2022 notowano największe spadki liczebności były: Caryńskie, Suche Rzeki i Osada (Ryc. 9).

Oszacowane orientacyjne wartości liczebności na badanym obszarze (325 km²) wskazały na wahania liczebności populacji w zakresie 143–559 osobników (0,44–1,72 osobnika / km²). Liczebność odnotowana podczas ostatniej inwentaryzacji w 2022 roku była najniższa wśród wszystkich dotychczasowych sezonów badawczych (Tab. 4).



Ryc. 8. Zmiany liczebności skupisk odchodów jeleni oraz wskaźnik zagęszczenia wilków w latach 2009–2022. Objaśnienia: liczba skupisk odchodów jeleni: 1 – po uwzględnieniu poprawek, 2 – średnia, 3 – obserwowana, 4 – zagęszczenie wilków / 100 km².

Fig. 8. Changes in the number of red deer pellet groups and the wolf density index in 2009–2022. Explanations: number of red deer pellet groups: 1 – after corrections, 2 – mean value, 3 – observed value, 4 – wolf density / 100 km².



Ryc. 9. Zmiany liczby skupisk odchodów jeleni w poszczególnych obwodach ochronnych BdPN w latach 2009–2022. Objaśnienia: Jmax – liczba skupisk odchodów jeleni uwzględniająca poprawki wykrywalności.

Fig. 9. Changes in the number of red deer pellet groups on the BNP protection districts in 2009–2022. Explanations: Jmax – number of red deer pellet groups after corrections of detection.

Jelenie preferowały obszary niżej położone. W głównej ostoi gatunku wykazano zależność wzrostu liczby odchodów w zależności od spadku wysokości ($rS = -0,68$; $p < 0,05$). Na obszarach otaczających zależność była nieco słabsza ($rS = -0,48$; $p < 0,05$; Tab. 6). Obszary skupiające populację zwierząt znajdowały się w większości na południowych stokach. Udział liczby skupisk odchodów na ekspozycjach południowych (S, SE, SW) wzrastał z 31% na obszarach otaczających do 42% w obrębie ostoi oraz 67% w ich strefach centralnych ($rS = -0,71$; $p < 0,05$). Zależność odwrotna dotyczyła nachyleń północnych (N, NE, NW; $rS = 0,52$; $p < 0,05$) oraz wschodnich (E; $rS = 0,84$; $p < 0,05$). Ekspozycje zachodnie oraz zbocza o zmiennym nachyleniu nie miały istotnego statystycznie wpływu na występowanie skupisk odchodów zwierząt (Ryc. 4). Jelenie przebywały najczęściej na obszarach leśnych, gdzie w 2 i 3 kategorii pokrycia lasem (40–100%) odnaleziono ponad 90% wszystkich skupisk odchodów (Ryc. 5). Analiza średnich różnic pomiędzy obszarami – zewnętrznym a centrum ostoi nie wykazała istotnych różnic statystycznych. Na każdym z transektów określano stopień pokrycia dna lasu jeżyną. Pokrycie terenu tą zimozieloną rośliną stanowi istotny element siedliska, związany ze zdobywaniem pokarmu w trudnym dla zwierząt okresie zimowym. W miarę zbliżania się do stref centralnych następował spadek

liczebności odchodów w kategorii 0 i 1 (0–40%) pokrycia jeżyną z 14% ($rS = -0,46$; $p < 0,05$) i wzrost w kategorii 2 i 3 (40–100%) do 70% w centralnej części ostoi ($rS = 0,71$; $p < 0,05$). W drzewostanach olchowych, obfitujących w większym stopniu w jeżynę (siedliska 3, 5, 7, 10, 11), odnaleziono 12% odchodów jeleni. W miarę zbliżania do stref centralnych ostoi wzrastał procentowy udział odchodów w drzewostanach mieszanych (z 18% w strefie otaczającej do 33% w strefie głównej ostoi), zwiększał się również udział drzewostanów z występującą olchą (z 5% do 27%). Głównymi czynnikami siedliskowymi, związanymi ze wzrostem liczby skupisk odchodów jeleni, było występowanie lasów liściastych i iglastych z domieszką olchy (wartości współczynnika selekcji (Wp) w zakresie 2,14–3,08). Spadki zagęszczeń odnotowano na obszarach łąkowych i w wysokich partiach połonin (0,27) oraz wśród jednorodnych drzewostanów bukowych (0,75).

Zmiany liczebności populacji jeleni w BdPN, w krótkim okresie 14 lat, wskazują na wysoką dynamikę liczebności gatunku (Ryc. 8). Obszar Parku stanowi ważną ostoję jeleni, zwłaszcza w sezonie letnim i w okresie rykowiska (Ryc. 10). Funkcjonowanie populacji charakteryzują cykliczne sezonowe migracje z wyższych położen BdPN w doliny, w miarę zmiennych warunków zimowych, pokarmowych oraz biologii gatunku. W niniejszych badaniach wykazano preferencje niższych położen, drzewostanów mieszanych z udziałem olchy oraz lasów gdzie dno lasu pokrywa zimozielona jeżyna – pokarm podczas trudnych warunków zimowych w górach. Zwarte drzewostany iglaste w młodszych klasach wieku oraz gęste zarośla olchowe pełnią dla jeleni ważną rolę kryjówek i schronień wykorzystywanych w razie niebezpieczeństwa, bądź dla bezpiecznego przemieszczania się między żerowiskiem a ostoją o dobrych parametrach osłonowych, gdzie zwierzęta odpoczywają bądź przeżywają pokarm (Perzanowski i Krzakiewicz 2000). Jednak nie w każdym okresie jelenie preferują położenia dolinne. Z uwagi na stałą presję drapieżników stosują kilka strategii minimalizujących ryzyko śmierci w różnych okresach roku. Jedną z nich jest lokalizacja miejsc narodzin cieląt. Łanie końcem maja rodzą w wyższych partiach gór, rzadziej penetrowanych przez drapieżniki. Inną – nieco podobną strategią – są jesienne rykowiska wśród połonin, gdzie w kluczowym dla populacji okresie gody odbywają się w spokoju – z dala od obszarów polowań (Pirga 2021). Spadek zagęszczeń populacji korelował ze wzrostem udziału jednorodnych drzewostanów bukowych oraz terenów otwartych ($rS = 0,90 - 0,76$; $p < 0,05$). Należy jednak pamiętać, że lata nasienne buka okresowo skupiają populację zwierząt kopytnych w miejscach obfitości orzeszków bukowych – na różnym profilu wysokościowym, zależnym od lokalnych warunków pogodowych. Taka sytuacja miała miejsce przykładowo w sezonie zimowym 2020/2021, gdzie rok nasienny w połączeniu ze słabą zimą (stosunkowo niska pokrywa śnieżna) spowodowały zatrzymanie dużej części populacji jeleni w wyższych obszarach gór w obrębie obfitych żerowisk. W efekcie nie obserwowano masowej cyklicznej migracji kopytnych w doliny,

a zwierzęta drapieżne również skupiały się w miejscach koncentracji bazy pokarmowej – mięsnej w przypadku wilków i roślinnej – niedźwiedzi żerujących na bukwi (Pirga 2021, dane niepublikowane).



Ryc. 10. Byk w okresie intensywnego wzrostu poroża.

Fig. 10. Red deer male in the period of intensive antler growth.

Ważną naturalną przyczyną redukcji liczebności jeleni jest drapieżnictwo. Jelenie stanowią w Bieszczadach główny składnik diety wilków (ponad 80% składu ich pokarmu), są zatem podstawowym ogniwem w łańcuchu troficznym dużych drapieżników (Głowaciński 1996). Zagęszczenia wilków (osobników dorosłych) na obszarze BdPN, oszacowane w latach 2006–2022 (Pirga i in. 2020, Pirga 2023 dane niepublikowane), wskazują na wahania w zakresie 2,60–3,46 os./100 km². Wykazane wartości maksymalne zagęszczeń wilków (3,78–4,19 os./100 km²) podlegają wysokim zmianom sezonowym, uwzględniają bowiem całkowitą obserwowaną liczebność grup rodzinnych z młodymi, których śmiertelność w pierwszym roku życia wynosi 40–60%. Analiza stwierdzonych zagęszczeń wilków z 4 grup rodzinnych, zachodzących na obszar Parku, w odniesieniu do liczebności jeleni nie wykazała związku obserwowanego niewielkiego wzrostu populacji drapieżników i wyraźnego spadku liczebności jeleni. Czynnikiem

antropogenicznym, mającym duży wpływ na spadek liczebności jeleni, są polowania (szczególnie na łanie oraz cielęta), organizowane na terenach otaczających BdPN. Odbywają się one najczęściej w partiach dolinowych, na trasach naturalnych corocznych migracji zwierząt. Na takich obszarach sąsiadujące z BdPN nadleśnictwa zakładają bardzo liczne urządzenia łowieckie. Zestawienia publikowane na stronie Banku Danych o Lasach (źródło: <https://www.bdl.lasy.gov.pl/portal/tworzenie-zestawienia-rlo>) dotyczących szacowanych liczebności zwierzyny, planów łowieckich i zrealizowanych odstrzałów, wskazują np. że sąsiadujące z BdPN Nadleśnictwa (Cisna, Lutowiska i Stuposiany) w latach 2016–2021 odstrzeliwały średnio 24% (zakres 14–35%) szacowanej przez siebie populacji jeleni. Wydaje się również, że wpływ na populację jeleni ma trwająca redukcja populacji dzików, stanowiących istotny składnik naturalnej diety wilków. Trudno ten wniosek skonfrontować z zestawieniami tabelarycznymi BDL gdyż przy sumarycznej powierzchni otaczających BdPN Nadleśnictw, przekraczającej 500 km², średnia szacowana liczebność populacji dzików w latach 2018–2021 wynosiła 30 osobników (zagęszczenie 0,05 os./km²) przy średnio odstrzeliwanej liczbie 117 dzików.

W ramach niniejszej pracy określono słabą ale istotną statystycznie zależność wiążącą spadki populacji jeleni i dzików na terenie BdPN ($rP = 0,13$; $p < 0,05$).

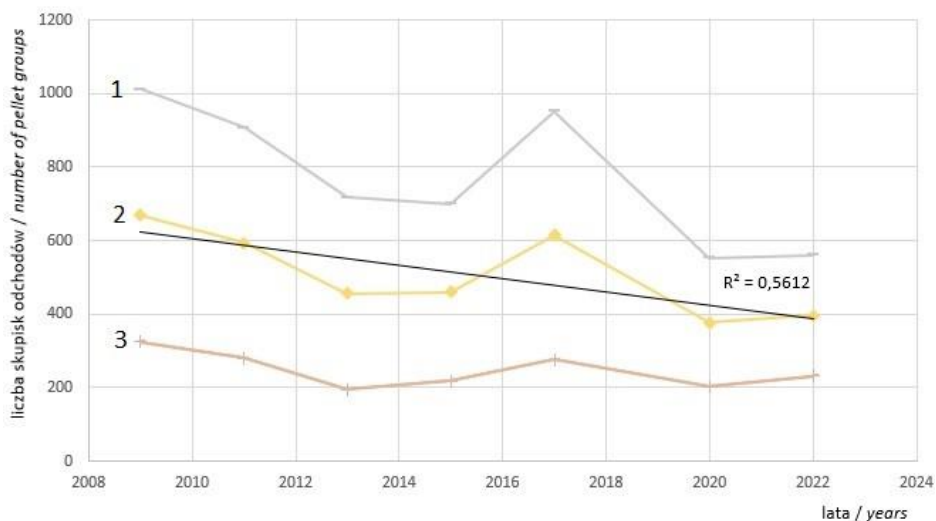
Populacja saren

W latach 2009–2022 odnaleziono w sumie 1729 skupisk odchodów saren (72% z nich w obrębie granic głównej ostoi gatunku; Tab. 3, 5). Trend liczebności wskazał na spadek liczebności populacji (Ryc. 11). Najważniejszymi ostojami w BdPN skupiającymi gatunek były partie dolinowe obwodów ochronnych: Górny San, Caryńskie, Osada, Wołosate oraz Ustrzyki Górne. Obszary te koncentrowały ponad 70% populacji (Ryc. 12). Obwodami gdzie w latach 2009–2022 notowano największe spadki liczebności były: Caryńskie i Wołosate. Oszacowane orientacyjne zagęszczenia i liczebności saren wahały się w zakresie 65–101 osobników (0,20–0,31 osobnika / km²). Liczebność odnotowana podczas ostatniej inwentaryzacji w 2022 roku może wskazywać na początek okresu wzrostu liczebności (Tab. 4). Sarny, preferowały obszary niżej położone.

W głównej ostoi gatunku wykazano zależność spadku odchodów w zależności od wzrostu wysokości ($rS = -0,70$; $p < 0,05$). Na obszarach otaczających potwierdzono również tę zależność, ale była ona słabsza ($rS = -0,48$; $p < 0,05$; Tab. 6). Analogicznie jak w przypadku jeleni ostoje saren znajdowały się w większości na południowych stokach. Udział skupisk odchodów na ekspozycjach południowych (S, SE, SW) wzrastał z 32% na obszarach otaczających do 39% w obrębie ostoi oraz 51% w ich strefach centralnych ($rS = -0,50$; $p < 0,05$). Zależność odwrotna dotyczyła nachyleń północnych (N, NE, NW; $rS = 0,54$; $p < 0,05$) oraz wschodnich (E; $rS = 0,84$; $p < 0,05$). Ekspozycje zachodnie oraz zmienne nie miały istotnego statystycznie wpływu na występowanie zwierząt (Ryc. 4). Sarny

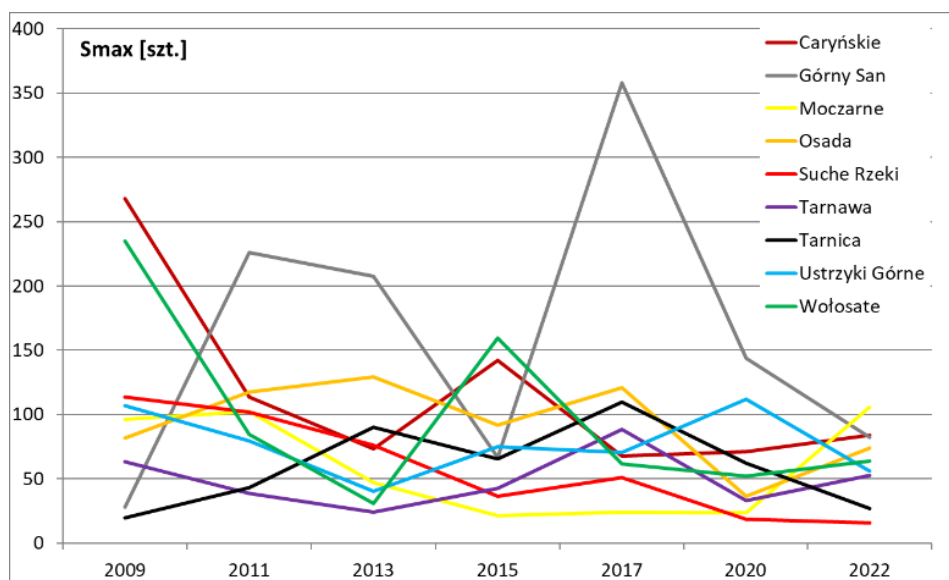
przebywały najczęściej na obszarach leśnych. Udział procentowy całkowitej liczby odchodów odnajdywanych w 2 i 3 kategorii pokrycia lasem (40–100%) zwiększał się z 86% w strefie zewnętrznej do 94% i 97% w ostoi gatunku oraz jej centralnej strefie (Ryc. 5). Analiza występowania pomiędzy obszarami zewnętrznym a centrum ostoi nie wykazała istotnych różnic statystycznych. Rozmieszczenie gatunku względem pokrycia dna lasu jeżyną wykazało, że w miarę zbliżania się do stref centralnych następował spadek liczebności odchodów w kategorii 0 i 1 (0–40%) pokrycia z 12% ($rS = -0,25$; przy braku istotności statystycznej) i wzrost w kategorii 2 i 3 (40–100%) do 42%–50% w głównej ostoi saren i jej centralnej części ($rS = 0,58$; $p < 0,05$). Analogicznie jak w przypadku jeleni – typy siedlisk zawierające olchę (z porastającą dno lasu jeżyną) skupiały 12% sumarycznej liczby odchodów saren. W miarę zbliżania do stref centralnych ostoi gatunku wzrastał procentowy udział odchodów w drzewostanach mieszanych (z 21% w strefie otaczającej do 29–31% w strefie głównej ostoi gatunku i centralnej jej części). Zwiększał się również udział drzewostanów z występującą olchą (z 5% do 22%). Odnotowano spadki zagęszczeń odchodów w obszarach łąkowo-leśnych (siedliska 8, 9 – z 16% do 6%) oraz drzewostanów bukowych (52% do 26%). Głównymi czynnikami siedliskowymi determinującymi wzrost liczby odchodów saren było występowanie olchy w lasach liściastych, iglastych i mieszanych (Wp: 2,31–2,86). Spadki zagęszczeń notowano na obszarach łąkowych i wysokich partiach połonin (0,27) oraz wśród lasów liściastych mieszanych i jednorodnych drzewostanów bukowych (0,69–0,79).

Zagęszczenia saren w wyższych Bieszczadzkich położeniach są niskie. Fakt ten ma związek z czynnikami ograniczającymi możliwość przemieszczania się i dostępu do wysokojakościowego pokarmu w sezonie zimowym. Niewielkie rezerwy tłuszczowe mogące pokryć tylko 20% zapotrzebowania pokarmowego zimą oraz presja drapieżników powodują, iż w żadnym z górskich masywów Europy sarna nie wykazuje wysokich zagęszczeń (Pielowski 1984; Putnam 1988; Holand i in. 1998). Oszacowana liczebność tego gatunku w BdPN kształtuje się na poziomie około 80 osobników na obszarze 325 km². Uśrednione dla tego obszaru oszacowane zagęszczenie w latach 2009–2022 wahało się w przedziale 0,20–0,31 os./km². Oczywiście lokalnie na terenie BdPN zagęszczenia sarny mogą być znacznie większe. Dostępne dane literaturowe wskazują na porównywalnie niskie zagęszczenia w BdPN o wartości 0,2 os./km² (Perzanowski 2000). Populacja saren w cyklu wieloletnim wykazuje mniejsze niż u jeleni wahania liczebności. Wzrost udziału drzewostanów bukowych przy jednoczesnym spadku pokrycia lasu jeżyną nie sprzyja wysokim zagęszczeniom. Kints i Śmietana (2006) wykazali, że głównym środowiskiem bytowania sarny są rozległe doliny z mozaiką lasów mieszanych oraz zarastających olszą szarą terenów porolnych i łąk (Ryc. 13).



Ryc. 11. Zmiany liczebności skupisk odchodów saren w latach 2009–2022. Objasnienia: liczba skupisk odchodów saren: 1 – po uwzględnieniu poprawek, 2 – średnia, 3 – obserwowana.

Fig. 11. Changes in the number of roe deer pellet groups in 2009–2022. Explanations: number of roe deer pellet groups: 1 – after corrections, 2 – mean value, 3 – observed value.



Ryc. 12. Zmiany liczby skupisk odchodów saren w poszczególnych obwodach ochronnych BdPN w latach 2009–2022. Objasnienia: Smax – liczebność skupień odchodów sarny uwzględniająca poprawki wykrywalności.

Fig. 12. Changes in the number of roe deer pellet groups in the BNP protection districts in 2009–2022. Explanations: Smax – number of roe deer pellet groups after corrections of detection.



Fig. 13. Sarna stąpająca po twardej skorupie na śniegu.

Fig. 13. Roe deer walking on a hard snow cover.

Na tego typu obszarach na terenie BdPN oraz w otulinie uzyskiwano wyższe wartości zagęszczeń saren, wykazujących wysoki (około 70%) stopień nakładania się nisz pokarmowych z jeleniami (Gębczyńska 1980).

Na obszarach z większą liczebnością saren częściej bytują nieliczne w BdPN rysie, preferujące ten typ ofiar. Przykładowo, przeprowadzona w marcu 2013 roku inwentaryzacja drapieżników w otulinie BdPN na obszarze gminy Cisna wskazała na występowanie rysia na terenach wysokich zagęszczeń saren w rejonie miejscowości Smerek. Odnaleziono wtedy tropy drapieżnika, bytującego na terenie BdPN w obwodzie ochronnym Osada o rozpoznanym areale minimalnym o wielkości 50 km² (Pirga i in. 2013e). Dane z wieloletnich tropień zimowych rysia wskazują na ich występowanie w obwodach ochronnych BdPN właśnie podczas notowanych wzrostów zagęszczeń saren na często niewielkich i oddalonych od siebie obszarach Parku, np. obwody ochronne Górny San i Tarnawa (Pirga 2023, dane niepublikowane). Badania w Puszczy Białowieskiej wykazały, że niskie zagęszczenia saren odbijają się negatywnie na wielkości miotów u rysia (Okarma i in. 1997), zaś ich dostępność ma decydujące znaczenie dla dynamiki liczebności tych drapieżników (Głowaciński 1996; Aanes i Anderson 1998).

Populacja dzików

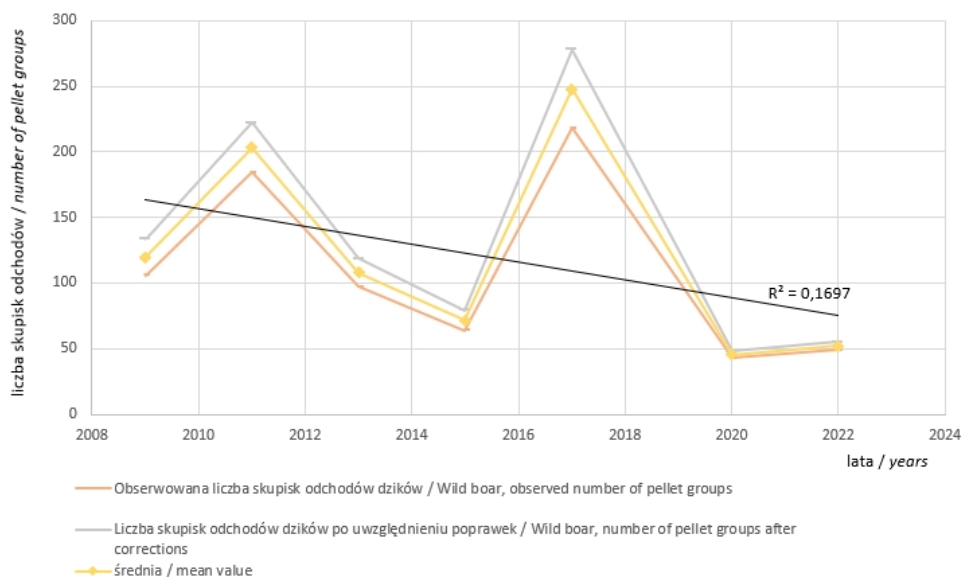
W latach 2009–2022 odnaleziono w sumie 761 skupisk odchodów dzików (79% z nich w obrębie granic głównej ostoi gatunku; Tab. 3, 5). Analiza trendu w okresie badawczym wykazała wysokie wahania liczebności gatunku oraz generalną tendencję spadkową (Ryc. 14). Rozkład procentowy skupisk odchodów w poszczególnych obwodach ochronnych Parku wskazał, że w cyklu wieloletnim głównymi strefami skupiającymi dziki były obwody ochronne: Tarnawa i Górny San. Sumarycznie w cyklu wieloletnim obszary te koncentrowały 47% populacji dzików. Aktualnie obserwuje się wycofywanie gatunku z obszarów pozostałych obwodów ochronnych BdPN. W latach 2020–2022 większość notowanej w Parku populacji (94–100%) występowała na terenach Tarnawy (Ryc. 15).

Uzyskane oszacowane wartości zagęszczeń i liczebności dzików wahały się w zakresie 55–263 osobników (0,17–0,81 osobnika/km²). Podczas inwentaryzacji w latach 2020–2022 odnotowano największe spadki liczebności na badanym obszarze (zagęszczenia 0,16–0,2 osobnika/km²; Tab. 4).

Ostoje dzików znajdowały się na obszarach niżej położonych. Wraz ze wzrostem wysokości spadała liczba skupisk odchodów. Dla strefy otaczającej odnotowano słabszą zależność ($rS = -0,49$; $p < 0,05$). W ostojach prawidłowość była zdecydowanie wyraźniejsza ($rS = -0,82$; $p < 0,05$; tab. 6). W strefach koncentracji gatunku obserwowano wzrost udziału ekspozycji północnych i południowych (odpowiednio: (S) 19–23% oraz (N) 45–65% liczby odchodów w strefach otaczających oraz centralnych częściach ostoi gatunku). Zależności jednak nie były statystycznie istotne.

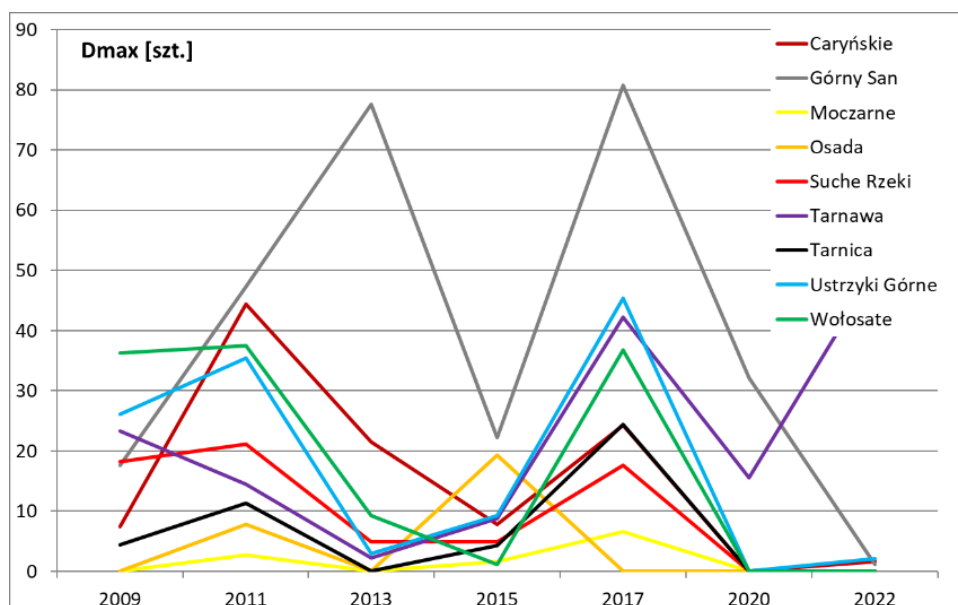
Dziki w mniejszym stopniu niż jelenie oraz sarny preferowały obszary leśne. Udział procentowy całkowitej liczby odchodów odnajdywanych w 2 i 3 kategorii pokrycia lasem (40–100%) zmniejszał się nieznacznie z 74% w strefie zewnętrznej do 72% i 70% w ostoi gatunku oraz jej centralnej strefie (Ryc. 5). Analiza średnich różnic statystycznych pomiędzy obszarami zewnętrznym a centrum ostoi nie wykazała istotności. Rozmieszczenie gatunku względem pokrycia dna lasu jeżyną wykazało przeciwną niż w przypadku jeleni i saren zależność. Dziki koncentrowały się w większości na obszarach z mniejszym pokryciem jeżyną (kategoria 0 i 1; 0–40% pokrycia) gdzie zlokalizowano średnio 75% odchodów (Ryc. 6). Dziki częściej niż jelenie czy sarny przebywały na terenach otwartych oraz w mozaice leśno-łąkowej (24% odchodów; siedliska 8, 9, 10; Ryc. 7). Siedliskami preferowanymi przez dziki były drzewostany iglaste (Wp: 3,40–3,75; Ryc. 16) zaś w lasach liściastych (mieszanych i jednorodnych buczynach) generalnie następował spadek liczby odchodów dzików (Wp: 0,34–0,71; Ryc. 7). Okresowo las bukowy ma jednak dla populacji dzików fundamentalne znaczenie gdyż wyraźne – sezonowe zmiany liczebności dzików w ciągu kilku lat, są w największym stopniu zależne od dostępności pokarmu. Lata owocowania buków (orzeczki bukowe okresowo stanowią podstawowy pokarm dzików) sprzyjają wzrostowi liczebności populacji. Jest to pokarm o wyjątkowej wartości

odżywczej ze względu na wysoką zawartość białka i kaloryczność (Grodziński i Sawicka-Kapusta 1970). Kolejnymi czynnikami wpływającymi na fluktuacje liczebności są warunki klimatyczne, w szczególności grubość pokrywy śnieżnej i długość jej zalegania (Okarma i in. 1995; Jędrzejewska i in. 1997; Jędrzejewska i Jędrzejewski 2001; Jędrzejewski i in. 1992). Trzecim czynnikiem, okresowo regulującym liczebność dzików, są epizootcje (Hess 1993; Perzanowski i Kanzaki 2000). Dzikie w swych rozlokowanych „wyspach” na terenie BdPN stosunkowo niewielkich ostojach (Ryc. 2) stanowią okresowo ważny, łatwo dostępny składnik pokarmu drapieżników. Stanowi on udział w diecie wilków w zakresie 10–39% (Gorzelewska i in. 2017; Pirga i Polakiewicz 2020; Śmietana i Klimek 1993). Istnieje możliwość, że określony w badaniach udział jest niedoszacowany (tak jak w przypadku saren) ze względu na częste, praktycznie całościowe zużycowanie tuszy przez grupę rodzinną wilków żerującą na swej ofierze. O atakach na dziki świadczą odnajdywane odchody wilków zawierające znaczący udział sierści dziczej. W niniejszych badaniach nie stwierdzono jednak istotnego wpływu drapieżnictwa wilków na populację dzików. Dane z lat 1980–1996 wskazały na istotny statystycznie wpływ drapieżnictwa ograniczający liczebność dzików, jednak mechanizm ten był skuteczny jedynie przy stosunkowo niskim zagęszczeniu ofiar (Kanzaki i Perzanowski 1997). Taka sytuacja może mieć obecnie miejsce.



Ryc. 14. Zmiany liczebności skupisk odchodów dzików w latach 2009–2022. Objasnienia: liczba skupisk odchodów dzików: 1 – po uwzględnieniu poprawek, 2 – średnia, 3 – obserwowana.

Fig. 14. Changes in the number of wild boar pellet groups in 2009–2022. Explanations: number of wild boar pellet groups: 1 – after corrections, 2 – mean value, 3 – observed value.



Ryc. 15. Zmiany liczby skupisk odchodów dzików w poszczególnych obwodach ochronnych BdPN w latach 2009–2022. Objasnienia: Dmax – liczebność skupień odchodów dzików uwzględniająca poprawki wykrywalności.

Fig. 15. Changes in the number of wild boar pellet groups on the BNP protection districts in 2009–2022. Explanations: Dmax – number of wild boar pellet groups after corrections of detection.

W sezonach 2011 oraz 2017 obserwowano wzrost liczebności dzików do 250 osobników, spowodowany prawdopodobnie w dużej mierze poprzedzającymi inwentaryzacjami latami nasiennymi buka. Aktualne bardzo niskie zagęszczenie gatunku na terenie BdPN, wynoszące około 0,2 os./km², jest wynikiem niezmiennnej, naturalnej presji drapieżników powiązanej addytywnie z odstrzałami redukcyjnymi, prowadzonymi głównie na terenie otuliny, ale również na terenie parku narodowego. Na terenie BdPN w latach 2017–2022 odstrzelono w sumie 59 dzików (11 w ramach tzw. odstrzału redukcyjnego oraz 48 w związku z nakazem służb weterynaryjnych dotyczącym przeciwdziałania ASF). Odstrzały dotyczyły głównie obwodów ochronnych: Caryńskie, Tarnawa, Ustrzyki Górne (odpowiednio 39%–36% wszystkich zastrzelonych zwierząt). Odstrzał 11 osobników w roku 2017 nie był ewidencjonowany pod względem płci i lokalizacji (realizacja przez myśliwych zewnętrznych – brak aktualnej możliwości uzyskania zestawienia danych). Wśród pozostałych zabitych zwierząt w ramach przeciwdziałania ASF – 58% stanowiły samice, stanowiące trzon reprodukcyjny sezonowo zmiennej i generalnie mało licznej populacji w BdPN. Fakt ten z pewnością przyczynił się do widocznego po dziś dzień regresu populacji bytującej na terenie

BdPN. Głowaciński (1996) wskazywał na potrzebę ostrożnej gospodarki łowieckiej w odniesieniu do populacji dzików w Bieszczadach, zwracając uwagę na szereg naturalnych czynników (klimat, drapieżnictwo, epizooce), mogących radykalnie obniżyć liczebność tej populacji.



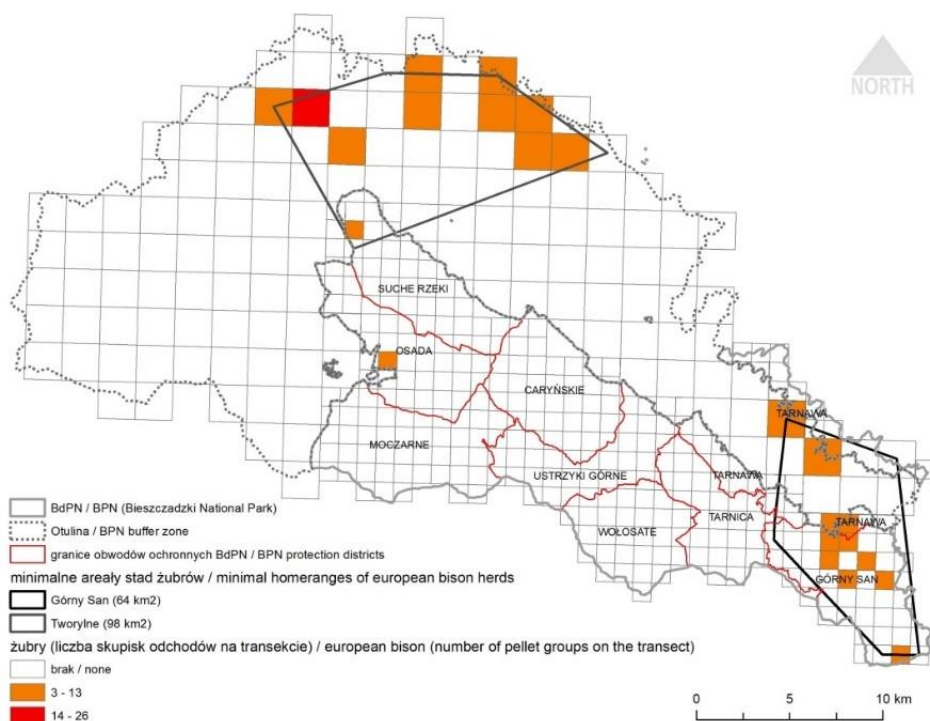
Ryc. 16. Dzik w kryjówce pod rozłożystym świerkiem.

Fig. 16. Wild boar in a hideout under a sprawling spruce tree.

Populacja żubrów

W latach 2009–2022 monitorowano dwa stada żubrów nazwane „Górny San” oraz „Tworylne” w obrębie areałów o wielkościach 64 km² i 98 km² na terenach parku narodowego i otuliny (nadleśnictwa Stuposiany i Lutowska; Ryc. 17).

Wszystkie żubry ze stada „Górny San” obserwowano oraz rejestrowano przy pomocy fotopułapek do jesieni 2012 roku, na terenie obwodu ochronnego BdPN Górny San. Na nagraniach rejestrowano m.in. krowę z kilkumiesięcznym cielęciem. Młode osobniki (6 sztuk; 1–3 letnie) obserwowano również bezpośrednio na początku roku 2012 wśród 27 innych żubrów (w dwóch lokalizacjach na terenie obwodów ochronnych BdPN Tarnawa i Górny San; Pirga 2013f). Niestety tych żubrów już nie ma – w marcu 2013 na obszarze nadleśnictwa Stuposiany odstrzelono większość zwierząt ze stada z powodu wykrycia gruźlicy. Pojedyncze, dorodne osobniki – w wizualnie bardzo dobrej kondycji – obserwowano na terenie BdPN jeszcze w latach 2014–2018 (Pirga, dane niepublikowane).



Ryc. 17. Obszary występowania żubrów na terenie BdPN i otuliny podczas inwentaryzacji w 2009 roku.

Fig. 17. Areas of presence of European bison in BPN and its buffer zone during the census in 2009.

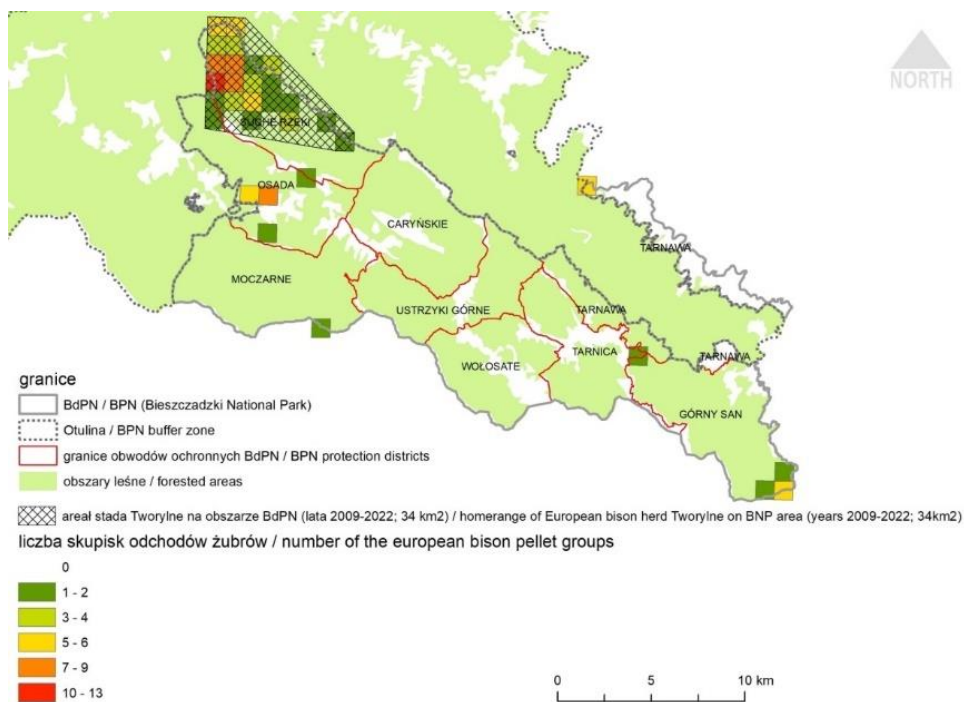
Stała obecność żubrów na obszarze BdPN pod dzień dzisiejszy dotyczy zwierząt z drugiego stada „Tworylne” – corocznie obserwowanego na terenie obwodu ochronnego Suche Rzeki. Sumaryczny obszar na terenie Parku, wykorzystywany sezonowo przez zwierzęta z tej grupy, obejmuje 34 km² (Ryc. 18; dane: inwentaryzacja skupisk odchodów w latach 2009–2022, monitoring gatunku: stwierdzenia punktowe, obserwacje bezpośrednie, rejestracja fotopułapkami). Pozostałe obszary, gdzie obecnie (po eliminacji stada „Góry San”) na terenie BdPN odnotowywana jest obecność żubrów – to obwody: Osada i Moczarne oraz Tarnawa i Górny San. W przypadku pierwszym – stwierdzenia dotyczą pojedynczych, samotnie bytujących na tym obszarze byków – migrujących z przeciwległej strony pasma Połoniny Wetlińskiej, z obszaru stada „Tworylne”. Na Tarnawie oraz Górnym Sanie pojawiają się natomiast osobniki wypuszczane z zagrody pokazowej nadleśnictwa Stuposiany w Muczonym oraz w Sokolikach Górskich (Wołoszyn-Gałęza i in. 2020). Sześć żubrów, których obecność stwierdzono w 2020 roku na terenie źródłiskowym rzeki San (BdPN), pochodzi od wypuszczonych w roku

2017 na obszarze Sokolików Górskich żubrów wolnościowych (tzw. stado Moniki), odłowionych na terenie nadleśnictwa Lutowiska (ze stada „Tworylne”). Inwentaryzacja w roku 2022 wykazała skupiska odchodów w jednym kwadracie na obszarze obwodu Tarnawa (Ryc. 18). W otoczeniu tego obszaru, w sierpniu 2022 roku, rejestrowano w sumie 20 żubrów (16 osobników dorosłych, w tym dwa z obrożami telemetrycznymi oraz 4 cielęta; Pirga 2023, dane niepublikowane).

W latach 2009–2022 odnaleziono w sumie 245 skupisk odchodów (94% z nich w obrębie granic głównej ostoi gatunku; Tab. 3, 5). Liczebność gatunku w okresie badawczym wykazała oczywisty spadek po roku 2012, w związku z odstrzałem stada „Górny San”. W latach 2013–2022 nie stwierdzono dalszej tendencji spadkowej dot. liczby żubrów zachodzących na obszar BdPN (Ryc. 19). W cyklu wieloletnim głównymi ostojami gatunku były obwody ochronne Górny San i Suche Rzeki. Do momentu eksterminacji stada „Górny San” procentowy udział całej populacji przebywającej na terenie BdPN w obwodach wynosił średnio 81% (Górny San) i 11% (Suche Rzeki). W latach 2013–2022, średnio 74% żubrów przebywało w obwodzie ochronnym Suche Rzeki (Ryc. 20).

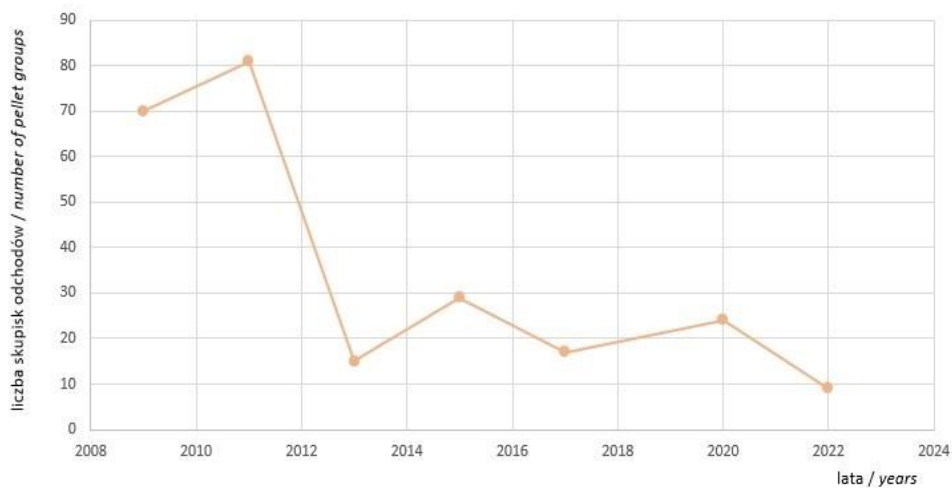
Oszacowane orientacyjne wartości zagęszczeń dla całości badanego obszaru (325 km²) wskazały na wahania liczebności populacji żubrów w zakresie 3–23 osobników (Tab. 5). Uśredniona liczebność dla całości obszaru powoduje jednak znaczne niedoszacowanie z uwagi na rozmieszczenie gatunku w obrębie określonych arealów. W przypadku nieistniejącego stada „Górny San” w latach 2009–2012 wyznaczono minimalny areal występowania stada (64 km²; Ryc. 17). W tym areale średnie zagęszczenie zwierząt określono na poziomie 0,43 os./km². Ekstrapolacja wartości zagęszczenia w odniesieniu do arealu stada wskazała na liczebność 28 osobników. Była to wartość zbliżona do określonej wtedy innymi metodami (tropienia zimowe, obserwacje pośrednie i bezpośrednie – 25 sztuk). Centrum arealu stada na obszarze BdPN zlokalizowane było w rejonie środkowego biegu potoku Sychłowaty, na obszarze ok. 2,3 km².

W latach 2009–2022 w obwodzie ochronnym Suche Rzeki żubry ze stada „Tworylne” przebywały w areale o całkowitej wielkości 34 km² (Ryc. 18). Oszacowane zagęszczenia minimalne i maksymalne stada wahały się w zakresie 0,05–1,15 os./km² przy liczebności w zakresie 2–39 osobników. Dane porównawcze, uzyskane przy pomocy obserwacji pośrednich (fotopułapki) oraz bezpośrednich, wskazały na liczebność w zakresie 12–26 żubrów (Tab. 7). Porównanie wartości maksymalnych zagęszczeń uzyskanych metodą liczenia skupisk odchodów z obserwacjami pośrednimi i bezpośrednimi wykazuje ogólną zbieżność wyników ze średnią różnicą 8 osobników (Ryc. 21).



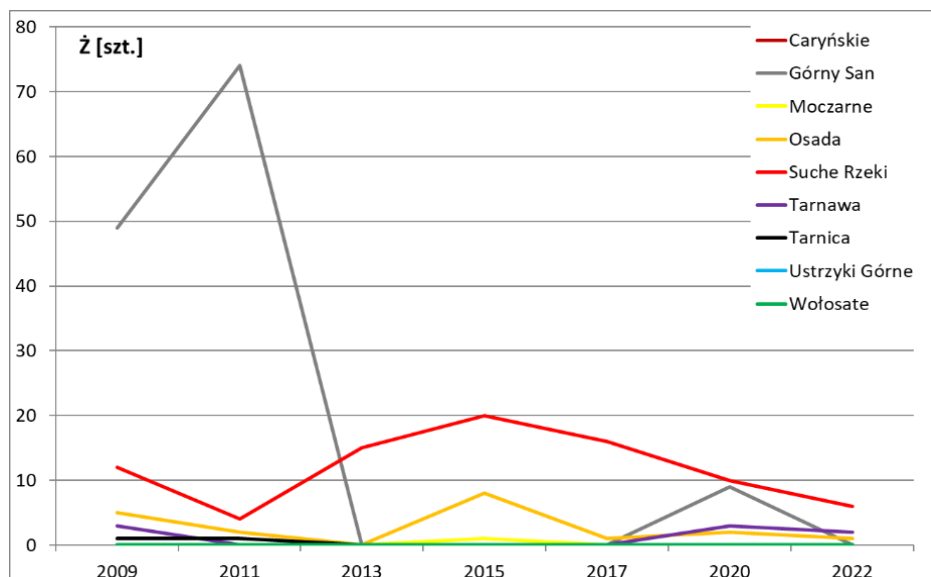
Ryc. 18. Aktualne rozmieszczenie żubrów na terenie BdPN.

Fig. 18. Present distribution of European bison in BNP area.



Ryc. 19. Zmiany liczby skupisk odchodów żubrów w latach 2009–2022.

Fig. 19. Changes in the number of European bison pellet groups in 2009–2022.



Ryc. 20. Zmiany liczby skupisk odchodów żubrów w poszczególnych obwodach ochronnych BdPN w latach 2009–2022. Objaśnienia: Ż – liczebność skupisk odchodów żubra bez poprawek wykrywalności.

Fig. 20. Changes in the number of European bison pellet groups on the BNP protection districts in 2009–2022. Explanations: Ż – number of observed European bison pellet groups (without corrections of detection).

Średnia obserwowana liczba żubrów w latach 2009–2022 wyniosła 17 sztuk. Najwięcej zwierząt (26) odnotowano w roku 2017. Jednocześnie obserwacje bezpośrednie pozostałej części stada, przebywającej poza terenem BdPN w tamtym roku (Pirga 2017e, rejestracja filmowa 57 żubrów, Krywe), potwierdziły całkowitą liczebność stada „Tworylne” (83 osobniki). Obwód ochronny Suche Rzeki w okresie wegetacyjnym stanowi corocznie stałą ostoję gatunku oraz obszar rozrodczy. Liczba cieląt rodzących się na tym terenie w latach 2012–2022 wyniosła min. 48 młodych (2012 – min. 2; 2013 – 6; 2014 – 5; 2015 – 3; 2017 – 8; 2018 – min. 3; 2019 – 6; 2020 – 3; 2021 – 5; 2022 – 7).

Żubry, preferowały obszary niżej położone. Większość skupisk odchodów (73%) zlokalizowano w przedziale wysokości 800–1100 m n.p.m. W głównej ostoi gatunku wykazano zależność wzrostu liczby odchodów w zależności od spadku wysokości ($rS = -0,52$; $p < 0,05$). Na obszarach otaczających zależność była nieistotna statystycznie. Żubry preferowały ekspozycje północne ($rS = 0,72$; $p < 0,05$), gdzie zlokalizowano ponad 50% skupisk odchodów. Na południowych ekspozycjach odnaleziono ich 20%. Nie odnotowano istotności statystycznej dot. preferencji ekspozycji w obrębie ostoi gatunku oraz obszarów otaczających (Ryc. 4). Żubry w ostojach BdPN przebywały najczęściej na obszarach leśnych, gdzie w 2 i 3 kategorii pokrycia lasem (40–100%) odnaleziono 95% odchodów (Ryc.

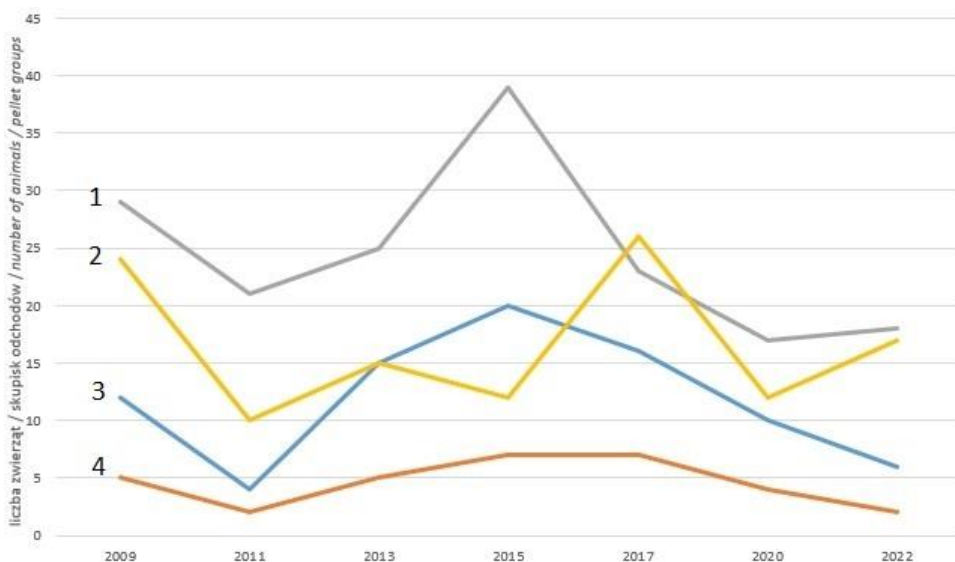
5). Analiza średnich różnic pomiędzy obszarami zewnętrznym a centrum ostoi nie wykazała istotnych różnic statystycznych. Analiza szerszego obszaru występowania gatunku w roku 2009 (BdPN i otulina; Pirga 2009) wykazała, że czynnikami siedliskowym pozytywnie skorelowanym z zagęszczeniem populacji żubrów (w obszarze całorocznego przebywania) był udział jeżyny w kategorii 4 pokrycia (70–100%; $t = -3,10$; $p < 0,05$). Na terenie ostoi BdPN zwierzęta preferowały lasy iglaste z domieszką olchy (Wp: 5,00–5,11) stanowiące osłonięte miejsca odpoczynku oraz mozaikę łąk i olszyn (Wp = 2,22). Pokrycie terenu jeżyną stanowi istotny element siedliska żubrów, związany ze zdobywaniem pokarmu w trudnym dla zwierząt okresie zimowym. Liście jeżyn, łatwe do wykopania spod śniegu, odznaczają się bardzo wysoką strawnością dochodzącą do 80% i posiadają znaczny udział białka. Zasobność runa w siedliskach obfitujących w jeżynę może dochodzić do 20 ton suchej masy, dlatego żubr w Karpatach nie jest zależny od zimowego dokarmiania (Perzanowski 1997; Perzanowski i in. 2003; Perzanowski i in. 2008). Pomimo tego faktu – na obszarach otaczających BdPN zlokalizowane są liczne nęciska łowieckie – koncentrujące w sezonie zimowym żubry (oraz inne gatunki, w tym niedźwiedzie) korzystające z pokarmu pochodzenia antropogenicznego. Niżej położone tereny poza obszarem BdPN w dolinie Sanu (Ryc. 22) – gdzie stado łączy się i przebywa w okresie zimowym – obfituje w rozległe tereny porolne – porośnięte również preferowaną olszyną z dużym udziałem pokrycia dna lasu jeżyną, stanowiącą istotny składnik diety wszystkich roślinożerców.

Opisywany teren obwodu ochronnego Suche Rzeki stanowi również ostoję i macecznik kompletu zwierząt drapieżnych – wilka, niedźwiedzia, i rysia. Fakt ten, potwierdzony licznymi obserwacjami bezpośrednimi i rejestracjami przy pomocy fotopułapek, powoduje interakcje i współżytkowanie często niewielkich śródleśnych polan przez żubry i np. wilki i niedźwiedzie. Bardzo ciekawym fenomenem jest dotychczasowy brak stwierdzeń martwych żubrów – ofiar drapieżników (w szczególności cieląt i podrastających) na tym terenie w trakcie jednoczesnych obserwacji żubrów i drapieżników latach 2009–2023 (Pirga 2023, dane niepublikowane). Obserwacja ta ma potwierdzenie w literaturze, wskazującej na brak naturalnych wrogów żubrów i bardzo nielicznych stwierdzeń ataków (nawet na młode cielęta) przez wilki i niedźwiedzie (Paszkiwicz 2014).

Tabela 7. Zagęszczenia i liczebność żubrów ze stada Tworylne w obrębie sezonowego arealu stada (34 km²) na obszarze BdPN w obwodzie ochronnym Suche Rzeki w latach 2009–2022.

Table 7. Density and number of European bison from Tworylne herd within the herd's seasonal area (34 km²) in the BNP Suche Rzeki protection (years 2009–2022).

Lata Years	Zagęszczenie (zakres średni i maksymalny <i>Density (average and maximum range)</i> [os. ind / km ²]		Liczebność zwierząt (za- kres średni i maksymalny <i>Number of animals (aver- age and maximum range)</i> [os. ind / km ²]		Minimalna obserwo- wana liczebność zwie- rząt <i>Minimum number of observed animals</i>
2009	0,15	0,85	5	29	24
2011	0,05	0,61	2	21	10
2013	0,15	0,74	5	25	15
2015	0,19	1,15	7	39	12
2017	0,19	0,68	7	23	26
2020	0,12	0,49	4	17	12
2022	0,07	0,54	2	18	17



Ryc. 21. Liczebność żubrów określona metodą zliczania skupisk odchodów oraz za pomocą obserwacji bezpośrednich i pośrednich (fotopułapki) w latach 2009–2022. Objasnienia: 1,4 – liczebność maksymalna i minimalna określona metodą liczeń skupisk odchodów, 2 – obserwowana liczebność zwierząt, 3 – liczba skupisk odchodów.

Fig. 21. The number of European bison determined by the method of counting pellet groups and by direct and indirect (photo traps) observations in 2009–2022. Explanations: 1,4 – maximum and minimum number based on pellet group calculation, 2 – number of observed animals, 3 – number of pellet groups.



Ryc. 22. Żubry zimą w dolinie Sanu.

Fig. 22. European bison in winter in the San valley.

Podziękowania

Serdecznie dziękuję Panu dr Stanisławowi Kucharzykowi za wszelką pomoc oraz cenne uwagi merytoryczne dotyczące niniejszej publikacji.

Literatura

- Aanes R., Anderson R. 1996. The effects of sex, time of birth, and habitat on the vulnerability of roe deer fawns to red fox predation. *Canadian Journal Zoology* 74: 1857–1865.
- Bailey R. E., Putman R. J. 1981. Estimation of fallow deer (*Dama dama*) populations from faecal accumulation, *J.Appl.Ecol.* 18: 697–702.
- Bieszczadzki Park Narodowy, serwis internetowy, dział nauka – fauna – monitoring fauny: https://www.bdpn.pl/index.php?option=com_content&task=blogcategory&id=74&Itemid=183
- Bobek B., Morow K., Perzanowski K., Kosobucka M. 1992. Jeleń, monografia przyrodnicza, Wydawnictwo Świat, Warszawa, 200 ss.
- Boegel R., Lotz A. 2001. Analyzing habitat selection of chamois: a question of defining habitat availability, In: *Wildlife, land and people: priorities for the 21st century* (eds.: R, Field, R, J, Warren, H, Okarma, P, R Sievert), The Wildlife Society Bethesda, Maryland, USA, 19–22 ss.

- Bögel R., Fruhwald B., Lotz A., Walzer C. 1998. Habitat use population management of chamois *Rupicapra rupicapra*, In: Proc, 2nd World Conference on Mountain Ungulates, Saint Vincent (Aosta), Italy, 5–7 May 1997, 13–22 ss.
- Cairns A. L., Telfer E. S. 1980. Habitat use by 4 sympatric ungulates in boreal mixedwood forest, *J. Wildl. Management* 44: 849–85.
- Cristescu B., Iordache I. 2007. Density of ungulates at preferential feeding sites in two hunting grounds of Vrancea Country (Romania), with comparison between two study methods, *Analele Stiintifice ale Universitatii "Al.I.Cuza" Iasi, s, Biologie animal, Tom LIII*.
- Collins W. B., Urness P. J. 1979. Elk pellet-group distributions and rates of deposition in aspen and lodge polepine habitats, Pages 140–144 in M S, Boyce and L, D, Hayden-Wing, eds, *Measuring trends in deer and elk populations - Rowland et al, North American elk: ecology, behavior, and management, Univ, Wyoming, Laramie*.
- Dobiáš K., Paustian K. H., Tottewitz F. 1996. Untersuchungen zur Bestandeshöhe und Dynamik der Schalenwildpopulationen in der Schorfheide, *Beiträge zur Jagd – und Wildforschung* 21: 57–62.
- Fuller T. K., Mech L. D., Cochrane J. F. 2003. Wolf population dynamics, In: L. D. Mech L, Boitani (eds.) *Wolves, Behavior ecology and conservation. The University of Chicago Press*, 164–165 ss.
- Freddy D. J., Bowden D. C. 1983. Sampling mule deer pellet-group densities in juniper-pinyon woodland, *J. Journal Wildlife Management* 47: 476–485.
- Gębczyńska Z. 1980. Food of the roe deer and red deer in the Białowieża Forest. *Acta Theriologica* 25, 40: 487–500.
- Głowaciński Z. 1996. Ochrona i regulacja populacji kopytnych w Bieszczadzkiem Parku Narodowym. *Roczniki Bieszczadzkie* 5: 117–132.
- Gorzelewska A., Moska M., Pirga B., Piróg A. 2017. Diet of the wolf (*Canis lupus*) in the Bieszczady Mountains, Poland. *Roczniki Bieszczadzkie* 25: 309–320.
- Grodziński W., Sawicka-Kapusta K. 1970. Energy values of tree seeds eaten by small mammals. *Oikos* 21: 52–58.
- Henry B. A. M. 1981. Distribution patterns of roe deer (*Capreolus capreolus*) related to availability of food and cover, *Journal Zool., London* 194: 271–275.
- Herrig D. M. A., Haugen O. 1969. Bull Bison behavior traits, *Iowa Acad.Sci.*, 76: 245–262.
- Hess R. G. 1993. Epidemiological status of wild boar in hog cholera. 2nd Int. Symp. on Wild Boars and on order Suiforme. Univ. Degli Studi di Torino. 1993.
- Holand Ö., Mysterud A., Wannag A., Linnell J. D. C. 1998. Roe deer in northern environments: Physiology and behaviour. In: *The European roe deer – the biology of success. R. Andersen, P. Duncan, J. Linnell (eds.). Scandinavian University Press. Oslo 1998: 117–137.*
- Ivlev V. S. 1961. *Experimental ecology of the feeding of fishes.* Yale University Press, New Haven.
- Jacobs J. 1974. Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev selectivity index. *Oecologia* 14: 413–417.
- Jędrzejewska B., Jędrzejewski W., Bunevich A. N., Miłkowski L., Krasieński Z.A. 1997. Factors shaping population densities and increase of rates of ungulates in Białowieża

- Primeval Forest (Poland and Belarus) in the 19th and 20th centuries. *Acta Theriologica* 42: 399–451.
- Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. 2001. *Ekologia zwierząt drapieżnych Puszczy Białowieskiej*. PWN Warszawa.
- 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.
- Kanzaki N., Perzanowski K. 1997. The potential role of wolf predation in regulating wild boar population in Bieszczady, Poland. *Wildlife Conservation Japan* 2, 4: 205–212.
- Kints O., Śmietana W. 2006. Red and roe deer population during winter in the Bieszczady Mountains. Manuskrypt.
- Neff D. J. 1968. The pellet-group count technique for big game trend, census, and distribution: a review, *Journal Wildlife Management* 32: 597–614.
- Mitchell B., Rowe J., Ratcliffe P., Hinge M. 2009. Defecation frequency in Roe deer (*Capreolus capreolus*) in relation to the accumulation rates of faecal deposits, *Journal of Zoology* 207: 1–7.
- Mohr C. O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals, *American Midland Naturalist* 37: 223–249.
- 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.
- Okarma H., Jędrzejewski W., Schmidt K., Kowalczyk R., Jędrzejewska B. 1997. Predation of Eurasian lynx on roe and red deer in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica* 42 (2): 203–224.
- Okarma H., Tomek A. 2008. *Łowiectwo*. Wydawnictwo edukacyjno-naukowe.
- Okarma H., Pirga B. 2016. *Ssaki kopytne i drapieżne w: Bieszczadzki Park Narodowy – 40 lat ochrony*, Redakcja naukowa: Górecki Andrzej, Zemanek Bogdan; 307–320, Ustrzyki Górne 2016.
- Palencia P., Barroso P., Vicente J., Hofmeester T.R., Ferreres J., Acevedo P. 2021. Random encounter model is a reliable method for estimating population density of multiple species using camera traps. *Remote sensing in ecology and conservation*. <https://www.hofmeester-natuur.nl/wp-content/uploads/2022/08/31.-Palencia-et-al.-2022-Random-encounter-model-is-a-reliable-method-to-estimate-population-density.pdf>
- Paszkievicz R., 2014. Interakcje między żubrami a dużymi drapieżnikami w Bieszczadach. *European Bison Conservation Newsletter*, Vol. 7 (2014): 63–72.
- Perzanowski K. 1997. Environmental factors effecting variability in the weight of roe deer antlers in Poland. *Wildlife Conservation Japan* 2 (2): 61–91.
- Perzanowski K. 2000. Bieszczadzka populacja sarny. *Monografie Bieszczadzkie* 9: 179–191.
- Perzanowski K., Kanzaki N. 2000. Bieszczadzka populacja dzika. *Monografie Bieszczadzkie* 9: 193–203.
- Perzanowski K., Krzakiewicz H., 2000. Populacja jelenia szlachetnego w Bieszczadach. *Monografie Bieszczadzkie* 9: 157–178.
- Perzanowski K., Gula R., Krzakiewicz H., Sabodos K., Pokynchereda V., Dovhanycz Y. 2003. Zróżnicowanie warunków środowiskowych i jego wpływ na populację dużych ssaków w ekoregionie Karpackim. *Roczniki Bieszczadzkie* 11: 131–152.

- Perzanowski K., Wołoszyn-Gałęza A., Januszczak M. 2008. Funkcjonowanie populacji dużych ssaków na tle struktury lasów bieszczadzkich na przykładzie populacji żubra. *Roczniki Bieszczadzkie* 16: 361–374.
- Pielowski Z. 1984. Sarna. Państwowe Wydawnictwa Rolnicze i Leśne, Warszawa, 288 ss.
- Pirga B. 2009. Inwentaryzacja zwierząt kopytnych na terenie Bieszczadzkiego Parku Narodowego i otuliny w oparciu o metodę rejestracji skupisk odchodów na transektach w sezonie 2009;
http://www.bdpn.pl/dokumenty/nauka/2009/inwentaryzacja_kopytne_2009.pdf
- Pirga B. 2010a. Inwentaryzacja zwierząt w sieci transektów na terenie BdPN w sezonie zimowym 2010;
http://www.bdpn.pl/dokumenty/nauka/2010/monitoring/2010_inwentaryzacja_opracowanie.pdf
- Pirga B. 2010b. Monitoring ryczących byków na obszarze BdPN w sezonie 2010;
http://www.bdpn.pl/dokumenty/nauka/2010/monitoring/2010_monitoring_bykow_opracowanie.pdf
- Pirga B. 2011a. Inwentaryzacja zwierząt kopytnych na terenie Bieszczadzkiego Parku Narodowego w oparciu o metodę rejestracji skupisk odchodów na transektach w sezonie 2011;
http://www.bdpn.pl/dokumenty/nauka/2011/inwentaryzacja_kopytne_2011.pdf
- Pirga B. 2011b. Inwentaryzacja zwierząt w sieci transektów na terenie Bieszczadzkiego Parku Narodowego w sezonie zimowym 2010/2011;
http://www.bdpn.pl/dokumenty/nauka/2011/2011_zimowa_inwentaryzacja_fauny_opracowanie.pdf
- Pirga B. 2011c. Materiał multimedialny "Ukryte Oko" odcinek 1 "Jesienny szal!"; <https://vimeo.com/30476311>
- Pirga B. 2012. Inwentaryzacja zwierząt w sieci transektów na terenie Bieszczadzkiego Parku Narodowego w sezonie zimowym 2011/2012;
http://www.bdpn.pl/dokumenty/nauka/2012/tropienia/2012_inwentaryzacja_opracowanie.pdf
- Pirga B., Wasiaak P., Wojciechowski M. 2013a. Inwentaryzacja zwierząt kopytnych na terenie Bieszczadzkiego Parku Narodowego oraz w części otuliny (obszaru przyległego nadleśnictwa Cisna) w oparciu o metodę rejestracji skupisk odchodów na transektach w sezonie 2013;
http://www.bdpn.pl/dokumenty/nauka/2013/!!!_inwentaryzacja_kopytne_2013.pdf
- Pirga B. 2013b. Inwentaryzacja zwierząt w sieci transektów na terenie Bieszczadzkiego Parku Narodowego w sezonie zimowym 2012/2013;
http://www.bdpn.pl/dokumenty/nauka/2013/2013_inwentaryzacja_opracowanie.pdf
- Pirga B. 2013c. Raport techniczny dotyczący rozmieszczenia i liczebności żubrów ze stad zachodzących / bytujących na obszarze BdPN w obwodach ochronnych Suche Rzeki i Osada (sezon wegetacyjny 2013);
http://www.bdpn.pl/dokumenty/nauka/2013/2013-10-15_raport%20zubry_suche%20rzeki_osada.pdf
- Pirga B. 2013d. Materiał multimedialny "Ukryte Oko" odcinek 9 „Stado”; <https://vimeo.com/80442147>

- Pirga B., Wasiak P., Piróg A. 2013e. Inwentaryzacja stwierdzeń drapieżników na obszarze otuliny Bieszczadzkiego Parku Narodowego w Gminie Cisna; http://www.bdpn.pl/dokumenty/nauka/2013/2013-04-09_inwentaryzacja_drapieznikow_w_otulinie.pdf
- Pirga B. 2013f. Materiał multimedialny „Tych żubrów już nie ma”; <https://www.youtube.com/watch?v=3dDcMSEkemM>
- Pirga B., Wasiak P. 2014. Położenie, obszar, historia, Ssaki BdPN, monitoring wybranych gatunków; w: "Ssaki Polskich Parków Narodowych", (red) Grzegorz Jamroz; Krempna 2014.
- Pirga B. 2016a. Materiał multimedialny Ukryte Oko "Dzikie pastwiska"; <https://vimeo.com/170770782>
- Pirga B. 2016b. Materiał multimedialny Ukryte Oko "Cykl naturalny"; <https://vimeo.com/173962703>
- Pirga B. 2017a. Inwentaryzacja zwierząt kopytnych na terenie Bieszczadzkiego Parku Narodowego oraz w części otuliny (obszary przyległe nadleśnictw Cisna i Stuposiany) w oparciu o metodę rejestracji skupisk odchodów na transektach w sezonie 2017; https://www.bdpn.pl/dokumenty/nauka/2017/2017-07-21_inwentaryzacja%20kopytne_2017.pdf
- Pirga B. 2017b. Monitoring rykowiska na obszarze Bieszczadzkiego Parku Narodowego w sezonie 2017; https://www.bdpn.pl/dokumenty/nauka/2017/2017_monitoring%20rykowiska_raport.pdf
- Pirga B. 2017c. Materiał multimedialny: Ukryte Oko "Ojcowie i dzieci"; <https://vimeo.com/234635612>
- Pirga B. 2017d. Materiał multimedialny: Ukryte Oko "Gody"; <https://vimeo.com/238207091>
- Pirga B. 2017e. Materiał multimedialny: Ukryte Oko „Powrót”; <https://vimeo.com/213970603>
- Pirga B. 2018. Materiał multimedialny: Na Tropie odcinek pt, „Bieszczadzkie żubry”; Natropie.tv; https://www.youtube.com/watch?v=ZHW_CrqvQ8c
- Pirga B., Polakiewicz T. 2020. Dynamika liczebności grup rodzinnych wilków (*Canis lupus*) w Bieszczadach wysokich w latach 2006–2020. Roczniki Bieszczadzkie 28: 69–94.
- Pirga B. 2021. Bieszczadzki Park Narodowy i Park Narodowy Połoniny. Osobliwości przyrodnicze i kulturowe. Ssaki kopytne i drapieżne; str. 59–59. Ustrzyki Górne 2021.
- Putman R. 1988. The natural history of deer. Cornell University Press, Ithaca NY, 191 ss.
- Riney T. 1957. The uses of faeces counts in studies of several free-ranging mammals in New Zealand, New Zealand J. Sci. Technol., B38: 507–532.
- Rowcliffe J.M., Field J., Turvey S.T., Carbone C. 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. Journal of Applied Ecology 2008, 45, 1228–1236.
- Ryel L. A. 1971. Evaluation of pellet – group surveys for estimating deer populations in Michigan, Ph.D, Thesis, Michigan State Univ., East Lansing, 237 ss.
- Śmietana W., Klimek A. 1993. Diet of wolves in the Bieszczady Mountains, Poland. Acta Theriologica 38: 245–251.

- Theuerkauf J., Rouys S., Jędrzejewski W. 2008. Detectability and disappearance of ungulate and hare faeces in a European temperate forest. *Ann. Zool. Fennici* 45: 73–80.
- Tilton M. E., Willard E. E. 1982. Winter habitat selection by mountain sheep, *Journal Wildlife Management* 46: 359–366.
- Wearn O.R., Glover-Kapfer P. 2017. Camera-trapping for conservation: a guide to best – practices. *WWF Conservation Technology Series* 1(1). WWF-UK, Working, United Kingdom.
- Wołoszyn-Gałęza A., Januszczak M., Perzanowski K. 2020. Proces renaturalizacji żubrów stada Górny San II w oparciu o dane telemetryczne. *Roczniki Bieszczadzkie* 28: 95–107.
- Worton B. J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies, *Ecology* 70: 164–168.

Summary

Changes in number of the red deer population in the BNP over a relatively short period of time constitute a fragment of the sinusoid of variable values oscillating around 350 individuals (Tab. 4). The area of the Park is an important refuge for red deer, especially in the summer and the rutting season. The functioning of the red deer population is characterized by cyclical seasonal migrations from the higher parts of the BNP into the valleys, depending on changing winter and food conditions, and the biology of the species. This study showed an increase in the number of red deer associated with a decrease in relative altitude (m a.s.l.) an increase in the share of mixed stands (including conifers) with alder, and blackberry in the forest floor cover – as evergreen food during difficult winter conditions in the mountains. Dense coniferous stands in younger age classes and dense alder thickets also play an important role for red deer as hiding places and shelters used in case of danger, or for safe movement between the feeding ground and the thermal type refuge, where animals rest or chew their food (Perzanowski et al. 2000a). However, red deer do not always strive to stay in the valleys. They use several strategies to minimize the risk of death. In addition to vigilance, one of them is the location of the birth places of the calves. At the end of May, the red deer females breed in the higher parts of the mountains, where predators look less often. Another – somewhat similar strategy – are the autumn rutting grounds among the high mountain meadows, where in the key period for the population mating takes place in peace – away from the hunting areas (Pirga 2021). The habitat factors responsible for the decrease in deer density were: an increase of pure beech stands and the share of open areas. However, it should be remembered that the years of high seed production of beech periodically concentrate the population of ungulates in places of beech nuts abundance – in a various altitude profile depending on local weather conditions. This was the case in the 2020/2021 winter season, where the beech nut fruiting year combined with poor winter (relatively low snow cover) resulted in the retention of a large part of the deer

population in the higher mountain areas within abundant feeding grounds. As a result, no mass cyclic migration of ungulates into the valleys was observed, and predatory animals also concentrated in the places of concentration of the food base – meat in the case of wolves and meatless – bears feeding on beech nuts (Pirga 2021, unpublished data). The current situation will likely result in an increase in the number of ungulates, documented by another inventory. The most important natural cause of the reduction in the number of red deer is predation. In the Bieszczady Mountains, red deer are the main component of wolves' diet (over 80% of their food composition), therefore they are the basic link in the trophic chain of large predators (Głowaciński 1996). Wolf densities (specified minimum values, derived from the number of adults) in the BNP area, determined in the years 2006–2020 (Pirga et al. 2020) indicate fluctuations in the range of 2,60–3,46 ind. / 100 km². The indicated maximum density values of wolves (3,78–4,19 ind. / 100 km²) are subject to high seasonal changes, as they contain the total number of family groups with young, whose mortality in the first year of life is 40–60%. However, the analysis of the concentrations of wolves from 4 packs overlapping the area of the NP in relation to the number of deer showed no significant correlation between the observed slight increase in the population of predators and a clear decrease in the number of deer. An anthropogenic factor that has a significant impact on the decline in the number of deer is hunting (especially red deer females and calves) carried out in the areas surrounding the BPN – most often in valley parts, on the natural routes of annual animal migrations, where forest districts adjacent to the BNP locate numerous feeding stations and the hunting stands Official data from Forest Data Bank (*source: <https://www.bdl.lasy.gov.pl/portal/otwor-zecenia-rlo>*) regarding the estimated game numbers, hunting plans and shootings indicate, for example, that surrounding BNP forest districts (Cisna, Lutowska and Stuposiany) in the years 2016–2021 shot an average of 24% (range 14–35%) of the estimated deer population. It also seems that the deer population is affected by the ongoing reduction of wild boar populations, which are an important component of the natural diet of wolves. However, it is difficult to confront this conclusion with the table summaries of BDL (Forest Data Bank), because with the total area of the Forest Districts surrounding BNP exceeding 500 km², the average estimated wild boar population in 2018–2021 was 30 individuals (0.05 ind./km²) with an average number of 117 wild boars shot.

The distribution of the number of red deer living in protection districts of the NP (Fig. 9) indicates that the main reservoirs of the population are the Osada, Suche Rzeki, Caryńskie, Górny San, Ustrzyki Górne and Wołosate districts. In these areas was concentrated over 80% of the deer population.

The number of roe deer in the higher parts of the Bieszczady Mountains is very low. This fact is related to the factors limiting the possibility of movement and access to high quality food in the winter season. Low fat reserves, which can

cover only 20% of food demand in winter, and the pressure of predators mean that roe deer do not show high densities in any of the European mountains (Pielowski 1984; Putnam 1988; Holland et al. 1998). The inventoried number of the roe deer in the BNP oscillates around 80 individuals in the area of 325 km² (Tab. 4). The averaged densities for this area in 2009–2022 ranged from 0,18 to 0,31 ind. / km². Locally, in the small areas of BNP where roe deer are concentrated, the density may be much higher. The maximum values recorded in the inventoried squares ranged from 2,63–12,98 ind. / km². The available literature data from the turn of the 20th and 21st centuries indicate a comparatively low density in the NP area of 0,2 ind. / km² (Perzanowski 2000). The population of roe deer in the long-term cycle shows smaller fluctuations in number than in red deer. The increase in the share of beech stands with a simultaneous decrease in forest cover with blackberry is not conducive to high density. Kints and Śmietana (2006) showed that the main habitat of roe deer are vast valleys with a mosaic of mixed forests, former farmlands and meadows overgrowing with gray alder (Fig. 3). In such areas, in the BNP area and in the buffer zone, higher values of the density of roe deer with a high degree of overlapping with red deer of food niches (about 70%) were obtained (Gębczyńska 1980). However, the recorded very low concentrations of roe deer do not significantly reduce the food base of red deer, as they can eat food of a lower quality than roe deer (Perzanowski et al. 2000). In the areas where roe deer are concentrated, lynxes, which are rare in the BNP, are more often found, looking for their most important component of the diet. For example, the inventory of predators in the BNP buffer zone in the Cisna commune, carried out in March 2013, indicated the presence of lynx in the areas of high density of roe deer in the vicinity of the Smerek village. The tracks of the lynx found at that time were left by an individual living in the BNP in the Osada protection district, with a recognized minimum homerange of 50 km² (Pirga et al. 2013e). Data from the long-term snow tracking of lynxes indicate their occurrence in the protection areas of the BNP during the recorded increases in density in often small and distant areas of the Park (Pirga 2021, unpublished data). Research in the Białowieża Primeval Forest has shown that low roe deer densities negatively affect the size of litters in lynxes (Okarma et al. 1997) and their availability is of decisive importance for the dynamics of the number of these predators (Głowaciński 1996, Aanes et al. 1998). The main areas of roe deer concentration (70% of population) in the Park were Górny San, Caryńskie, Osada, Wołosate and Ustrzyki Górne protection districts (Fig. 12).

Rapid fluctuations of the number in short cycles among wild boar are largely dependent on the availability of food. The years of beech fruiting (beechnuts are periodically the staple food of wild boars) favor the growth of the population. It is a food of exceptional nutritional value due to its high protein content and calorific value (Grodziński et al. 1970). Other factors influencing the fluctuations

are climatic conditions, in particular the thickness of the snow cover and the length of its presence (Okarma et al. 1995; Jędrzejewska et al. 1997; Jędrzejewska and Jędrzejewski 2001; Jędrzejewski et al. 1992). The third factor that periodically regulates the number of wild boars are epizootics (Hess 1993, Perzanowski and Kanzaki 2000). Wild boars in their "island" refuges in the BNP (Fig. 2) are periodically important, easily accessible food component of predators, but their total share in the diet of wolves does not exceed 10–39% (Gorzelewska et al. 2017; Pirga et al. 2020; Śmietana et al. 1993). It is possible that the share specified in the research is underestimated due to (as in the case of roe deer) frequent, practically complete use of the carcass by a family group of wolves feeding on its prey. Attacks on wild boars are sometimes evidenced by indirectly found wolf scats containing a significant share of hair within their small refuges. In this study, however, no significant impact of wolf predation on the wild boar population was found. Data from 1980–1996 showed a statistically significant influence of predation limiting the number of wild boars. However, this mechanism was effective only with a relatively low concentration of preys (Kanzaki et al. 1997). The current dynamics of the wild boar abundance was characterized by high variability caused by natural and anthropogenic factors. High abundance changes were observed in the range of 55–263 ind. of wild boar living in the BNP (Tab. 4). The distribution of the population in BNP protection districts of the Park (Fig. 15) indicates that in the long term cycle, the main areas of species concentration in the Park are Tarnawa and Górny San protection districts. Currently, the withdrawal of the species from the areas of the remaining BNP protection zones is observed. In the 2011 and 2017 seasons, a natural increase in the species abundance of around 250 individuals was observed, which was probably largely due to the increase in fruiting beech in previous years. The currently observed critically low density of wild boar in the BNP area fluctuates in the range of 0,2 ind. / km². It is the result of the unchanging, natural pressure of predators additively related to artificial reduction of population, conducted mainly in the NP buffer zone but also in the BPN area. A total of 47 wild boars were shot in the BNP area in 2017–2022 (11 as part of the so-called „reduction shooting” and 36 in connection with the order of the local veterinary officer regarding the prevention of african swine fever – ASF). Shootings concerned mainly the Caryńskie, Tarnawa and Ustrzyki Górne protective districts (respectively 39%–36% of all). The shooting of 11 individuals in 2017 was not recorded in terms of sex and location (carried out by external hunters – no data summary possible). Among the 36 remaining wild boars killed as part of the ASF countermeasures, 58% were females, constituting the reproductive core of the seasonally variable and generally small population of wild boars in BNP area. Głowaciński (1996) pointed to the need for careful hunting management of the wild boar population in the Bieszczady Mountains, noting a number of natural factors (climate, predation, epizootics) that could radically reduce the size of wild boar population.

In the years 2009–2022, two herds of bison named "Górny San" and "Two-rylne" were monitored within the areas of 64 km² and 98 km² in the Bieszczadzki NP and its buffer zone (Fig. 17). All bison from the "Górny San" herd were observed and recorded using camera traps until autumn 2012, in the BNP protection district Górny San. The recordings included cow with a few months old calf. Juveniles (6 individuals; 1–3 years old) were also directly observed at the beginning of 2012 among 27 other bison. Unfortunately, these bison are no longer there – in March 2013, in the area of the Stuposiany Forest District, most of them were shot due to the detection of tuberculosis. Single, robust individuals – in very good visual condition – were observed in BNP in 2014–2018 (Pirga, unpublished data).

Permanent occurrence of a larger number of European bison, which is the younger part of the numerous „Two-rylne” herd was recorded every year in the area of the Suche Rzeki protection district. The total area in the Park used seasonally by animals from this group covers 34 km² (Fig. 18). The minimum and maximum densities ranged from 0.05 to 1.15 ind./km², with the average number of animals residing there periodically in the years 2009–2022 was 17 individuals. The largest number was recorded in 2017 (26 individuals), where at the same time direct observations of the remaining part of the herd outside the BNP (Pirga 2017, video recording of 57 bison, Krywe) confirmed its total number – 83 individuals.

During the vegetation season, the Suche Rzeki protection district was a permanent refuge for the species and a breeding area. The number of calves born in this area in 2012–2022 amounted to min. 48 ind. (2012 – min. 2; 2013 – 6; 2014 – 5; 2015 – 3; 2017 – 8; 2018 – min. 3; 2019 – 6; 2020 – 3; 2021 – 5; 2022 – 7). The main habitat factor associated with the presence of European bison in refuges in the Park was the increase in the share of coniferous stands, where the most common resting places for bison during the vegetation season were located in the deep shadow of old fir forests. The lower-lying areas outside the BNP area in the San valley (Fig. 20) – where the herd unites and stays during the winter – abounds in extensive post-agricultural areas – also overgrown with the preferred alder with a large share of blackberry covering the forest floor, which is an important component of the diet of all herbivores. The evergreen leaves of this plant, easy to dig out from under the snow, are characterized by a very high digestibility of up to 80% and a significant proportion of protein. The production of undergrowth in blackberry-rich habitats can reach up to 20 tons/ha of dry matter, therefore the European bison in the Carpathians is not dependent on additional winter feeding (Perzanowski 1997, Perzanowski et al. 2003; Perzanowski et al. 2008). Despite this fact – in the surrounding of the BNP area there are numerous hunting grounds – concentrating European bison (and other species, including brown bears) in the winter season using food of anthropogenic origin.

The described area of the BNP Suche Rzeki protection district is also a refuge for all predatory animals occurring in the BNP. This fact, confirmed by numerous

direct and indirect observations with the use of remote cameras, causes interactions and sharing of often small mid-forest clearings by bison and for example, wolves and bears. A very interesting phenomenon is the lack of reports of dead European bison – victims of predators (in particular calves and growing ones) in this area during the simultaneous observations of bison and predators in the years 2009–2022 (Pirga 2023, unpublished data). This fact is confirmed in the literature indicating the actual lack of natural enemies of bison and very few reports of attacks even on young calves by wolves and bears (after: Paszkiewicz 2014). The remaining areas, where the presence of bison is currently recorded in the BNP were: 1) Osada and Moczarne; 2) Tarnawa and Górny San. In the first case – the statements refer to single, lonely bull living in this area – migrating from the opposite side of the Wetlińska mountain range from the area of the “Tworylne” herd. In Tarnawa and Górny San, there are individuals released from the enclosures in Muczne and Sokoliki Górskie (Wołoszyn-Gałęza et al. 2020). The number of 6 European bison determined in the spring inventory in the area of the Górny San (Fig. 18) comes from the bison released in 2017 in the area of Sokoliki Górskie (the so-called „Monica” herd), caught in the Lutowska National Forest District (from the „Tworylne” herd). The inventory in 2022 showed pellet groups located in one square in the Tarnawa district. In the vicinity of this square, in August 2022, a total of 20 European bison were recorded (16 adults, including two with telemetry collars, and 4 calves; Pirga 2023, unpublished data).

