

Ewa Chećko¹

Szacowanie liczebności kopytnych w środowisku leśnym: przegląd metod

Estimating forest ungulate populations: a review of methods

Abstract: During the last few decades there has been a significant increase in abundance of forest ungulates in most Northern Hemisphere temperate zones. Large mammal herbivory is one of the most important factors shaping species composition, structure and function in temperate forest ecosystems. Furthermore, deer and wild boars are a cause of serious economic losses for forestry and agriculture, despite being a group of great interest to the public. The assessment of population size in forest habitats is a hot issue for both scientists and wildlife managers. Although there is an extensive literature on census methods and techniques, no agreement has been reached on a universally-applicable method for census of all species and conditions, fulfilling the criteria of being easy-to apply, cheap, precise and accurate. However, the implementation of some new methods (e.g. thermal imaging) seem to be very promising, but still need to be tested under closed canopy conditions in forest habitats. Ecological indicators that allow changes in the abundance of the animals to be monitored together with ecosystem properties may become an alternative resource for wildlife management, or at least can supplement wildlife census.

Keywords: wildlife census, ecological indicators

1. Wprowadzenie

Duże gatunki roślinożerców są elementem ekosystemu, który zwłaszcza w przypadku wysokiego zagęszczenia populacji może decydować o dynamice roślinności, kierunkach i tempie sukcesji, a także strukturze i funkcjach zbiorowisk (Côte et al. 2004). W XX w. w strefie umiarkowanej półkuli północnej nastąpił zauważalny wzrost liczebności jeleniowatych. Przyczyną takiego stanu rzeczy było głównie wyćpienie dużych drapieżników, zwiększenie dostępności bazy żerowej (m.in. uprawy rolne, sztuczne odnowienia leśne), zmiany klimatyczne oraz zmniejszenie presji łowieckiej (Gill et al. 1996; Andersen et al. 1998; Cederlund et al. 1998).

Wzrost liczebności jeleniowatych niesie liczne konsekwencje przyrodnicze, gospodarcze i społeczne. Pierwsze mogą się przejawiać przemianami roślinności związanymi z selektywnym zgryzaniem, co powoduje ograniczanie występowania gatunków chętnie zjadanych, a promowanie innych, z ułatwianiem inwazji nie-

których gatunków obcych włącznie (Rooney, Waller 2003; Mysterud 2006, Côte et al. 2004; Cross et al. 2009; Tanentzap et al. 2010). Wpływ kopytnych rozciąga się również na inne elementy fauny, na przykład owady (zmiana dostępności roślin żywicielskich) oraz ptaki (wpływ na bazę pokarmową i miejsca gniazdowania, np. DeCalesta 1994; Gill 2000; Hino 2006). Do najważniejszych skutków ekonomicznych wynikających z nadmiernego zagęszczenia populacji roślinożerców zaliczyć należy szkody w uprawach rolnych i leśnych, kolizje komunikacyjne (z pojazdami, a nawet samolotami na lotniskach), jak również zagrożenie epidemiologiczne (Côte et al. 2004; Gortazar et al. 2006; Acevedo et al. 2007). Z drugiej strony powszechna obecność tej grupy zwierząt leży w sferze zainteresowania społeczeństwa, nie tylko grup tradycyjnie ze zwierzyny korzystających (myśliwi), ze względu na rosnące zainteresowanie tematyką przyrodniczą.

W Polsce populacje głównych gatunków kopytnych: jelenia (*Cervus elaphus* L.), sarny (*Capreolus capreolus* L.) oraz dzika (*Sus scropha* L.), również mają tendencję

¹ Uniwersytet Warszawski, Wydział Biologii, Białowieńska Stacja Geobotaniczna, ul. Sportowa 19, 17-230 Białowieża; Fax +48856812479, e-mail: e.hecko@biol.uw.edu.pl

wzrostową, choć rzeczywista liczba zwierząt może być różna od zawartej w statystykach GUS (2008). Dane GUS, które oparte są głównie na szacunkowym określeniu liczebności na podstawie tzw. całorocznych obserwacji, bez żadnych podstaw metodycznych, są mocno niewiarygodne. Ocena szacunkowa w dużej mierze zależy od subiektywnych odczuć osób szacujących liczbę zwierząt (co już samo w sobie eliminuje ją jako podstawę do porównań np. obwodów łowieckich). Uznawanie jej za podstawę planowania łowieckiego, wraz z arbitralnie założonym przyrostem naturalnym, jest całkowitym nieporozumieniem, co dobitnie pokazał Nasiadka (1998). Na podstawie wieloletnich danych ze Śląska wykazał on, że gdyby liczebność populacji jelenia określona na podstawie całorocznych obserwacji była zgodna z liczebnością podawaną w planach łowieckich, to przy realizowanym pozyskaniu i założonym przyroście populacja ta wyginęłaby po zaledwie dwóch latach.

Klasyczne przykłady na to, jak trudne jest określenie liczby zwierząt bytujących na danym obszarze, zawiera praca Andersena (1953). Przeprowadzane przez niego badania nad sarną zakładały pozyskanie wszystkich osobników z terenu ok. 340 ha, przy czym odstrzelono blisko trzykrotnie więcej zwierząt, niż oczekiwano na podstawie terenowych szacunków. Andersen przytacza jeszcze inny przykład, tym bardziej jaskrawy, że dotyczący daniela (*Dama dama* L.), a więc gatunku znacznie większego, o mniej skrytym trybie życia. Za Sporn-Fiedlerem (1931) opisuje przykład populacji daniela na niewielkiej, zaledwie 250 ha wyspie, która była 1,5 raza liczniejsza niż sądzili miejscowi łowcy. Można zatem przypuszczać, że w odniesieniu do dużych obszarów, ze swobodnie przemieszczającymi się zwierzętami, tego typu szacunki będą obarczone jeszcze większym błędem.

Wypracowanie możliwie dokładnych sposobów inwentaryzacji zwierząt w środowisku leśnym jest pożądaną, zarówno z punktu widzenia praktyki zarządzania zwierzyną, jak i samej nauki. Stanowi też duże wyzwanie, choćby ze względu na problemy z „obserwowalnością” badanych obiektów (wynikające z charakteru środowiska i skrytego trybu życia), przemieszczania się zwierząt, zmienności rozmieszczenia osobników w zależności od pory roku itd.

W niniejszym artykule przedstawiono przegląd niektórych metod stosowanych w określaniu liczebności populacji dużych ssaków oraz szerzej omówiono te, które znalazły zastosowanie w przypadku kopytnych. Szeroką analizę podstawowych problemów statystycznych związanych z szacowaniem liczebności populacji (obserwowalność i pobór próby) przedstawili Lancia i inni (1994).

2. Metody bezpośrednie – oparte na obserwacji zwierząt

Pędzenia próbne

Pędzenia są metodą wywodzącą się z tradycyjnych w wielu krajach polowań zbiorowych. Polegają one na wypłaszaniu zwierząt przez poruszającą się w jednej linii grupę naganiaczy i liczenie uciekających (rzadziej: wchodzących do miotu) zwierząt, zarówno przez samych naganiaczy, jak i rozstawionych wzdłuż granic przepędzanego fragmentu lasu obserwatorów. Metoda ta ma kilka wariantów. W niewielkich kompleksach leśnych pędzenia są przeprowadzane na całej powierzchni lub, w miarę potrzeby, podzielonej na pasy (Aulak, Goszczyński 1986), a w przypadku dużych obszarów – na tzw. miotach, czyli losowo rozmieszczonych powierzchniach pokrywających odpowiedni odsetek powierzchni (nie mniej niż 10%; Pucek et al. 1975).

Pędzenia są przez niektórych autorów uznawane za jedną z najdokładniejszych metod, stosowaną m.in. w licznych badaniach kopytnych. Ich wyniki często stanowią punkt odniesienia przy ocenie innych sposobów szacowania liczebności (Pucek et al. 1975; Aulak, Babińska-Werka 1990; Dzieciołowski et al. 1995; Kossak 2001; Noss 2006), jednak równie często podważana jest dokładność pędzeń (Andersen 1953; Cederlund et al. 1998).

Kossak (2001) zwraca uwagę na zmienność wykorzystania środowiska w czasie i przestrzeni, co może znacząco wpłynąć na dokładność pędzeń, zwłaszcza gdy mioty stanowią niewielki odsetek powierzchni ogólnej. Niemniej jednak w niektórych krajach europejskich stanowią one podstawę planowania łowieckiego (Meriggi et al. 2008). DeCaleta i Witmer (1990) uważają pędzenia za przydatne w przypadku ogrodzonych terenów, przy czym za kluczową uznają dobrą organizację i komunikację w trakcie ich wykonywania. Ze względu na pracochłonność i koszty autorzy ci jednak zalecają, by dla celów zarządzania zwierzyną, gdy nie potrzebna jest informacja o liczbie zwierząt w konkretnym dniu, raczej stosować metody takie jak np. liczenie odchodów. Są one znacznie tańsze, a dają porównywalne wyniki.

Błędne oszacowanie liczebności populacji za pomocą pędzeń próbnych może wynikać z: niewypłoszenia wszystkich osobników z miotu, wielokrotnego liczenia tych samych osobników (zwłaszcza przy dużym ich zagęszczeniu), skupiskowego charakteru występowania zwierząt, niereprezentatywności miotów, zbyt małej powierzchni objętej pędzeniem w stosunku do powierzchni ogólnej (Cederlund et al. 1998; Okarma, Tomek 2008). Z symulacji przeprowadzonych na podstawie danych empirycznych (Borkowski et al. 2011) wynika, że zadowalająca dokładność pędzeń jest uzyskiwana

wyłącznie w przypadku dość dużego zagęszczenia zwierzyny (5 os./km²) i że metoda ta lepiej się sprawdza w przypadku sarny niż jelenia.

Metoda znakowania i odłowu (Capture-Mark-Recapture/Resight, CMR)

Metody z tej grupy wywodzą się z metod szacowania populacji ludzi, czego jednym z najwcześniejszych znanych przykładów jest oszacowanie populacji Francuzów w 1802 r., przeprowadzone przez P. S. Laplace'a na podstawie liczby żywych urodzeń (rejestrowanych w całym kraju) oraz spisów ludności w wybranych gminach (Stigler 1986). W badaniach przyrodniczych jedne z pierwszych eksperymentów ze znakowaniem osobników przeprowadzono na potrzeby gospodarki rybackiej (Petersen 1896). W 1930 r. w USA wykorzystano zwrotne informacje o zabitych zaobrączkowanych kaczkach do oszacowania liczebności populacji tych ptaków (Lincoln 1930). Metoda ta polega na odłowieniu, oznakowaniu i wypuszczeniu pewnej frakcji osobników, a następnie ponownym odłowieniu (w przypadkach dużych zwierząt zastąpionym obserwacjami).

Obliczenie liczebności opiera się na ogólnym założeniu, że $\frac{O_2}{n_2} = \frac{O_1}{N_1}$, gdzie: O_1 – liczba osobników oznakowanych, O_2 – liczba zwierząt oznakowanych w ponownym odłowieniu (lub zidentyfikowanych podczas obserwacji), N – liczba zwierząt w populacji, n_2 – wielkość ponownego odłowu.

W klasycznej postaci wymaga spełnienia kilku warunków (Strandgaard 1967; Lancia et al. 1994; Meriggi et al. 2008): (1) populacja musi mieć zamknięty charakter (nie zmieniać swojej liczebności wskutek śmiertelności, przyrostu bądź migracji); (2) prawdopodobieństwo ponownego odłowu (obserwacji) jest równe dla osobników oznakowanych i nieoznakowanych; (3) rozmieszczenie osobników oznakowanych w populacji musi być losowe; (4) oznaczenia są trwałe – do ponownego odłowu, (5) oznakowana jest znaczna część populacji (co najmniej 60%). Obecnie dostępnych jest wiele modeli matematycznych i bazujących na nich programów komputerowych pozwalających na uzyskanie miarodajnych wyników nawet w przypadku, gdy nie wszystkie z tych założeń są spełnione (Lancia et al. 1994; Meriggi et al. 2008). Modele dla populacji otwartych pozwalają na uwzględnienie zmian liczebności wskutek przyrostu naturalnego, śmiertelności i migracji, a więc nie limitują czasu badań, pozwalają ponadto śledzić zmiany liczebności populacji na podstawie powtarzanych odłowów (Lancia et al. 1994; Krebs 1997).

Modyfikację metody CMR na przykładzie oceny liczebności populacji dzika zademonstrowali Hebeisen i inni (2008), którzy oznakowali kolczykami grupę osobników (niektóre zaopatrzone również w nadajniki

telemetryczne), a do „ponownego odłowu” służyły tzw. fotopułapki, czyli aparaty fotograficzne wyzwalane czujnikiem ruchu. Do obliczonego zagęszczenia dodali wszystkie zauważone osobniki młodociane. W celu odniesienia uzyskanych liczb do powierzchni, obliczono arealy watah na podstawie danych telemetrycznych.

Ciekawą propozycję dla oceny liczebności sarny przedstawili Reby i inni (1998), którzy wykorzystali głosową reakcję sarny na zaniepokojenie. Podczas nocnych przemarszów na transektach zliczano osobniki szczekające O_1 , a za ponowny „odłów” uznano wszystkie obserwacje wizualne n – wśród których frakcja „widziane i szczekające” dawała parametr O_2 .

W przypadku gatunków ssaków o wyraźnych cechach pozwalających rozpoznać poszczególne osobniki (np. duże kotowate) znakowanie może zostać pominięte – przeprowadzana jest seria dwukrotnych obserwacji, która może być zastąpiona przez wspomniany uprzednio system fotopułapek (Trolle, Kery 2003; Ullas et al. 2004; Soisalo, Cavalcanti 2006). Do szacowania liczebności populacji ssaków metodą znakowania i powtórnego odłowu wykorzystywane są również techniki telemetryczne. Dzięki nim można określić dokładną liczbę osobników oznakowanych (zaopatrzonych w nadajniki), przebywających w dniu przeprowadzania obserwacji na badanym terenie, co zmniejsza błąd uzyskanego wyniku (Hewison et al. 2007). Ze względu na czasochłonność, ta grupa metod wykorzystywana jest raczej do badań ekologicznych (np. Gill et al. 1996) niż do celów praktyki zarządzania zwierzyną. Bywa stosowana także do testowania dokładności innych metod (Meriggi et al. 2008; Garel et al. 2010).

Metody oparte na wyłowieniu

Metody te nie są stosowane w Polsce, choć ich niewątpliwą zaletą jest fakt, że w przypadku jeleniowatych część potrzebnych danych jest dostępna z zestawień wielkości pozyskania. W tej grupie metod można wyróżnić modele oparte na wyłowieniu selektywnym (change in ratio, CIR) i nieselektywnym (catch per unit effort, C/E) (Lancia et al. 1994).

Wyłów selektywny (change in ratio, CIR)

Metoda może mieć zastosowanie do populacji jednego gatunku z wyraźnie różniącymi się grupami osobników (np. z silnym dymorfizmem płciowym) lub populacji dwu gatunków, poddanych presji łowieckiej o różnym natężeniu (Lancia et al. 1994; Okarma, Tomek 2008). Spełnione muszą zostać ponadto warunki: (1) populacja jest zamknięta; (2) „obserwowalność” zwierząt z obu grup (x i y) się nie różni; (3) liczba zabitych zwierząt z obu grup jest znana i różna. W takim

przypadku, szacując udział zwierząt grupy x przed (P_1) i po wyłowieniu (P_2) oraz znając liczbę zwierząt usuniętych z populacji ($R=R_x+R_y$), można oszacować początkową liczebność populacji jako:

$$\hat{N} = \frac{R_x - RP_2}{P_1 - P_2}, \text{ a końcową: } \hat{N}_2 = \hat{N}_1 - R.$$

Wylów nieselektywny (catch per unit effort, C/E)

Metoda ta bazuje na założeniu, że im więcej zwierząt zostanie usuniętych z populacji, tym bardziej efektywność odłowu (np. na jednostkę „wysiłku”, np. noc polowania przez jedną osobę) będzie się zmniejszać, aż w końcu – po usunięciu całej populacji, osiągnie 0. Na podstawie tempa zwiększania się wysiłku potrzebnego do odłowienia kolejnych osobników oraz skumulowanego odłowu oblicza się równanie regresji, a więc też liczebność populacji, przy której odłów będzie zerowy. Praktycznym przykładem zastosowania metody jest wyznaczenie wielkości populacji inicjalnej (przed sezonem) na podstawie znanej śmiertelności (pozyskanie i inne przyczyny) oraz liczby obserwacji przez 1 osobę w ciągu godziny (Lancia et al. 1994).

Podobnie jak przy wylowie selektywnym tu również (1) populacja jest zamknięta; (2) nie zmienia się prawdopodobieństwo schwymania (obserwowalność) poszczególnych osobników; (3) znana jest łączna śmiertelność, niezależnie od przyczyny. Istnieją jednak modele pozwalające na stosowanie tej metody dla populacji otwartych, a także gdy prawdopodobieństwo schwymania / obserwacji na jednostkę „wysiłku” będzie mało nieliniowo, np. wskutek zmian zachowania zwierząt. Przykład zastosowania tego typu badań w odniesieniu do jelenia szlachetnego w Norwegii zaprezentowali Myrseth i inni (2007), którzy stwierdzili że liczba obserwowanych osobników w przeliczeniu na myśliwego i jednostkę czasu jest dobrym wskaźnikiem trendów zmian liczebności populacji.

Obserwacje przy karmiskach i żerowiskach oraz na powierzchniach otwartych

Liczba osobników wychodzących na powierzchnie otwarte, mimo że w wielu krajach stosowana do ustalania wielkości odstrzału dla saren (Merrigi et al. 2008), nie jest właściwie wskaźnikiem liczebności zwierzyny. Może jednak dostarczać wielu dodatkowych informacji (np. o strukturze populacji czy przyroście zrealizowanym), pozwala także na oszacowanie minimalnego stanu populacji. Liczenie tych osobników przeprowadza się wczesną wiosną, gdy otwarte tereny oferują atrakcyjną bazę żerową, w czasie największej ich aktywności (wcześnie rano i wieczorem). Okarma i

Tomek (2008) zalecają, by ze względu na terytorializm saren stosować je wyłącznie w niewielkich kompleksach leśnych (do 1 km szerokości), co pozwoli zaobserwować większość osobników.

W przypadku jeleni obserwacje takie przeprowadzono w Słowińskim Parku Narodowym, gdzie wykazano, że na ich podstawie nie można określić liczebności. Frakcja osobników wychodzących na otwarte powierzchnie jest zmienna, zależy na przykład od warunków pogodowych, atrakcyjności żerowej powierzchni, presji łowieckiej. Ponadto rytm aktywności dobowej poszczególnych osobników również może być nieco różny (Dzięciołowski et al. 1995).

Na podobnej zasadzie przeprowadzane są obserwacje jeleni i danieli oraz dzików na żerowiskach. Wymagana jest możliwość odróżnienia poszczególnych watah dzików bądź chmar jeleni, co może nastręczać dużych trudności (Okarma, Tomek 2008).

Liczenie zwierząt na transektach (distance sampling)

Tzw. distance sampling jest techniką zbioru danych na trasach przemarszu (transektach) bądź punktowo. Szeroki opis podstaw teoretycznych tej metody zawierają publikacje Buckland i inni (1993) i Thomas i inni (2002). Prace terenowe polegają na obserwacji zwierząt przez obserwatora poruszającego się po wyznaczonych transektach określonej długości, określeniu prostopadłej odległości zaobserwowanych grup zwierząt każdego gatunku od transektu oraz liczebności tych grup. Prostopadłą odległość oblicza się zazwyczaj na podstawie pomierzonej w terenie odległości zwierząt od obserwatora oraz kąta (azymutu) obserwacji. Zastosowanie metody distance sampling wymaga spełnienia czterech podstawowych założeń: (1) wszystkie zwierzęta znajdujące się na transekcie zostaną zauważone; (2) zwierzęta pozostają w jednym położeniu co najmniej do czasu obserwacji (nie są płoszone przez obserwatorów); (3) lokalizacja zwierząt wzdłuż transektu została dokładnie określona oraz (4) obserwacje poszczególnych grup osobników są niezależne. Metoda ta nie wymaga zaobserwowania wszystkich zwierząt wzdłuż transektu, co jest istotne w „zamkniętych” środowiskach, z ograniczoną widocznością. Prawdopodobieństwo obserwacji, wynikające z rozkładu odległości obserwowanych zwierząt od transektu, jest porównywane modelami matematycznymi, co pozwala na ekstrapolowanie zagęszczenia zwierząt. Do opracowania wyników zebranych za pomocą metodyki distance sampling opracowano specjalne programy komputerowe, np. DISTANCE (Buckland et al. 1993).

Z uwagi na wygodę poruszania się i efektywność zbioru danych w środowisku leśnym jako transekty

często wykorzystywane są drogi i linie oddziałowe, zwłaszcza w przypadku obserwacji wykonywanych z samochodu. Ward i inni (2004) wykazali, że większość saren nie reagowała ucieczką na obecność samochodu, a więc założenie (2) zostało spełnione. Jednak przy obliczeniach konieczne jest wzięcie pod uwagę możliwości unikania dróg przez zwierzęta, co może być wywołane np. odstrzałem z nich prowadzonym (Sage et al. 1983). Gill i inni (1997) stwierdzili, że w trakcie ich badań sarny tylko w niewielkim stopniu unikały dróg.

Liczenia zwierząt na transektach – metoda termowizyjna

Rosnąca dostępność oraz coraz lepsze parametry kamer termowizyjnych sprawiły, że coraz częściej są one używane do celów badań ekologicznych. Niewątpliwą ich zaletą jest fakt, że umożliwiają przeprowadzanie całkowicie pasywnego przeszukiwania środowiska nocą, w czasie aktywności zwierząt oraz niwelują efekt ochronnego ubarwienia utrudniający obserwacje dzienne. Ponadto nocą zwierzęta często są mniej płochliwe niż w ciągu dnia (Cederlund et al. 1998). W wykonanym w USA porównaniu efektywności użycia różnych typów sprzętu mogącego znaleźć zastosowanie do obserwacji i inwentaryzacji zwierząt (reflektory, noktowizory, kamery termowizyjne) termowizja okazała się najlepsza w „wykrywaniu” osobników (Belant i Seamans 2000). Kamery termowizyjne skutecznie wykorzystywano również do odszukiwania ciałąt jelenia wirginijskiego (*Odocoileus virginianus* Zimmermann) w celu ich oznakowania (Ditchkoff et al. 2005).

Wykorzystanie kamer termowizyjnych na transektach (zwykle obserwacje zbierane są zgodnie z metodą distance sampling) zostało przetestowane w kilku krajach, jednak wciąż jest to zagadnienie wymagające dalszych badań. Niemniej jednak dotychczasowe efekty prac są obiecujące. Gill i inni (1997) uzyskali dużą precyzję oszacowania populacji sarny. Smart i inni (2004) stwierdzili, że metoda termowizyjna lepiej będzie oddawać trendy zmian w populacji niż porównywane z nią dwie metody pośrednie oparte na liczeniu odchodów (największa siła statystyczna). We Włoszech wykazano przydatność termowizji do oceny liczebności jeleni w Alpach (Focardi 2006) i danieli w środowisku śródziemnomorskich lasów dębowych, lasów sosnowych oraz makii w rezerwacie Castelporziano koło Rzymu (Franzetti 2007).

Liczenie zwierząt na transektach z użyciem reflektora – spotlight counts

Liczenie zwierząt przez obserwatorów poruszających się samochodem może też się odbywać z użyciem

reflektora (spotlight counts). Liczenie powinno być przeprowadzane w czasie aktywności zwierząt, na przykład kilka godzin po zachodzie słońca (Winchcombe, Ostfeld 2001; Acevedo et al. 2008). Metoda ta zdobyła dużą popularność w USA, zwłaszcza na terenach otwartych lub półotwartych. Była też testowana w Europie, jednak w przypadku sarny stwierdzono, że jej wyniki są mało wiarygodne, np. liczenie metodą „spotlight” nie wykazało istotnej zmiany liczebności populacji przed i po sezonie łowieckim, gdy odstrzelono ok. 30% populacji (van Laere et al. 1998, za: Cederlund et al. 1998). W Polsce Dzieciółowski (1995) stwierdził, że nie umożliwia ona dobrych przybliżeń liczebności jeleni, gdyż zmienność zachowania się zwierząt (wynikająca z presji łowieckiej, bazy żerowej, warunków atmosferycznych itp.) wpływa na to, jaką część populacji można zaobserwować w liczeniach.

Inwentaryzacja lotnicza

Inwentaryzacja lotnicza do niedawna była ograniczona do środowisk o dobrej widoczności (nieleśnych), np. w Afryce czy Ameryce Północnej. Również na otwartych terenach Szkocji okazała się dawać lepsze efekty w porównaniu z naziemną inwentaryzacją (Daniels 2006). Zwykle obserwacje lotnicze prowadzone są na transektach pasowych, czasem z wykorzystaniem metody distance sampling lub w połączeniu z różnorakimi modyfikacjami capture-mark-resight. Sama obserwacja może być bezpośrednia lub pośrednia – w postaci zdjęć / filmów w paśmie widzialnym lub termowizyjnych.

Największym ograniczeniem inwentaryzacji lotniczej w warunkach leśnych jest brak możliwości policzenia znacznej frakcji zwierząt, zamaskowanych przez roślinność (Floyd et al. 1979). Dlatego też dla zastosowania inwentaryzacji lotniczej w środowisku leśnym może być konieczne określenie „obserwowalności”. Można to zrobić, porównując na części badanego terenu liczbę zwierząt zaobserwowanych z samolotu / śmigłowca z liczbą zwierząt określoną innymi metodami (np. Beasom et al. 1986). Możliwe jest także zaopatrzenie części osobników w nadajniki telemetryczne. Wiedząc, ile z nich było obecnych w czasie liczenia w danym terenie, można przyjąć założenie, że frakcja zaobserwowanych osobników z nadajnikami tej grupy będzie taka sama jak dla całej populacji (Gould et al. 2005). Na efektywność i precyzję szacunków wpływ ma liczba powtórzeń przelotów oraz intensywność pobierania próby (czyli, jaka część terenu będzie pokryta obserwacjami).

3. Metody pośrednie – rejestracja śladów bytowania zwierząt w środowisku

Liczenie grup odchodów

Badania wykorzystujące liczenie odchodów w celu określania liczebności i trendów zmian zaczęto powszechnie stosować w latach 1930. (Neff 1968). Bezsporną zaletą tych metod jest możliwość jednoczesnego określenia relatywnej intensywności użytkowania różnych środowisk przez zwierzęta (Dzięciołowski 1973, 1976; Prins, Bokdam 1990; Prokešová et al. 2006; Skarin 2007). Najczęściej stosowane są dwa sposoby określania zagęszczenia odchodów: liczenie liczby grup odchodów znajdujących się na danej powierzchni (faecal standing crop; FSC) lub określanie tempa akumulacji odchodów (faecal accumulation rate; FAR). Pierwsza procedura polega na jednorazowym określeniu liczby grup odchodów obecnych na powierzchniach próbnych. Do przeliczenia zagęszczenia odchodów na liczebność populacji niezbędna jest znajomość tempa rozkładu odchodów oraz częstości defekacji (Dzięciołowski 1973, 1976; Aulak, Babińska-Werka 1990; Campbell et al. 2004; Smart et al. 2004; Hemami, Dolman 2005). W drugim przypadku określana jest akumulacja odchodów w określonym przedziale czasu na powierzchniach uprzednio uprzątniętych (Aulak, Babińska-Werka 1990; Campbell et al. 2004; Smart et al. 2004; Hemami, Dolman 2005).

Liczba grup odchodów na powierzchni (faecal standing crop, FSC)

Ze względu na dużą zmienność tempa dekompozycji odchodów w zależności od badanego gatunku, zbiorowiska, warunków pogodowych (Van Etten, Bennet 1965; Dzięciołowski 1976b; Aulak, Babińska-Werka 1990; Lehmkuhl et al. 1994; Chapman 2004; Hemami, Dolman 2005; Tsaparis et al. 2009), a także obecności koprofagów (Massei et al. 1998; Romero-Alcaraz, Ávila 2000), czas rozkładu należy każdorazowo określać eksperymentalnie. Jest to główne ograniczenie metody FSC. Laing i inni (2003) zaproponowali prostą procedurę obliczania tempa dekompozycji, wymagającą uprzedniego odnalezienia i oznaczenia pewnej ilości świeżych odchodów i w momencie właściwej inwentaryzacji określenia (jednokrotnie), ile z nich uległo rozkładowi. Czasochłonne obserwacje tempa rozkładu na poletkach zastąpiono tu stosunkowo prostymi obliczeniami.

Miarodajność otrzymanych szacunków w dużej mierze zależy od skuteczności odnajdywania odchodów na powierzchniach próbnych, co zależy od czynnika ludzkiego, zarówno od dokładności osoby zliczającej

odchody, jak i od poprawności zaliczania bądź odrzucania grup odchodów leżących na granicy poletka / transektu oraz umiejętności określenia liczby grup, gdy pojedyncze odchody zalegają na większej powierzchni (Van Etten, Bennet 1965; Neff 1968). Wykrywalność odchodów może się różnić w zależności od rodzaju roślinności oraz pory roku. Najlepszym okresem do liczenia odchodów jest przedwiosnie (Persson 2003 a,b; Theuerkauf et al. 2008) Rozwiązaniem części problemów związanych z odnalezieniem odchodów i prawidłową oceną obserwacji skrajnych może być liczenie odchodów na transektach, z zastosowaniem tzw. distance sampling (Marquez et al. 2001; Ellis et al. 2005). Metoda ta nie wymaga odnalezienia wszystkich grup odchodów (Buckland et al. 1993; Thomas et al. 2002). Innym sposobem na oszacowanie rzeczywistej liczby zjawisk jest przeprowadzenie liczenia przez dwóch niezależnych obserwatorów oraz wykorzystanie estymatorów z grupy metod znakowania i odłowu CMR (Magnusson et al. 1978). Jenkins i Manly (2008) wykorzystali podobną metodę do oceny liczby odchodów jeleniowatych. Dzięki zaproponowanej przez nich procedurze możliwe jest zredukowanie błędów spowodowanych obecnością różnych gatunków, stopniem rozwoju roślinności czy różnicami w wykrywaniu grup odchodów przez poszczególnych obserwatorów itp., ponadto możliwe jest odejście od restrykcyjnych założeń metod z grupy distance sampling.

Drugim punktem krytycznym – obok wyznaczenia tempa rozkładu – jest określenie częstości defekacji. Parametr ten może się silnie wahać w zależności od gatunku, diety, pory roku, stanu fizjologicznego zwierząt, udziału osobników młodych etc. (Van Etten, Bennet 1965; Neff 1968; Dzięciołowski 1976b; Marquez et al. 2001; Murray et al. 2005). Dane na ten temat dostępne w literaturze często dotyczą zwierząt bytujących w zagrodach, stąd ich ekstrapolacja na zwierzynę w warunkach otwartych jest potencjalnym źródłem błędów.

Tempo akumulacji odchodów (faecal accumulation rate, FAR)

Metoda ta zakłada wyeliminowanie konieczności określania tempa rozkładu poprzez liczenie tylko odchodów zdeponowanych w znanym czasie. Wymaga to uprzedniego oczyszczenia poletek próbnych / transektów pasowych lub też oznaczenia wszystkich odchodów trwałą farbą, tak aby nie zostały ponownie policzone podczas właściwego zbioru danych (Campbell et al. 2004; Smart et al. 2004; Prokesova 2006). Tak więc w metodzie tej wyeliminowano jedno źródło błędów (tempo rozkładu), jednak kosztem zwiększonego nakładu pracy. Tym niemniej, podobnie jak w metodzie liczenia grup odchodów (FSC), przeliczenie zagęszczenia odchodów

na zagęszczenie zwierząt wymaga znajomości częstotliwości defekacji.

W literaturze znaleźć można wiele porównań obu metod pod względem praco- i czasochłonności, dokładności szacunków i powtarzalności wyników. Campbell i inni (2004) stwierdzili, że FSC jest nieco bardziej precyzyjna, lecz bardziej kosztowna i czasochłonna niż FAR (ze względu na nakłady pracy związane z określaniem tempa rozkładu odchodów). Do nieco innych wniosków doszli Smart i inni (2004), którzy wykazali duże różnice precyzji i siły statystycznej na korzyść FSC. Metoda FAR może się gorzej sprawdzać przy małym zagęszczeniu zwierząt, gdy liczenie odchodów następuje po stosunkowo krótkim czasie akumulacji (aby uniknąć wpływu procesu rozkładu). W tej sytuacji wiele poletek może być „pustych”, a tym samym wielkość próby uzyskana przy podobnym nakładzie pracy znacznie mniejsza, co ma odzwierciedlenie w dokładności obliczeń (Laing et al. 2003; Campbell et al. 2004).

Dla obu omawianych sposobów źródłem błędu może być różnica między powierzchnią / długością transektów geodezyjną (mierzoną na mapie) i rzeczywistą (mierzoną po powierzchni gruntu). Sytuacja taka dotyczy zasadniczo wyłącznie stromych stoków, a jej skutkiem może być niedoszacowanie zagęszczenia odchodów (Reff 1968; Marquez et al. 2001). Dlatego też używając tej metody na stromych stokach, należy określić wynikający z nachylenia stoku współczynnik korygujący. Ponadto obie metody mogą dawać duże błędy tam, gdzie jednocześnie występują gatunki o podobnych odchodach (np. owce i kozy oraz jelenie w Szkocji – Daniels 2006).

Metody genetyczne

Rozwój badań genetycznych sprawił, że zaczęto tego rodzaju analizy wykorzystywać również do szacowania liczebności populacji zwierząt. Ze względu na wysokie koszty tych metod, stosowane są głównie w badaniach gatunków rzadkich. W przypadku zwiększenia ich dostępności będzie je można wykorzystać w zarządzaniu populacjami dzikich zwierząt. Bezsporną ich zaletą jest możliwość mało inwazyjnego pobierania materiału do badań (np. próbki krwi: Pearse et al. 2001) lub wręcz całkowicie bezinwazyjnego: mogą to być odchody, sierść, skorupy jaj, szczątki zawarte w wypluwkach sów (np. Taberlet, Fumagalli 1996; Kohn et al. 1999; Woods et al. 1999; Mowat, Paetkau 2002; Boulanger 2008). Przegląd potencjalnych źródeł błędów mogących zniekształcić wyniki badań genetycznych z bezinwazyjnie pobieranych prób zawarł w swojej publikacji Taberlet i in. (1999).

Oszacowanie wielkości populacji na podstawie liczby genotypów w pobranej próbie może być oparte na

tw. krzywej rarefakcji (rozrzedzenia), czyli funkcji opisującej zależność pomiędzy wielkością próby a liczbą gatunków w niej zanotowanych. Wraz ze wzrostem liczby prób krzywa rarefakcji ulega spłaszczeniu, zbliżając się do swojej asymptoty, której wartość y uznaje się za poszukiwaną liczbę gatunków. Metoda ta została opracowana pierwotnie do określania liczby gatunków (zwierząt, roślin) na danym terenie (Sanders 1968; Colwell, Coddington 1994). Analogicznie, przy szacowaniu liczebności populacji danego gatunku funkcja może obrazować zależność pomiędzy liczbą próbek (np. odchodów) a skumulowaną liczbą wykrytych w nich genotypów (np. Kohn et al. 1999; Petit, Valiere 2006).

Do szacowania liczebności na podstawie badań genetycznych wykorzystuje się również zmodyfikowane metody oparte na znakowaniu i odłowieniu (CMR – Kohn et al. 1999; Woods et al. 1999; Mowat, Paetkau 2002; Petit, Valerie 2006; Boulanger et al. 2008). W przypadku niewielkich populacji bardzo rzadkich gatunków, tam gdzie zebranie dostatecznie dużej próby do zastosowania metod z grupy CMR jest trudne, możliwe jest również zastosowanie modeli opartych na wylowie nieselektywnym (C/E, Romain-Bondi et al. 2004).

Tropienia

Metoda ta była do niedawna zalecana jako podstawa inwentaryzacji jeleni i dzików w Polsce. Tropienia przeprowadza się pod koniec zimy, po świeżym opadzie śniegu. Cały obszar objęty liczeniami dzielony jest na fragmenty, które podlegają jednoczesnemu otropieniu. Różnica pomiędzy liczbą tropów zwierząt wchodzących na daną powierzchnię i z niej wychodzących jest uznawana za liczbę zwierząt bytujących w tym fragmencie łowiska. Poważnym mankamentem takiego sposobu postępowania jest niemożność uwzględnienia w końcowym bilansie osobników, które wyszły z otropionych powierzchni, a następnie na nie powróciły. Błąd systematyczny może również wynikać z wyboru zbyt dużych powierzchni, gdy część zwierząt pozostaje wewnątrz (zwłaszcza osiadłe sarny). Na ruchliwość zwierzyny wpływają też inne czynniki, jak np. temperatura, grubość pokrywy śnieżnej, presja łowiecka czy obecność drapieżników. Ponadto na terenach o dużym zagęszczeniu zwierzyny problemem może być ustalenie na podstawie tropów liczebności ugrupowań (Okarma, Tomek 2008). Wyniki otrzymane z tropień obciążone są więc często dużym błędem. Pucek i inni (1975) stwierdzili, że tropienia zaniżają liczbę osobników 1,5–5 razy w stosunku do pędzeń próbnych. Relacja zagęszczenia tropów do rzeczywistej liczebności zwierzyny może być ponadto różna w różnych

regionach (Dzięciołowski 1995), co może być wynikiem zróżnicowanej ruchliwości zwierząt wynikającej z warunków środowiskowych, obecności drapieżników, presji myśliwych etc.

W krajach Federacji Rosyjskiej tropienia są powszechnie stosowane do szacowania liczebności zwierząt z użyciem tzw. formuły Foromozova (in. Foromozova-Malyshva-Pereleshina), w której do obliczeń wykorzystuje się liczbę tropów na transektach oraz średni dzienny dystans pokonywany przez zwierzęta danego gatunku (Foromozov 1932, za: Stephens et al. 2006). Na podstawie danych zebranych w rezerwacie w górach Sihotè-Alin' stwierdzono, że metoda ta daje mało precyzyjne wyniki, zwłaszcza przy małym zagęszczeniu populacji (Stephens et al. 2006). Trzeba pamiętać też o tym, że dobowy marszruta zwierząt poszczególnych gatunków będzie się zmieniać w zależności od wymienionych wcześniej czynników.

Liczenie ryczących byków (metoda Langvatna)

Wykorzystanie nasłuchów byków w czasie rykowiska, prowadzonych równocześnie przez kilku obserwatorów, do określenia liczebności populacji jeleni zaproponował Langvatn (1977). Na podstawie kierunku, z którego słyszano ryczenie, szacowanej odległości osobnika, pory obserwacji oraz indywidualnej zmienności ryczenia można zidentyfikować i policzyć wszystkie osobniki aktywne głosowo. Dlatego też, określwszy strukturę płciową i wiekową (zasadniczo ryczą byki czteroletnie i starsze), możliwe jest określenie liczebności populacji. Stosowane bywają zarówno nasłuchy stacjonarne, jak i na transektach (Langvatn 1977; Bobek et al. 1986; Mazzarone et al. 1991; Dzięciołowski et al. 1997). Dzięciołowski i inni (1997), oceniając tą metodą liczebność jeleni w Puszczy Białowieskiej, doszli do wniosku, że przy spełnieniu założeń dotyczących dokładności określenia struktury populacji, może być ona dobrym wskaźnikiem trendów zmian liczebności. Jednak już kilka lat później współautorka wspomnianej publikacji zrewidowała swój pogląd, wskazując na kilka czynników mogących silnie zniekształcić – zwykle zaniżyć – wynik (Kossak 2001). Natężenie rykowiska zmienia się z czasem: początkowo słychać stosunkowo niewiele ryczących byków, potem ich liczba gwałtownie rośnie, a następnie, pod koniec sezonu godowego szybko maleje, ale w każdym roku przebieg rykowiska może być nieco inny. Liczba ryczących byków może być różna również w poszczególnych dniach, a także w zależności od pory, warunków pogodowych, liczby byków w danym miejscu czy ich wieku. Ponadto ukształtowanie terenu może powodować, że nie wszystkie osobniki zostaną usłyszane. Wszystkie te czynniki powodują, że liczenie ryczących

byków może jedynie uzupełniać inne metody określania liczebności jelenia. Szeroką analizę potencjalnych źródeł błędów przedstawili Ciucci i inni (2009), którzy podkreślili ograniczoną przydatność nasłuchów.

4. Wskaźniki ekologiczne – alternatywa dla inwentaryzacji?

Trudności określenia bezwzględnej liczby zwierząt, zwłaszcza bytujących w „zamkniętym” środowisku leśnym, sprawiły, że podejmowane są próby zastąpienia inwentaryzacji za pomocą wskaźników dostarczających funkcjonalnej informacji o systemie populacja-środowisko. Możliwe jest wybranie zestawu wskaźników, które będą łatwo mierzalne, wrażliwe na zmiany w systemie ekologicznym (np. skorelowane z zagęszczeniem zwierząt i dostępnością zasobów), a jednocześnie będą reagować na nie w przewidywalny i mało zmienny sposób (Dale, Beyerel 2001; Milner-Gulland, Akçakaya 2001). Morellet i inni (2007) zaproponowali śledzenie zmian w czasie wskaźników co najmniej trzech kategorii: mówiących o względnych zmianach liczebności populacji, określających presję roślinożerców na środowisko oraz bazujących na mierzalnych cechach osobników.

Najczęściej stosowanym wskaźnikiem mówiącym o trendach zmian liczebności populacji jest tzw. kilometric index of abundance (KAI), który jest oparty na założeniu, że liczba zwierząt obserwowanych na każdy kilometr pokonanej odległości (standaryzowane transekty piesze, liczenie zimą o świcie i o zmierzchu) jest skorelowana z zagęszczeniem (Vincent et al. 1991, 1996; Acevedo et al. 2008). Garel i inni (2010) wykorzystali liczenia w świetle reflektorów testując podobny wskaźnik – liczbę osobników bądź grup na 1 km. W przypadku jeleni okazało się, że lepsze efekty daje liczenie grup zamiast pojedynczych osobników (Acevedo et al. 2008; Garel et al. 2010). Do grupy wskaźników zmian liczebności można też zaliczyć wskaźniki wykorzystujące zliczanie odchodów, bez ekstrapolacji tych wyników na bezwzględną wielkość populacji (Acevedo et al. 2007, 2008). Również tropienia przeprowadzane na transektach, równomiernie bądź losowo rozmieszczonych na badanej powierzchni, mogą zostać wykorzystane jako wskaźnik trendów zmian populacji (Dzięciołowski 1976a). Jednak posługując się wskaźnikami, trzeba wziąć pod uwagę, iż ta sama wartość liczbowa wskaźnika może oznaczać inne zagęszczenie w zależności od różnych czynników środowiskowych, nie mogą więc być one bezpośrednio wykorzystywane do porównań różnych terenów (Morellet et al. 2007).

Spośród drugiej grupy wskaźników użyteczne mogą być także obserwacje stopnia zgrzyzania pospolitych i

chętnie zjadanych roślin (tzw. browsing index, Morellet et al. 2001, 2007). Dają one wyniki skorelowane z otrzymanymi innymi metodami, zwłaszcza gdy oparte są na najbardziej pożądanym przez zwierzyń gatunkach (Acevedo et al. 2008). Morellet i inni (2001) stwierdzili, że stopień zgryzania jeżyny i maliny (*Rubus* sp.) dobrze odzwierciedla zmiany liczebności populacji sarny. Innym przykładem może być trójlist wielkokwiatowy (*Trillium grandifolium*), chętnie zgryzany przez jelenia wirginijskiego. Ze względu na fakt, że najchętniej wybierane są rośliny najwyższe, a osobniki kwitnące są wyższe od płonnych, wraz ze wzrostem presji roślinożerców zmniejsza się udział trójlistów kwitnących. Występuje również silna zależność pomiędzy intensywnością zgryzania roślin a ich wysokością w roku następnym (Anderson 1994; Koh et al. 2010).

Inna grupa wskaźników opiera się na pomiarach fenotypowych cech osobników pozyskiwanych w sezonie łowieckim, zmieniających się wraz z dostępnością zasobów, a więc również ze względnymi zmianami zagęszczenia. Na przykład w przypadku sarny jako wskaźniki zaproponowano odległość od czubka racicy do końca kości piętowej u kozłat (Toïgo et al. 2006; Zannèse et al. 2006) oraz średnią masę kozłat na początku zimy (Gaillard et al. 1996). Również średnia długość zuchwy osobników dorosłych pomierzona dla poszczególnych kohort odzwierciedla ich poziom odżywienia w młodości, a więc także trendy zmian zagęszczenia populacji (Hewison et al. 1996). Jakość informacji dostarczana poprzez wskaźniki oparte na pomiarach biometrycznych zależy od wielkości próby, a więc w okresach niskiego pozyskania powinno się ono skupić na osobnikach młodocianych, jako najbardziej wrażliwych na zmiany zagęszczenia (Gaillard et al. 2000). Innymi proponowanymi wskaźnikami zagęszczenia są takie parametry jak sukces reprodukcyjny samic czy wielkość ugrupowań zimowych (Vincent et al. 1995).

5. Podsumowanie

Możliwość oszacowania liczebności populacji, a przynajmniej trendów jej zmian jest podstawą zarządzania zwierzyńą, a szerzej – zasobami naturalnymi. Przedstawiony przegląd wskazuje, że brak jest metody uniwersalnej, która byłaby zarazem tania, możliwie dokładna i dostosowana do szerokiego spektrum gatunków, środowisk i różnorodnych celów inwentaryzacji. Wybór metody oceny liczebności powinien być podyktowany sposobem wykorzystania jego rezultatów, charakterem badanego środowiska, możliwościami organizacyjnymi, potencjalnymi kosztami oraz oczekiwaną dokładnością. Otrzymany wynik bę-

dzie zawsze zniekształcony przez błąd systematyczny, wynikający z zastosowanej metody (niestety zwykle o nieznanym wartości), oraz błąd przypadkowy, podlegający modelowaniu statystycznemu. Trzeba przyjąć jako zasadę, że żadne, nawet najbardziej wyszukane obliczenia nie zniwelują błędów wynikających z nieprawidłowego bądź niestarannego zbioru danych. Część metod daje wyniki obciążone stosunkowo małym błędem, lecz ze względu na np. wysokie koszty jest ograniczona raczej do celów badawczych niż wykorzystania w praktyce zarządzania zwierzyńą.

Dużą nadzieję budzi wykorzystanie nowoczesnych technologii (np. termowizji), jednakże jest to nowy obszar, wciąż wymagający testowania, zwłaszcza w warunkach zamkniętego środowiska leśnego. Stosowanie metod nawet niedoskonałych, lecz mających podstawy metodyczne zbioru i analizy danych jest rozwiązaniem bardziej rozsądnym niż opieranie się na subiektywnych szacunkach. Dobrą praktyką byłoby przeprowadzanie inwentaryzacji wspólnie przez wszystkie zainteresowane strony, często o sprzecznych interesach, np. miejscowych leśników i myśliwych. W ten sposób wiele niejasności i konfliktów wywoływanych przy ustalaniu planów pozyskania zwierzyńy zostałyby wyeliminowane. Wydaje się, że zwłaszcza w rejonach występowania dotkliwych szkód w uprawach leśnych lub tam, gdzie kwestia pozyskania zwierzyńy wymaga szczególnej uwagi np. ze względu na obecność dużych drapieżników, warto rozważyć inwentaryzację za pomocą np. pędzeń próbnych. Być może, w celu obniżenia kosztów, sprawdziłoby się przeprowadzanie ich np. co 2–3 lata, przy założeniu monitorowania przyrostu oraz śmiertelności.

Należy jednak zastanowić się, czy model planowania łowieckiego oparty na ustalaniu i rozliczaniu pozyskania co do osobnika, podczas gdy liczebność jest określana w dużym przybliżeniu (oraz na podstawie przyrostu określonego na kilka miesięcy przed sezonem rozrodu i wiele miesięcy przed sezonem łowieckim), nie powinien zostać zrewidowany. W sytuacji niepewnych wyników oceny liczebności korzystniejsze może być opieranie się na wskaźnikach pokazujących raczej trendy zmian liczebności (oraz ich nasilenie), niż jej dokładną wartość. Wydaje się to uzasadnione zarówno jeżeli rozpatrujemy dużą skalę przestrzenną (np. cały krajobraz), jak i mniejszą, np. poszczególne kompleksy leśne czy obwody łowieckie. Co więcej, wskaźniki dostarczają informacji o kondycji środowiska i jej zmianach w powiązaniu ze zmianami zagęszczenia kopytnych, a więc przybliżają obraz całego zarządzanego systemu. Oczywiście, w zależności od skali przestrzennej konieczne byłoby operowanie innym zestawem wskaźników. Niezbędnym uzupełnieniem ich wykorzystania wydaje się być informacja o strukturze

(wiekowej, płciowej) oraz przyroście zrealizowanym. Do określenia tych właśnie parametrów doskonale nadają się całoroczne obserwacje w łowisku. Jednakże odejście od określania ze złądną dokładnością stanu zwierzyny wymagałoby nie tylko zmian organizacyjnych i prawnych, ale przede wszystkim gruntownej wiedzy ekologicznej wśród osób odpowiedzialnych za zarządzanie zwierzyną.

Literatura

- Acevedo P., Vincente J., Höfle U., Cassinello J., Ruiz-Fons F., Gortazar C. 2007. Estimation of European wild boar relative abundance and aggregation: a novel method in epidemiological risk assessment. *Epidemiology and Infection*, 135: 519–527.
- Acevedo P., Ruiz-Fons F., Vincente J., Reyes-Garcia R., Alpaga, V., Gortazar C. 2008. Estimating red deer abundance in a wide range of management situations in Mediterranean habitats. *Journal of Zoology*, 276: 37–47.
- Andersen J. 1953. Analysis of the Danish roe deer population based on the extermination of the total stock. *Danish Review of Game Biology*, 2: 127–155.
- Anderson R. C. 1994. Height of white-flowered trillium (*Trillium grandifolium*) as an index of deer browsing intensity. *Ecological Applications*, 4 (1): 104–109.
- Aulak W., Goszczyński J. 1986. Inwentaryzacja populacji kopytnych metodą pędzeń w całych kompleksach leśnych. *Wiadomości Ekologiczne*, XXXII(4): 403–413.
- Aulak W., Babińska-Werka J. 1990. Estimation of roe deer density based on the abundance and rate of disappearance of their faeces from the forest. *Acta Theriologica*, 35: 111–120.
- Beasom S. L., Leon F. G., Synatzske D. R., 1986. Accuracy and precision of counting white-tailed deer with helicopters at different sampling intensities. *Wildlife Society Bulletin*, 14(4): 364–368.
- Belant J. L., Seamans T. W. 2000. Comparison of 3 devices to observe white-tailed deer at night. *Wildlife Society Bulletin*, 28(1): 154–158.
- Bobek B., Perzanowski K., Zieliński J. 1986. Red deer population census in mountains: testing of an alternative method. *Acta Theriologica*, 31: 423–431.
- Borkowski J., Palmer S. C. F., Borowski Z. 2011. Drive counts as a method of estimating ungulate density in forests: mission impossible? *Acta Theriologica*, DOI 10.1007/s13364-010-0023-8
- Boulanger J., Kendall K. C., Stetz J. B., Roon D.A., Waits L. P., Paetkau D. 2008. Multiple data sources improve DNA-based mark-recapture population estimates of grizzly bears. *Ecological Applications*, 18 (3): 577–589.
- Buckland S. T., Anderson D. R., Burnham K. P., Laake J. L. 1993. Distance Sampling: Estimating abundance of biological populations. London, Chapman and Hall.
- Campbell D., Swanson G. M., Sales J. 2004. Comparing the precision and cost-effectiveness of faecal pellet group count methods. *Journal of Applied Ecology*, 41: 1185–1196.
- Capman N. G. 2004. Faecal pellets of Reeves' muntjac, *Muntiacus reevesi*: defecation rate, decomposition period, size and weight. *European Journal of Wildlife Research*, 50: 141–145.
- Cederlund G., Bergqvist J., Kjellander P., Gill R., Gaillard J.M., Boisauvert B. et al. 1998. Managing roe deer and their impact on the environment: maximising the net benefits to society. w: Andersen R., Duncan P., Linnel J.D.C. (eds). *The European Roe Deer: The Biology of Success*. Oslo, Scandinavian University Press.
- Ciucci P., Catullo G., Boitani L. 2009. Pitfalls in using counts of roaring stags to index red deer (*Cervus elaphus*) population size. *Wildlife Research*, 36: 126–133
- Colwell R. K., Coddington J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B*, 345: 101–118
- Côte S. D., Rooney T. P., Tremblay J.-P., Dussault C., Waller D. M. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 113–147,
- Cross P. C., McShea W., Smith T. M. 2006. The combined effects of browsing and disturbance on forest succession: a case study of white-tailed deer impacts in Virginia. Caring for Deer and Forests, A Resource Center for Eastern North America. <http://www.deerandforests.org/resources/the-combined-effects-of-browsing-and-disturbance.pdf>, data dostępu 07.06.2010.
- Daniels M. J. 2006. Estimating red deer *Cervus elaphus* populations: an analysis of variation and cost-effectiveness of counting methods. *Mammal Review*, 26(3): 235–247.
- Dayle V. H., Beyeler S. C. 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators*, 1: 3–10.
- DeCalesta, D. S., Witmer G. W. 1990. Drive-line census for deer within fenced enclosures. Research Paper NE-643. Northeastern Forest Experimental Station, Radnor, PE.
- DeCalesta D. S. 1994. Effects of white-tailed deer on songbirds within managed forests in Pennsylvania. *Journal of Wildlife Management*, 58: 711–718.
- Ditchkoff S. S., Raglin J. B., Smith J. M., Collier B. A. 2005. From the field: capture of white-tailed deer fawns using thermal imaging technology. *Wildlife Society Bulletin*, 33(3): 1164–1168.
- Dzięciołowski R. 1973. The use of pellet-group counts to census red deer (*Cervus elaphus* L.). XIth International Congress of Game Biologists. National Swedish Environment Protection Board, Stockholm.
- Dzięciołowski R. 1976a. Estimating ungulate numbers in a forest by track counts. *Acta Theriologica*, 21: 217–222.
- Dzięciołowski R. 1976b. Roe deer census by pellet-group counts. *Acta Theriologica*, 21: 351–358.
- Dzięciołowski R., Goszczyński J., Wasilewski M., Babińska-Werka J. 1995. Numbers of red deer in Słowiński National Park, Poland. *Acta Theriologica*, 40 (1): 45–51.
- Dzięciołowski R., Kossak S., Wasilewski M., Przypaśniak J., Wawrzyniak P. 1997. Numbers and structure of the Białowieża Forest population of red deer as determined by new census technique. *Journal of Wildlife Research*, 2(3): 231–236.

- Ellis A.M., Bernard R.T.F. 2005. Estimating the density of kudu (*Tragelaphus strepsiceros*) in subtropical thicket using line transect surveys of dung and DISTANCE software. *African Journal of Ecology*, 43: 362–368.
- Floyd T. J., Mech L. D., Nelson M. E. 1979. An improved method of censusing deer in deciduous-coniferous forests. *Journal of Wildlife Management*, 43: 258–261.
- Focardi S., Franzetti B., Monaco A., Pedrotti L. 2006. Estimating red deer populations abundance in the Alps: successful experiments on night surveys. 6th International Deer Biology Congress, Prague.
- Formozov A.N. 1932. Formula dlâ količestvennogo učeta mlekopitauših po sledam. *Zoologičeskij Žurnal*, 11(2): 66–69
- Franzetti B. 2007. Theory and practice of density surface modeling in a distance sampling framework: an evaluation based on night surveys of a fallow deer (*Dama dama* L.) population in a Mediterranean environment. Phd Thesis, Università degli Studi di Ferrara.
- Gaillard J.-M., Delorme D., Boutin J. M., Van Laere G., Boisauvert B. 1996. Body mass of roe deer fawns during winter in two contrasting populations *Journal of Wildlife Management*, 60: 29–36.
- Gaillard J.-M., Festa-Bianchet M., Yoccoz N. G., Loison A., Tod'go C. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of ecology and Systematics*, 31: 367–393.
- Garel M., Bonenfant C., Hamann J.-L., Klein F., Gaillard J.-M. 2010. Are abundance indices derived from spotlight counts reliable to monitor red deer *Cervus elaphus* populations? *Wildlife Biology*, 16: 77–84.
- Gill R.M.A., Johnson A.L., Francis A., Hiscoks K., Peace A.J. 1996. Changes in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) population density in response to forest habitat succession. *Forest Ecology and Management*, 88: 31–41.
- Gill R.M.A., Thomas M.L., Stocker D. 1997. The use of portable thermal imaging for estimating deer population density in forest habitats. *Journal of Applied Ecology*, 34: 1273–1286.
- Gill R.M.A. 2000. The impact of deer on woodland biodiversity. Edinburgh, Forestry Commission Information Note.
- Leśnictwo. 2008. Warszawa, Główny Urząd Statystyczny.
- Gortazar C., Acevedo P., Ruiz-Fons F., Vincente J. 2006. Disease risk and overabundance of game species. *European Journal of Wildlife Research*, 52: 81–87.
- Gould W. R., Smallidge S. T., Thompson B. C. 2005. Mark-resight superpopulation estimation of a wintering elk (*Cervus elaphus canadensis*) herd. *Wildlife Biology*, 11(4): 341–349.
- Hebeisen C., Fattebert J., Baubet E., Fisher C. 2008. Estimating wild boar (*Sus scrofa*) abundance and density using capture-resights in Canton of Geneva, Switzerland. *European Journal of Wildlife Research*, 54: 391–401.
- Hemami M. R., Dolman P. M. 2005. The disappearance of muntjac (*Muntiacus reevesi*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) pellet groups in a pine forest of lowland England. *European Journal of Wildlife Research*, 51: 19–24.
- Hewison A. J. M., Vincent J. P., Bideau E., Angibault J. M., Putman R. J. 1996. Variation in cohort mandible size as an index of roe deer (*Capreolus capreolus*) densities and population trends. *Journal of Zoology*, 239(3): 573–581.
- Hewison A.J.M., Angibault J.M., Cargnelutti B., Coulon A., Rames J.L., Verheyden H., Morellet N. 2007. Using radio-tracking and direct observation to estimate roe deer density in a fragmented landscape – a pilot study. *Wildlife Biology*, 13: 313–320.
- Hino T. 2006. The impact of herbivory by deer on forest bird communities in Japan. *Acta Zoologica Sinica*, 52: 684–686.
- Janvrin J. A., Wiggers E. P., Dailey T. V. 1991. Evaluation of drive counts for estimating northern bobwhite densities. *Wildlife Society Bulletin*, 19(4): 475–481.
- Jenkins K. J., Manly B. F. J. 2008. A double-observer method for reducing bias in faecal pellet surveys of forest ungulates. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1339–1348.
- Kossak S. 2001. Zintegrowana metoda szacowania stanów liczebnych i struktury populacji ssaków łownych i chronionych w Puszczy Białowieskiej. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, Seria A*, 2(915): 35–58.
- Koh S., Bazely D. R., Tanentzap A. J., Voigt D., Da Silva E. 2010. *Trillium grandifolium* height is an indicator of white-tailed deer density at local and regional scales. *Forest Ecology and Management*, 259 (8): 1472–1479.
- Kohn M. K., York E. C., Kamradt D. A., Haught G., Sauvajot R. M., Wayne R. 1999. Estimating population size by genotyping faeces. *Proceedings of the Royal Society Ser. B*, 266: 657–633.
- Krebs C. J. 1997. Ekologia. Eksperymentalna analiza rozmieszczenia i liczebności. Warszawa, PWN.
- Langvatn R. 1977. Social behavior and population structure as a basis for censusing red deer populations. w: Peterle T.J. (ed.) *Proceedings of the 13th Congress of Game Biologists*. Washington, The Wildlife Society: 77–89.
- Laing S. E., Buckland S. T., Burns R. W., Lambie D., Amphlett A. 2003. Dung and nest surveys: estimating decay rates. *Journal of Applied Ecology*, 40: 1102–1111.
- Lancia R. A., Nichols J. D., Pollock K. H. 1994. Estimating the number of animals in wildlife populations. w: Bookhout T. A. (ed.) *Research and management techniques for wildlife and habitats*. Bethesda, Maryland, The Wildlife Society.
- Lehmkuhl J. F., Hansen C. A., Sloan K. 1994. Elk pellet-group decomposition and detectability in coastal forests of Washington. *Journal of Wildlife Management*, 58(4): 664–669.
- Lincoln F. C. 1930. Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. *United States Department of Agriculture Circular*, 118: 1–4.
- Magnusson W. E., Caughley G. J., Grigg G. C. 1978. Double-survey estimate of population size from incomplete counts. *Journal of Wildlife Management*, 42: 174–176.
- Maillard D. 2007. Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology*, 44: 634–643.
- Marquez F. F. C., Buckland S. T., Goffin D., Dixon C., Borchers D.L., Mayle B., Peace A. J. 2001. Estimating deer abundance from line transect surveys of dung: sika deer in Southern Scotland. *Journal of Applied Ecology*, 38: 349–363.

- Massei G., Bacon P., Genov P. V. 1998. Fallow deer and wild boar pellet group disappearance in a Mediterranean area. *Journal of Wildlife Management*, 62: 1086–1094.
- Mazzarone V., Siemoni N., Pedone P., Lovari C., Mattioli L. 1991. A method of red deer (*Cervus elaphus* L.) census during the roaring period in a forested area of the northern Apennines (central Italy). *Proceedings of XXth Congress of the International Union of Game Biologists*: 140–145.
- Meriggi A., Sotti F., Lamberti P., Gilio N. 2008. A review of the methods for monitoring roe deer European populations with particular reference to Italy. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 19 (2): 103–120.
- Milner-Gulland E. J., Akçakaya H.R. 2001. Sustainability indices for exploited populations under uncertainty. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(12): 686–692.
- Morellet N., Champely S., Gaillard J.-M., Ballon P., Boscardin Y. 2001. The browsing index: new tool uses browsing pressure to monitor deer populations. *Wildlife Society Bulletin*, 29 (4): 1243–1252.
- Morellet N., Gaillard J.-M., Hewison M., Ballon P., Boscardin Y., Duncan P., Klein F., Maillard D. 2007. Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology*, 44: 634–643.
- Murray D., Ellsworth E., Zack A. 2005. Assessment of potential bias with snowshoe hare fecal pellet-plot counts. *Journal of Wildlife Management*, 69: 385–395.
- Mowat G., Paetkau D. 2002. Estimating marten *Martes americana* population size using hair capture and genetic tagging. *Wildlife Biology*, 8(3): 201–209.
- Mysterud A. 2006. The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildlife Biology*, 12(2): 129–141.
- Mysterud A., Meisingset E. L., Veiberg V., Langvatn R., Solberg E. J., Loe L. L., Stenseth N. C. 2007. Monitoring population size of red deer *Cervus elaphus*: an evaluation of two types of census data from Norway. *Wildlife Biology*, 13(3): 285–298.
- Nasiadka P. 1998. The accuracy of year-long direct observation by hunters for estimating red deer (*Cervus elaphus* L.). Zomborszky (ed.). *Advances in deer biology. Proceedings of the 4th International Deer Biology Congress*. Kaposvar: 25–28.
- Neff D. J. 1968. The pellet-group count technique for big game trend, census, and distribution: a review. *Journal of Wildlife Management*, 32(3): 597–614.
- Noss A. J., Salidas R. L. C., Crespo J. A. 2006. Drive counts for grey brocket deer *Mazama gouazoubira* in the Bolivian Chaco. *Mammalia*, 2006: 64–69.
- Okarma H., Tomek A. 2008. Łowiectwo. Kraków, Wydawnictwo Edukacyjno-Naukowe H2O.
- Pearse D. E., Eckerman M., Janzen J., Avise J. C. 2001. A genetic analogue of 'mark-recapture' methods for estimating population size: an approach based on molecular parentage assessments. *Molecular Ecology*, 10: 2711–2718.
- Persson I.-L. 2003a. Moose population density and habitat productivity as drivers of ecosystem processes in northern boreal forests. PhD thesis. Umea, Swedish University of Agricultural Sciences.
- Persson I.-L. 2003b. Seasonal and habitat differences in visibility of moose pellets. *Alces*, 39: 233–241.
- Petersen C. G. J. 1896. The yearly immigration of young plaice into the Limfjord from the German Sea. *Report of the Danish Biological Station to the Home Department*, 6: 1–48.
- Petit E., Valiere N. 2006. Estimating population size with non-invasive capture-mark-recapture data. *Conservation Biology*, 20(4): 1062–1073.
- Prins H. H. T., Bokdam J. 1990. Habitat use of wild ungulates: definitions and measurement methods. w: G. Groot-Bruinderink & S. van Wieren (eds). *Proceedings of a workshop on ungulate food resources*. Leersum, RIN, 36–42.
- Prokešová J., Barančeková M., Homolka M. 2006. Density of red and roe deer and their distribution in relation to different habitat characteristics in a floodplain forest. *Folia Zoologica*, 55(1): 1–14.
- Pucek Z., Bobek B., Łabudzki L., Miłkowski L., Morow K., Tomek A. 1975. Estimates of density and number of ungulates. w: The role of large herbivore mammals in woodland ecosystems. Red. Grodziński W., Pucek Z. Warszawa, PWN, I: 121–135.
- Reby D., Hewison A. J. M., Cargnelutti B., Angibault J.-M., Vincent J.-P. 1998. Use of vocalizations to estimate population size of roe deer. *Journal of Wildlife Management* 62(4): 1342–1348.
- Romain-Bondi K. A., Wielgus R. B., Waits L., Kasworm W. F., Austin M., Wakkinen W. 2004. Density and population size estimates for North Cascade grizzly bears using DNA hair-sampling techniques. *Biological Conservation*, 117: 417–428.
- Romero-Alcaraz E., Ávila J. M. 2000. Effect of elevation and type of habitat on the abundance and diversity of scarabaeoid dung beetle (*Scarabaeoidea*) assemblages in a Mediterranean area from southern Iberian peninsula. *Zoological Studies*, 39:351–359
- Rooney T. P., Waller D. M. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 181: 165–176.
- Sage R. W., Tierson W. C., Mattfeld G. F., Behrend D. F. 1983. White-tailed deer visibility and behavior along forest roads. *Journal of Wildlife Management*, 47(4): 940–953.
- Sanders, Howard. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *The American Naturalist* 102(925): 243–283.
- Skarin A. 2007. Habitat use by semi-domesticated reindeer, estimated with pellet-group counts. *Rangifer*, 27(2): 121–132.
- Smart J. C. R., Ward A. I., White P. C. L. 2004. Monitoring woodland deer populations in the UK: an imprecise science. *Mammal Review*, 34(1): 99–114.
- Soisalo M. K., Cavalcanti S. M. C. 2006. Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biological Conservation*, 129: 487–496.
- Sporon-Fiedler I. 1931. Da Daavildtstanden paa-oen skulde bort. *Dansk Jagdtidende*, 47: 39.
- Stephens P. A., Zaumyslova O. Yu., Miquelle D. G., Myslenkov A. I., Hayward G. D. 2006. Estimating population density from indirect sign: track counts and the Formozov-

- Malyshev-Pereleshin formula. *Animal Conservation*, 9: 339–348.
- Stigler S. M. 1986. The history of statistics: the measurement of uncertainty before 1900. Cambridge, The Belknap Press of Harvard University Press. ISBN 9780674403413.
- Strandgaard H., 1967. Reliability of the Petersen method tested on a roe deer population. *Journal of Wildlife Management*, 31(4): 643–651.
- Taberlet P., Fumagalli L. 1996. Owl pellets as a source of DNA for genetic studies of small mammals. *Molecular Ecology*, 5: 301–305.
- Taberlet P., Waits L., Luikart G., 1999. Noninvasive genetic sampling: look before you leap. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 323–327.
- Tanentzap A. J., Bazely D. R., Laforteza R. 2010. Diversity-invasibility relationships across multiple scales in disturbed forest understoreys. *Biological Invasions*, 12(7): 2105–2116.
- Theuerkauf J., Rouys S., Jędrzejewski W. 2008. Detectability and disappearance of ungulate and hare faeces in a European temperate forest. *Annales Zoologici Fennici*, 45: 73–80.
- Thomas L., Buckland S. T., Burnham K. P., Anderson D. R., Laake J. L., Borchers D., Strindberg S. 2002. Distance Sampling. *Encyclopedia of Environmetrics*, 1: 544–552.
- Toïgo C., Gaillard J.-M., Van Laere G., Hewison A. J. M., Morellet M. 2006. How does environmental variation influence body mass, body size and body condition? Roe deer as a case study. *Ecography*, 29: 301–308.
- Trolle M., Kery M. 2003. Estimation of ocelot density in the Pantanal using capture recapture analysis of camera-trapping data. *Journal of Mammalogy*, 84(2): 607–614.
- Tsaparis D., Katsanevakis S., Ntolka E., Legakis A. 2009. Estimating dung decay rates of roe deer (*Capreolus capreolus*) in different habitat types of a Mediterranean ecosystem: an information theory approach. *European Journal of Wildlife Research*, 55: 167–172.
- Ullas Karanth K., Chundawat R. S., Nichols J. D., Kumar N. S. 2004. Estimation of tiger densities in the tropical dry forests of Panna, Central India, using photographic capture-recapture sampling. *Animal Conservation*, 7: 285–290.
- Van Etten R. C., Bennet C. L. 1965. Some sources of error in using pellet-group counts for censusing deer. *Journal of Wildlife Management*, 29 (4): 723–729.
- Van Laere G., Maillard D., Boutin J. M., Delorma D. 1998. Le suivi des populations de chevreuils – méthodes traditionnelles d'estimation aux indicateurs biologiques. *Proc. XXI^{ème} Colloque francophone de Mammalogie*, Amiens, 1997, Arvicola.
- Vincent J.-P., Gaillard J.-M., Bideau E. 1991. Kilometric index as biological indicator for monitoring forest roe deer populations. *Acta Theriologica*, 36(3–4): 315–328.
- Vincent J.-P., Bideau E., Hewison A. J. M., Angibault J.-M. 1995. The influence of increasing density on body weight, kid production, home range and winter grouping in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Zoology*. 236: 371–382.
- Vincent J.-P., Hewison A. J. M., Angibault J.-M., Cargnelutti B. 1996. Testing density estimators on a fallow deer population of known size. *Journal of Wildlife Management*, 60(1): 18–28.
- Ward A. I., White P. C. L., Critchley C. H. 2004. Roe deer *Capreolus capreolus* behaviour affects density estimates from distance sampling surveys. *Mammal Review*, 34(4) 315–319.
- Winchcombe R.J., Ostfeld R. S. 2001. Indexing deer numbers with spotlight: a long-term study of a managed deer population. *Northeast Wildlife*, 56: 31–38.
- Woods J., Paetkau D., Lewis D., McLellen B. N., Proctor M., Strobeck C. 1999. Genetic tagging of free-ranging black and brown bears. *Wildlife Society Bulletin* 27(3): 616–627.
- Zannèse A., Baïsse A., Gaillard J.-M., Hewison M., Saint-Hilaire K., Toïgo C. et al. 2006. Foot length: an indicator for monitoring roe deer populations at a landscape scale. *Wildlife Society Bulletin*, 34(2): 351–358.