



Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie

Instytut Nauk Leśnych

mgr Mateusz Jackowiak

**Efekt kolonizacji miasta przez lisa
pospolitego (*Vulpes vulpes*) – rozmieszczenie,
skład pokarmu i parametry rozrodu
w obszarach miejskich o różnym stopniu
urbanizacji**

The effect of city colonization by the red fox (*Vulpes vulpes*) –
distribution, diet and reproduction in areas with variable
urbanization level

Rozprawa doktorska

Doctoral thesis

Rozprawa doktorska wykonana pod kierunkiem

dr hab. Dagny Krauze-Gryz, profesor SGGW

Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa

Promotor pomocniczy:

dr Karolina Jasińska

Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa

Warszawa 202

Oświadczenie promotora rozprawy doktorskiej

Oświadczam, że niniejsza rozprawa została przygotowana pod moim kierunkiem i stwierdzam, że spełnia warunki do przedstawienia jej w postępowaniu o nadanie stopnia naukowego doktora.

Data 23.06.2025 Czytelny podpis promotora Dariusz Krawiec

Oświadczenie autora rozprawy doktorskiej

Świadom/a odpowiedzialności prawnej, w tym odpowiedzialności karnej za złożenie fałszywego oświadczenia, oświadczam, że niniejsza rozprawa doktorska została napisana przez mnie samodzielnie i nie zawiera treści uzyskanych w sposób niezgodny z obowiązującymi przepisami prawa, w szczególności z ustawą z dnia 4 lutego 1994 r. o prawie autorskim i prawach pokrewnych (tj. z dnia 28 października 2022 r., Dz.U. z 2022 r. poz. 2509 ze zm.)

Oświadczam, że przedstawiona rozprawa nie była wcześniej podstawą żadnej procedury związanej z uzyskaniem stopnia naukowego doktora.

Oświadczam ponadto, że niniejsza wersja rozprawy jest identyczna z załączoną wersją elektroniczną.

Przyjmuję do wiadomości, że rozprawa doktorska poddana zostanie procedurze antyplagiatowej.

Data 23.06.2025

Czytelny podpis autora rozprawy

Jadwiga

Pragnę założyć serdeczne podziękowania wszystkim, którzy przyczynili się do powstania tej pracy.

Szczególne podziękowania kieruję do Pani dr hab. Dagny Krauze-Gryz, prof. SGGW za cierpliwość, cenne rady i nieocenioną pomoc w trakcie realizacji badań i przygotowania rozprawy.

Pani dr Karolinie Jasińskiej dziękuję za pomoc i wsparcie w trakcie realizacji badań i codziennej pracy na SGGW w Warszawie.

Panu dr hab. Jakubowi Gryzowi, prof. IBL, dziękuję za wprowadzenie w arkana pracy terenowej i pomoc w trakcie realizacji badań.

Składam również serdeczne podziękowania współautorom publikacji składających się na niniejszą rozprawę doktorską: Panu dr hab. Michałowi Brachowi, Panu dr hab. Leszkowi Bolibokowi, prof. SGGW, Panu dr inż. Piotrowi Kowalowi, Panu dr hab. Danielowi Klichowi, prof. SGGW, Pani mgr inż. Katarzynie Szyc oraz Pani mgr inż. Ewelinie Guzowskiej, bez których te prace nigdy by się nie udały.

Dziękuję pracownikom Samodzielnego Zakładu Zoologii Leśnej i Łowiectwa: Pani dr hab. Elżbiecie Jancewicz, Panu dr hab. Patrykowi Rowińskiemu, prof. SGGW i Panu dr Bartłomiejowi Woźniakowi za pomoc i cenne rady w trakcie wykonywania badań. Dziękuję również Studentom SGGW w Warszawie i Pracownikom Lasów Miejskich-Warszawa za pomoc w pracach terenowych.

Bardzo dziękuję moim Najbliższym za cierpliwość, wyrozumiałość i wsparcie w trakcie realizacji niniejszej pracy.

Rozprawę tą dedykuję pamięci mojego dziadka, lek. med. Zbigniewa Piaskowskiego, bez którego prawdopodobnie nigdy bym się nie zdecydował na jej napisanie.

Spis treści

Wykaz publikacji stanowiących rozprawę doktorską	9
Streszczenie	10
Summary.....	13
1. Wprowadzenie	16
1.1. Kolonizacja miast przez lisy	16
1.2. Wybiórczość siedliskowa, struktura socjalna i rozród miejskich lisów.....	21
1.3. Pokarm lisów w miastach	25
2. Cele pracy i hipotezy badawcze.....	29
3. Teren badań.....	31
4. Metody	34
4.1. Stopień zasiedlenia i przebieg kolonizacji miasta	34
4.2. Zmiany zagęszczenia populacji lisa w mieście.....	34
4.3. Ocena składu pokarmu.....	35
4.4. Badanie organizacji socjalnej populacji oraz wybranych parametrów rozrodu	
36	
5. Prezentacja najważniejszych wyników w publikacjach wchodzących w skład	
rozprawy doktorskiej	38
5.1. Publikacja 1. Kolonizacja miasta przez lisa.....	38
5.2. Publikacja 2. Zmiany zagęszczenia populacji lisa na terenie miasta.....	39
5.3. Publikacja 3. Skład i zmienność pokarmu lisów w Warszawie	40
5.4. Publikacja 4. Wpływ środowiska miejskiego na rozród lisów w Warszawie .	42
6. Omówienie i dyskusja wyników	44
7. Podsumowanie i wnioski	50
8. Bibliografia	52
9. Publikacje stanowiące rozprawę doktorską	66
10. Oświadczenia współautorów	153

Wykaz publikacji stanowiących rozprawę doktorską

- 1) **Jackowiak M.**, Gryz J., Jasińska K., Brach M., Bolibok L., Kowal P., Krauze-Gryz D. 2021. Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976–2019. *Scientific Reports* 11: 13931. (IF 4,996; 140 pkt)
- 2) Krauze-Gryz D., **Jackowiak M.**, Klich D., Gryz J., Jasińska K. D. 2024. Following urban predators – long-term snow-tracking data reveal changes in their abundance and habitat use. *Journal of Zoology* 323: 213-224. (IF 1,9; 100 pkt)
- 3) **Jackowiak M.**, Jasińska K. D., Gryz J., Szyc K., Krauze-Gryz D. City snacks and country hunts – diet of urban red foxes on the basis of three methods of assessment.

Manuskrypt przygotowany do złożenia w czasopiśmie.
- 4) **Jackowiak M.**, Jasińska K. D., Gryz J., Guzowska E., Szyc K., Krauze-Gryz D. 2025. Is it beneficial to be a city dweller? Impact of urban conditions on the red fox reproduction. *Journal of Zoology* 325: 155-165. (IF 1,9; 100 pkt)

Streszczenie

Postępujący rozwój terenów zurbanizowanych wpływa negatywnie na środowisko życia zwierząt, przyczyniając się do spadku różnorodności biologicznej. Niemniej, część gatunków charakteryzujących się wyjątkową plastycznością behawioralną i zdolnościami adaptacyjnymi zdołała skolonizować tereny zurbanizowane i efektywnie wykorzystać dostępne tam zasoby. Przykładem takiego gatunku jest lis pospolity (*Vulpes vulpes*), bardzo powszechnie występujący w miastach na całym świecie. Mimo dekad badań nad ekologią lisa, powody kolonizacji terenów miejskich, jej przebieg i wiele aspektów funkcjonowania populacji pozostają niejasne. Celem niniejszej rozprawy doktorskiej było: 1. sprawdzenie jakie jest rozmieszczenie lisa na terenie Warszawy i prześledzenie jak przebiegała kolonizacja terenów miejskich przez ten gatunek, 2. określenie wybranych parametrów populacji (t.j., skład pokarmu, wielkość grup socjalnych, czas przystępowania do rozrodu oraz wielkość miotu), 3. wskazanie czynników środowiskowych, które mogły potencjalnie wpływać na badane parametry.

Do oceny stopnia kolonizacji miasta przez lisy wykorzystano zimowe tropienia na transektach, obserwacje bezpośrednie i pośrednie lisa oraz zdarzenia z lisami (tj., obserwacje, kolizje) na terenie Warszawy, rejestrowane przez Lasy Miejskie - Warszawa. Ponadto, na podstawie zimowych tropień, oceniono jak zmieniał się stopień penetracji różnych terenów miejskich przez lisy. Wyniki tropień na transektach, zbierane w latach 2016-2021, porównywano z danymi niepublikowanymi z lat 1976-1978 oraz 2004-2012. Skład pokarmu lisów oceniano używając równolegle trzech metod: rejestracji resztek pokarmu przy norach, obserwacji pokarmu przynieszonego do nor rejestrowanego za pomocą foto-pułapek i analizy odchodów. Sprawdzono również czy skład pokarmu lisów zależy od struktury środowiska wokół nor, ich lokalizacji oraz metody oceny. Do badania parametrów rozrodu i organizacji socjalnej populacji wykorzystano obserwacje przy użyciu foto-pułapek, montowanych przy norach. Określono czy czynniki takie jak struktura środowiska wokół nor, lokalizacja w obrębie miasta, skład pokarmu, wielkość grup socjalnych czy stopień antropopresji mają wpływ na parametry rozrodu czy organizację socjalną populacji.

Rozprawę doktorską zrealizowano w cyklu czterech publikacji. W pierwszej publikacji opisano kolonizację miasta przez lisa. Stwierdzono, że w pierwszej dekadzie XXI wieku lis występował na terenie całej Warszawy i wykorzystywał wszystkie rodzaje dostępnych środowisk w mieście. W każdym kolejnym z trzech okresów badawczych

gatunek penetrował obszary położone coraz bliżej centrum miasta, kolonizując coraz większy odsetek terenów zielonych wytypowanych do kontroli – od 21% w latach 1976-1978 do 93% w latach 2016-2021. Tereny kolonizowane były w kierunku od granic miasta do ścisłego centrum. Jedynie w pierwszym okresie badawczym lis wyraźnie częściej kolonizował tereny naturalnej zieleni. Analiza czasowo-przestrzenna obserwacji lisów na terenie Warszawy wykazała, że liczba i prawdopodobieństwo wystąpienia obserwacji systematycznie rosły, wskazując prawdopodobnie na wzrost liczebności populacji na terenie miasta.

Druga publikacja dotyczyła zmian zagęszczeń populacji lisów na terenie miasta. W trakcie badań stwierdzono, że częstość rejestracji tropów wzrastała w każdym z kolejnych okresów badawczych, przy czym największy wzrost (około piętnastokrotny) stwierdzono pomiędzy okresami 1976-1978 a 2005-2008. W pierwszym okresie badawczym, tropy rejestrowane były tylko na terenach naturalnej zieleni, w kolejnych pojawiały się już we wszystkich typach środowiska miejskiego. Pomimo wzrostu częstości rejestracji tropów we wszystkich typach środowiska, najwyższa intensywność penetracji terenu przez lisa rejestrowana była na terenach naturalnej i półnaturalnej zieleni.

W trzeciej publikacji zbadano skład pokarmu lisa na terenie Warszawy. Niezależnie od zastosowanej metody oceny, głównymi źródłami pokarmu lisów były pokarm pochodzenia antropogenicznego oraz ssaki i ptaki. Skład pokarmu badanych grup socjalnych był podobny i nie zależał od lokalizacji ani struktury środowiska miejskiego. Czynnikiem najsilniej wpływającym na wynik oceny skład pokarmu była zastosowana metoda oceny.

W czwartej publikacji opisano wpływ środowiska miejskiego na rozród i organizację socjalną lisów w Warszawie i porównano je z populacją pozamiejską z terenów centralnej Polski. Miejskie lisy wyprowadzały średnio większe mioty, a narodziny szczeniąt następowały o średnio dwa tygodnie wcześniej niż w przypadku populacji pozamiejskiej. W mieście stwierdzono również występowanie grup socjalnych. Na wcześniejszy rozród lisów w mieście wpływ miały niższy stopień antropopresji oraz mniejszy udział pokarmu antropogenicznego w diecie. Nie stwierdzono wpływu żadnego z badanych czynników na wielkość miotu lub grupy socjalnej.

Przeprowadzone badania sugerują, że lis pospolity jest gatunkiem powszechnym na terenie Warszawy. W ciągu ostatnich 50 lat, populacja tego drapieżnika znacząco wzrosła i skolonizował on wszystkie typy środowisk w obrębie miasta. Pomimo rozwoju

populacji, gatunek ten zdaje się najintensywniej wykorzystywać tereny naturalnej i półnaturalnej zieleni, co może sugerować duże znaczenie tych obszarów dla utrzymywania się populacji lisa w Warszawie. Skład pokarmu lisa na terenie Warszawy charakteryzował się wysokim udziałem pokarmu pochodzenia antropogenicznego, jednak przy dużym udziale naturalnych ofiar. Może to wiązać się z dużą różnorodnością gatunkową ssaków i ptaków w mieście oraz szerokim wykorzystaniem przez lisa terenów zbliżonych do naturalnych. Lisy w Warszawie zdają się korzystać z warunków jakie oferuje środowisko miejskie, co mogło objawiać się większą produktywnością w miejskiej populacji i wcześniejszym rozrodem. Przyczyny tego zjawiska nie są do końca jasne, ale mogą wiązać się ze stabilniejszym dostępem do pokarmu w ciągu roku i korzystniejszymi warunkami klimatycznymi w środowiskach miejskich. Występowanie grup socjalnych liczących więcej niż dwa dorosłe osobniki w grupie, może również wskazywać na korzystne warunki w postaci bogatej bazy pokarmowej.

Słowa kluczowe: tropienia na transektach, analiza odchodów, foto-pułapki, wielkość miotu, czas rozrodu

Summary

The ongoing development of urban areas has a negative impact on the habitat of animals, contributing to the decline in biodiversity. Nevertheless, some species characterized by exceptional behavioral plasticity and adaptability have managed to colonize urban areas and effectively use the resources available there. An example of such a species is the red fox (*Vulpes vulpes*), which is very common in cities around the world. Despite decades of research on fox ecology, the reasons for the colonization of urban areas, its course, and many aspects of the functioning of the population remain unclear. The aim of this doctoral dissertation was to: 1. check the distribution of the fox in the city (Warsaw) and to trace the course of the colonization of urban areas by the fox, 2. determine selected parameters of the population (i.e., food composition, size of social groups, time of breeding and litter size), 3. indicate environmental factors that could potentially affect the parameters studied.

The study was conducted in Warsaw. The degree of fox colonization of the city was assessed using snow tracking, direct and indirect observations of foxes, and fox incidents in Warsaw, recorded by the Municipal Forests of Warsaw. In addition, based on snow tracking, the degree of fox penetration of various urban areas was assessed. The results of snow tracking, collected in 2016-2021, were compared with available unpublished data from 1976-1978 and 2004-2012. The composition of fox food was assessed using three methods in parallel: food remains registration at den sites, food carrying events registration using camera traps, and scat analysis. It was also checked whether the composition of the fox diet depended on the structure of the environment around den sites, their location, and the assessment method. Observations using camera traps mounted at den sites were used to study reproductive parameters and the social organization of the population. It was determined whether factors such as the structure of the environment around dens, location within the city, diet composition, size of social groups, or the degree of anthropopressure affected reproductive parameters or the social organization of the population.

The doctoral dissertation was completed in a series of four publications. The first publication described the colonization of the city by the fox. It was found that in the first decade of the 21st century, the fox occurred throughout Warsaw and used all types of available environments in the city. In each of the three subsequent research periods, the species penetrated areas located closer and closer to the city center, colonizing an

increasing percentage of green areas checked, from 21% in 1976-1978 to 93% in 2016-2021. The areas were colonized in the direction from the city limits to the strict center. Only in the first research period did the fox clearly colonize natural green areas more often. The temporal and spatial analysis of fox observations in Warsaw showed that the number and probability of observations systematically increased, probably indicating an increase in the population size in the city.

The second publication concerned changes in the density of the fox population in the city. During the study, it was found that the frequency of occurrence of snow tracks increased in each of the subsequent study periods, with the largest increase (approximately fifteen-fold) noted between the periods 1976-1978 and 2005-2008. In the first study period, red fox tracks were recorded only in natural green areas; in the subsequent ones, they appeared in all types of urban environments. Despite the increase in the frequency of occurrence of tracks in all types of environments, the highest intensity of fox penetration was recorded in natural and semi-natural green areas.

The third publication examined the composition of the fox diet in Warsaw. Regardless of the method used for the assessment, the main sources of fox food were food of anthropogenic origin, and mammals and birds. The composition of the food of the studied social groups was similar and did not depend on the location or structure of the urban environment. The factor that had the strongest influence on the composition of food was the method used to assess it.

The fourth publication describes the influence of the urban environment on the reproduction and social organization of foxes in Warsaw and compares them with the non-urban population from central Poland. Urban foxes had on average larger litters, and the birth of cubs occurred on average two weeks earlier than in the non-urban population. The social groups (more than two adults) were only noted in the city. The earlier reproduction in the city was influenced by the lower level of anthropopressure and the lower share of anthropogenic food in the diet. None of the remaining factors studied influenced the size of the litter or social group size.

The conducted studies suggest that the red fox is a common species in Warsaw. Over the last 50 years, the population of this predator has increased significantly, and it has colonized all types of habitats within the city. Despite the population growth, this species seems to use natural and semi-natural green areas most intensively, which may suggest the great importance of these areas for maintaining the fox population in Warsaw. The composition of the fox diet in Warsaw was characterized by a high share of food of

anthropogenic origin, but with a large share of natural prey. This may be related to the high species diversity of mammals and birds in the city and the wide use by the fox of areas similar to natural ones. Foxes in Warsaw seem to take advantage of the conditions offered by the urban environment, which could be manifested by greater productivity in the urban population and earlier reproduction. The reasons for this phenomenon are not entirely clear, but may be related to more stable access to food throughout the year and more favorable climatic conditions in urban environments. The occurrence of social groups consisting of more than two adult individuals in a group may also indicate favourable conditions in the form of a rich food base.

Keywords: snow tracking, tracking index, scat analysis, camera traps, litter size, social groups, time of reproduction

1. Wprowadzenie

Według danych Wydziału Ludnościowego Departamentu Gospodarki i Spraw Socjalnych ONZ, obszary zurbanizowane zamieszkiwane są przez około połowę światowej populacji (ONZ, 2018). Utrzymujący się wzrostowy trend liczby ludzi zamieszkujących miasta przyczynia się do intensywnego rozwoju terenów zurbanizowanych, co nie pozostaje bez wpływu na środowisko (Seto i in., 2013). Urbanizacja stanowi jedną z najbardziej nieodwracalnych zmian jakim człowiek poddaje biosferę – przyczynia się do utraty wysoko produktywnych terenów rolniczych, napędza postępujące zmiany klimatu, wpływa na zaburzenia cykli hydro- i biogeochemicznych oraz sprzyja fragmentacji środowiska (Seto i in., 2011). Wszystkie te czynniki pogłębiają obserwowany obecnie kryzys bioróżnorodności na świecie (Tilman i in., 2001; Krauss i in., 2010; Bellard i in., 2012; Mantyka-Pringle i in., 2015), a postępująca urbanizacja może znacząco zubożyć różnorodność biologiczną w niedalekiej przyszłości (Li i in., 2022). Ze względu na silną fragmentację środowiska, wysokie zanieczyszczenie akustyczne, chemiczne oraz świetlne czy utrudniony dostęp do zasobów (Delaney i in., 2010; Lowry i in., 2013; Newport i in., 2014; Saaristo i in., 2018; Bertram i in., 2022), miasta nie stanowią atrakcyjnego środowiska dla wielu gatunków roślin i zwierząt (McKinney, 2008). Z drugiej strony, miasta mogą również oferować siedliska, które są chętnie wykorzystywane przez liczne gatunki (Angold i in., 2006; McKinney, 2008). Ponadto, część gatunków, głównie oportunistycznych i plastycznych siedliskowo, dostosowuje się do panujących w mieście warunków, ucząc się funkcjonować w miejskim środowisku i efektywnie wykorzystywać rozproszone zasoby (McKinney, 2006; Lowry i in., 2013). Jednym z przykładów takich gatunków jest lis pospolity *Vulpes vulpes*, jeden z najłatwiej adaptujących się i najszerzej rozpowszechnionych ssaków na świecie (Larivière i Pasitschniak-Arts, 1996), zamieszkujący liczne miasta Europy, Ameryki Północnej, Azji i Australii (Soulsbury i in., 2010).

1.1. Kolonizacja miast przez lisy

Lisy na terenie miast pojawiały się już co najmniej od połowy XVIII wieku. Pierwsze znane doniesienia pochodzą z Finlandii i miały one charakter obserwacji pojedynczych osobników pojawiających się na terenach miejskich, prawdopodobnie w poszukiwaniu pożywienia. Czynnikiem przyciągającym lisy w okolice ludzkich siedzib, mogły być zalegające, łatwo dostępne odpadki oraz obecność zwierząt gospodarskich,

mogących stanowić atrakcyjne ofiary dla drapieżników. Pomimo obserwacji lisów na terenie fińskich miast, nie można jednak mówić o występujących wtedy „miejskich” populacjach (Vuorisalo i in., 2014). W połowie XIX wieku, obecność nor i przypadki rozrodu wśród lisów notowane były na nasypach fortów miejskich Kopenhagi (Pagh, 2008). Z końca XIX wieku pochodzi również pierwsze znane doniesienie na temat obecności lisa na warszawskim Powiślu (Wałęcki, 1881). Pierwsze wzmianki w literaturze naukowej pochodzą z lat 30. XX wieku, kiedy to obecność lisów stale bytujących na obszarze miasta, zaobserwowano na przedmieściach Londynu (Teagle, 1967). Zjawisko określono z początku jako „brytyjski fenomen” i uznano za unikalne jedynie dla Wielkiej Brytanii. Jednakże, w podobnym czasie, bo już latach 40. XX wieku stwierdzono występowanie lisów na przedmieściach Melbourne (Seebeck, 1977), choć doniesienia o miejskich populacjach lisów upowszechniły się dopiero w latach 80. lub 90. XX wieku (Coman i in., 1991). Kolejne badania przeprowadzane w różnych miastach Europy wykazywały stopniowe pojawianie się populacji miejskich lisów – w latach 60. XX wieku w Danii (Pagh, 2008) i Szwecji (Page, 1981), 70. XX wieku we Francji (Brosset, 1975) i Belgii (Beck, 2013) oraz w 80. XX wieku w Szwajcarii, Niemczech (Gloor i in., 2001), Norwegii (Christensen, 1985), a także prawdopodobnie w Finlandii (Vuorisalo i in., 2014) oraz we Włoszech (Cignini i Riga, 1997). W ostatnich latach lisy skolonizowały również miasta w Estonii (Plumer i in., 2014). W podobnym czasie, jak w Europie, rozwój miejskich populacji lisów przypadł również w Ameryce Północnej (Adkins i Stott, 1998) oraz w Azji (Japonii) (Gloor i in., 2001). Obecnie, miejskie lisy występują w wielu miastach na całym świecie (Soulsbury i in., 2010). Na początku XXI wieku, lisy obserwowane były w prawie wszystkich spośród 30 dużych miast Szwajcarii (Gloor i in., 2001). Podobnie, według Plumera i in. (2014) do roku 2012, lisy obecne były w większości (w 33 na 47) miast Estonii. Ponadto, na początku XXI wieku stwierdzono również, że w Wielkiej Brytanii, lisy zasiedliły nawet miasta, wcześniej uważane za niezapewniające odpowiednich warunków do powstania takich populacji (Scott i in., 2014).

W przytoczonych przykładach kolonizacji miast przez lisy, uwagę zwraca długi czas jaki upłynął od pojawienia się pierwszych miejskich populacji do skolonizowania miast na obszarze całej Europy. Od pojawienia się pierwszych populacji miejskich lisów na terenie Wielkiej Brytanii do upowszechnienia się zjawiska w latach 60., 70. i 80. XX wieku, minęło od 30 do 50 lat. Po drugie, zwraca uwagę wyraźny kierunek stopniowego pojawiania się populacji miejskich lisów, począwszy od Wielkiej Brytanii, poprzez

zachodnią i centralną Europę, aż do krajów wschodniej Europy. Przykładowo, w czasie, gdy rozrastały się populacje lisów w miastach Szwajcarii, w Warszawie lisy notowane były sporadycznie, jedynie na obrzeżach miasta (Goszczyński, 1979).

Jako wyjaśnienie powodu pojawienia się miejskich populacji lisów, Gloor i in. (2001), zaproponowali dwie hipotezy. Pierwsza, określana jako hipoteza presji populacyjnej (ang. *population pressure hypothesis*, PPH), zakłada że za rozwój miejskich populacji lisów odpowiada przegęszczenie populacji na terenach pozamiejskich. Młode zwierzęta z przyległych do granic miasta terenów wiejskich, nie znajdując dogodnych miejsc z odpowiednią ilością zasobów, zdolnych pokryć zapotrzebowanie osobnika na pokarm lub schronienia, migrowały do miast. Według tej hipotezy, miasta stanowiłyby więc tereny suboptymalne, zaś populacja lisów w mieście byłaby silnie powiązana z pozamiejską i reagowała w podobny do niej sposób. Ta hipoteza zakłada również brak jakichkolwiek barier migracyjnych pomiędzy miastem a terenami pozamiejskimi. Potwierdzeniem słuszności założeń hipotezy presji populacyjnej może być analiza trendów europejskiej populacji lisa, która od lat 50. aż do lat 70. XX wieku doświadczyła silnego spadku, spowodowanego epizootą wścieklizny (Delcourt i in., 2022). Wraz z ustąpieniem wścieklizny, spowodowanym głównie programem szczepień, nastąpił gwałtowny wzrost zagęszczenia lisów w wielu regionach Europy (Vos, 1995; Chautan i in., 2000; Panek i Bresiński, 2002). Warto podkreślić, że stopniowe pojawianie się miejskich populacji lisów w dużej mierze pokrywało się z sekwencją zanikania epizooty wścieklizny w Europie i wzrostem liczebności lisów (Delcourt i in., 2022).

Dla odmiany tzw. hipoteza miejskiej wyspy (ang. *urban island hypothesis*, UIH), zakłada, że środowisko miejskie jest trudne do skolonizowania, ze względu na szereg niesprzyjających czynników jak rozproszone zasoby, mocno przekształcone środowisko czy wysokie zagęszczenie populacji. Jednakże lis, jako gatunek o wysokich zdolnościach adaptacyjnych jest w stanie skolonizować środowisko miejskie i wykorzystać nietypowe zasoby (odpadki jako źródło pokarmu czy antropogeniczne struktury jako miejsca dziennego odpoczynku lub rozrodu). W ten sposób kolonizacja, musiałaby zacząć się od stopniowej adaptacji behawioralnej osobników zasiedlających bardziej naturalne tereny miasta, by po jakimś czasie rozwijająca się populacja była w stanie skolonizować obszary bardziej przekształcone przez ludzi i wykorzystać nową niszę ekologiczną. Taka populacja funkcjonowałaby niezależnie od populacji pozamiejskiej, a ponadto można by oczekiwać powstawania stopniowej izolacji genetycznej populacji miejskiej od pozamiejskiej (Gloor i in., 2001). Hipoteza ta wydaje się mieć szersze potwierdzenie w

badaniach prowadzonych nad miejskimi populacjami lisów. Pojawienie się populacji miejskich lisów w Wielkiej Brytanii zbiega się z pojawieniem jednorodzinnych domów, ze stosunkowo dużymi ogrodami, otoczonych terenami półnaturalnymi. Środowisko to wydaje się zapewniać zarówno duże ilości pokarmu, jak i bezpieczne schronienia, które są czynnikami niezbędnymi do istnienia miejskich populacji lisów (Harris i Rayner, 1986a; b; c). W istocie środowiska miejskie mogą być dla lisów terenami wyjątkowo atrakcyjnymi, zapewniając stały dostęp do niemal nieograniczonych zasobów pokarmowych, ograniczając skalę konkurencji międzygatunkowej, oferując dostęp do znacznie większej liczby bezpiecznych schronień niż inne środowiska czy stanowiąc miejsca wolne od polowań lub drapieżników szczytowych (Walter i in., 2018). Wysokie zagęszczenia osiągane przez miejskie populacje lisów zdają się potwierdzać szczególnie dogodne warunki panujące, przynajmniej w wybranych środowiskach w miastach (Baker i in., 2001). Ponadto, przebieg procesu zasiedlania terenów miasta, na przykładzie badań molekularnych na lisach z Zurichu zdaje się dodatkowo potwierdzać założenia hipotezy miejskiej wyspy (Wandeler i in., 2003).

Jednoznaczne rozstrzygnięcie słuszności jednej z dwóch omawianych hipotez wydaje się nie być możliwe. Choć, hipoteza miejskiej wyspy wydaje się znajdować szersze potwierdzenie w badaniach miejskich populacji, nie jest pozbawiona wad. Populacje miejskie nie wydają się być całkowicie odizolowane i niezależne od pozamiejskich populacji zwierząt. Dowodzą tego obserwacje lisów, poruszających się w obrębie arealów osobniczych zlokalizowanych na granicach miasta i wykorzystujących zarówno tereny miejskie jak i pozamiejskie (Macdonald i Newdick, 1982; Gloor, 2002), czy epizootyka świerzbu, dotycząca zarówno lisy miejskie i jak i żyjące poza miastami w Wielkiej Brytanii, w latach 90. XX wieku (Soulsbury i in., 2007). Pomimo, rozwijania się środowisk optymalnych dla lisów równolegle w różnych miastach Wielkiej Brytanii, zwierzęta zasiedlały środowiska miejskie na przestrzeni 50 lat (Wilkinson i Smith, 2001). Lisy pojawiły się później w miastach, w okolicach których zagęszczenie populacji pozamiejskich było niższe (Harris i Smith, 1987) i najczęściej po ustąpieniu chorób lub ograniczeniu polowań, limitujących liczebność populacji (Harris i Rayner, 1986c). Dowodzić może to słuszności przynajmniej części założeń hipotezy presji populacyjnej.

Pomimo możliwości oszacowania przybliżonego czasu rozwoju miejskich populacji lisów w wielu krajach Europy, szersze badania nad miejskimi lisami przeprowadzono tylko w pojedynczych miejscach, jak Bristol, Oxford czy Zurych, w dodatku na długo po kolonizacji miasta przez lisy, co powoduje, że dokładny przebieg

procesu kolonizacji pozostaje w dużej mierze niezbadany. Evans i in. (2010) przedstawili koncepcję przebiegu kolonizacji terenów miejskich, zgodną z założeniami hipotezy miejskiej wyspy, wyróżniając trzy etapy kolonizacji miast przez dziko żyjące gatunki zwierząt. Etap pierwszy, określany jako przybycie (ang. *arrival*) obejmuje pojawienie się pierwszych osobników na terenie miasta, najczęściej na obrzeżach miasta, na terenach zbliżonych do naturalnych siedlisk gatunku. Następnie rozpoczyna się etap drugi, polegający na stopniowym dostosowywaniu się (ang. *adjustment*) kolonizujących miasto zwierząt do warunków panujących w miastach, obejmujący wykorzystanie nowych źródeł pokarmu, nowych schronień (zarówno do odpoczynku jak i rozrodu), nabycie umiejętności unikania zagrożeń itp. Etap ten może obejmować życie kilku pokoleń gatunku. Ostatnim etapem jest stopniowe rozprzestrzenianie się (ang. *spread*) rozrastającej się, dostosowanej populacji na obszar całego miasta, w pierwszej kolejności, w obrębie środowisk optymalnych, następnie również mniej sprzyjających, objawiający stopniowym lub gwałtownym wzrostem zagęszczenia.

Nieliczne badania, w których uchwycono wybrane etapy kolonizacji miasta, wydają się potwierdzać schemat zaproponowany przez Evansa i in. (2010). Badania nad lisami w Zurichu, wskazują, że kolonizacja była jednorazowym wydarzeniem, które rozpoczęło się niezależnie w co najmniej dwóch częściach miasta, a każda z subpopulacji została założona przez niewielką liczbę osobników (Wandeler i in., 2003; DeCandia i in., 2019). Pięć do siedmiu pokoleń później nastąpił gwałtowny wzrost liczby lisów na terenie miasta (Wandeler i in., 2003). Kolonizujące miasto lisy prawdopodobnie poruszały się stopniowo w kierunku centralnych części miasta. Nie wiadomo jednak jakie typy miejskiego środowiska zasiedlane były w pierwszej kolejności, ani w jaki sposób zmieniała się wybiórczość środowiskowa rozwijającej się, miejskiej populacji. Sama dyspersja w obrębie miasta odbywała się prawdopodobnie wzdłuż większych dróg, linii kolejowych czy cieków wodnych, zapewniających dobre korytarze migracyjne i łączność pomiędzy różnymi obszarami miasta (Kolb, 1984; Kimmig i in., 2020). Obszary z gęstą zabudową zazwyczaj stanowią barierę migracyjną dla lisów, powodując fragmentację miejskiej populacji (Robinson i Marks, 2001; DeCandia i in., 2019; Kimmig i in., 2020).

Same zmiany zagęszczeń populacji lisów w okresie całej kolonizacji nie zostały nigdy zbadane. W Bristolu, w latach 80. XX wieku notowano wysokie zagęszczenie populacji (ok. 8,5 osobnika/km²) (Harris, 1981a), które już około 15 lat później wzrosło do maksymalnie 37 os./km² (Baker i in., 2001). Pierwsze szacowanie zagęszczenia przeprowadzono jednak w kilkadziesiąt lat po pojawieniu się lisów, gdy miasto było już

całkowicie zasiedlone. Wobec powyższego nie stwierdzono jak zmieniały się zagęszczenia, zwłaszcza w początkowym okresie kolonizacji, ani tym bardziej jak zmieniały się zagęszczenia w poszczególnych rodzajach środowisk w mieście, w trakcie rozprzestrzeniania się populacji.

1.2. Wybiórczość siedliskowa, struktura socjalna i rozród miejskich lisów

Tereny miejskie nie stanowią środowiska homogenicznego, przypominając raczej mozaikę różnych rodzajów siedlisk, od zbliżonych do naturalnych, poprzez półnaturalne tereny zielone, aż po silnie przekształconą, gęstą zabudowę. Zróżnicowanie środowiska warunkuje różną przydatność terenów miejskich dla drapieżników, choć potrafią one efektywnie wykorzystać różne typy środowisk, osiągając często bardzo wysokie zagęszczenia populacji (Bateman i Fleming, 2012).

Rekordowe zagęszczenie populacji miejskich lisów stwierdzono na terenie Bristolu, gdzie wyniosło ono 37 (dorosłych) osobników/km² (Baker i in., 2001). Choć typowe zagęszczenia miejskich populacji są zazwyczaj niższe i wynoszą od 1,5 do 12 os./km² (Page, 1981; Kolb, 1984; Adkins i Stott, 1998; Marks i Bloomfield, 1999; Gloor, 2002; Soulsbury i in., 2010), są one równocześnie kilka do kilkunastu razy wyższe niż na terenach pozamiejskich, gdzie przeciętnie mieszczą się w zakresie od 0,1 do 3 os./km², zarówno na terenie Polski (Goszczyński, 1999; Panek i Bresiński, 2002; Goszczyński i in., 2008; Krauze-Gryz i Gryz, 2023) jak i w innych miejscach w Europie (Vos, 1995; Heydon i in., 2000; Webbon i in., 2004; Kauhala i in., 2006; Sidorovich i in., 2006; Keuling i in., 2011).

Mimo, iż zagęszczenia populacji lisów na terenach zurbanizowanych są generalnie wyższe niż na terenach pozamiejskich, w obrębie miejskich środowisk może występować dość znaczące zróżnicowanie obserwowanych zagęszczeń, co wiąże się z wybiórczością siedliskową lisów (np. Marks i Bloomfield, 1999; Baker i in. 2001). Wśród większości badanych populacji miejskich lisów, zauważalna była wyraźna preferencja w stosunku do terenów z luźną zabudową i przydomowymi ogrodami, ogródków działkowych, ewentualnie parków i innych terenów zieleni urządzonej (Kolb, 1985; Baker i in., 2001; Gloor, 2002), gdzie rejestrowano najwyższe zagęszczenia populacji (Marks i Bloomfield, 1999; Baker i in., 2001). W Bristolu, przydomowe ogrody na przedmieściach dostarczały wszystkich niezbędnych zasobów, jak pokarm, miejsca dziennego odpoczynku czy miejsca rozrodu i wychowu młodych, wobec czego to właśnie w tym środowisku koncentrowała się większość miejskiej populacji (Baker i in., 2000).

Również nory, choć zazwyczaj o typowym wyglądzie i wykopane przez lisy (Marks i Bloomfield, 2006), najczęściej znajdowały się pod budynkami, pod ogrodzeniami lub w ziemnych wałach, (Harris, 1977; Marks i Bloomfield, 2006). Dla odmiany, w Toronto lisy preferowały tereny zalewowe i skarpy, porośnięte naturalną i półnaturalną roślinnością (Adkins i Stott, 1998), w Illinois obszary łąkowe i niezabudowane tereny miejskie (Gosselink i in., 2003), zaś w Melbourne tereny porośnięte gęstą roślinnością krzewiastą (White i in., 2006).

Wysokie zróżnicowanie wykorzystywanych środowisk rodzi pytanie o przyczyny tego zjawiska. Jednym z możliwych może być różny etap kolonizacji miasta. Miejsca dla których stwierdzano preferencje do terenów mniej przekształconych antropogenicznie (Adkins i Stott, 1998, Gosselink i in., 2003), to równocześnie lokalizacje, w których rozwój miejskich populacji nastąpił stosunkowo późno (Adkins i Stott, 1998). W tych miastach, średnie zagęszczenie lisów było stosunkowo niskie (Adkins i Stott, 1998, Soulsbury i in., 2010). Jak zauważyli Newman i in. (2003), lisy w populacjach o niskich zagęszczeniach, preferowały naturalne tereny zielone, szczególnie jako miejsca. Z drugiej jednak strony w Szwajcarii, mimo krótkiego czasu od skolonizowania miasta, drapieżniki wykazywały preferencje do terenów zabudowanych (Gloor, 2002). Inne możliwe wytłumaczenie może wynikać z cech indywidualnych terenów z luźną zabudową, charakterystycznych dla konkretnego miasta czy miast w określonym regionie. W dotychczasowych badaniach, lisy wybierały siedliska, gdzie były rzadko niepokojone przez ludzi, najczęściej tereny z ograniczonym dostępem (Harris, 1977; Adkins i Stott, 1998; Marks i Bloomfield, 2006) i chociaż nory lokowane były także, w miejscach gdzie aktywność ludzi była większa, jak przydomowe ogrody (Baker i in., 2000), były to równocześnie tereny, gdzie poziom akceptacji w stosunku do obecności lisów był wysoki, a dokarmianie występowało często (Baker i in., 2004b). Preferowane tereny charakteryzowały się również słabo zaznaczoną obecnością psów (*Canis lupus familiaris*), która może być istotnym czynnikiem śmiertelności wśród lisów, jak i ważnym czynnikiem w doborze miejsc na nory (Harris, 1981a).

Pojawia się pytanie co umożliwia osiągnięcie tak wysokich zagęszczeń miejskich populacji? Kluczowe znaczenie mają tu przede wszystkim znacznie ograniczona przestrzeń wykorzystywana przez osobniki oraz plastyczna struktura socjalna populacji. Wysokie zagęszczenia, związane były z mocno ograniczonymi rozmiarami arealów osobniczych, wynoszącymi przeciętnie od kilku do kilkudziesięciu hektarów (Doncaster i Macdonald, 1991; Adkins i Stott, 1998; Gloor, 2002; Marks i Bloomfield, 2006).

Ponadto, lisy na terenach miejskich wykazywały tendencję do tworzenia grup socjalnych składających się z dominującej, rodzicielskiej pary oraz dorosłych osobników podporządkowanych, będących zazwyczaj potomstwem tej pary, z wcześniejszych sezonów rozrodczych, liczących w sumie od dwóch do dziesięciu osobników dorosłych (Baker i in., 1998; Baker i in., 2000). Podporządkowane osobniki dorosłe stanowiły głównie młode samice, jednak w okresie najwyższych zagęszczeń, stwierdzano również dość częstą obecność samców (Baker i in., 2000). Co ciekawe i nietypowe, również wśród podporządkowanych osobników częste były przypadki rozrodu (Baker i in., 1998; Baker i in., 2004a). Sama średnia wielkość miotu lisów na terenach miejskich jest stosunkowo wysoka, zazwyczaj wynosząc 4-5 szczeniąt (Harris i Smith, 1987a; Marks i Bloomfield, 1999), choć średnia wielkość miotu w populacjach miejskich drapieżników jest raczej niższa niż na terenach pozamiejskich (Iossa i in., 2010), a potencjalne efekty populacyjne wysokiej produktywności mogą być niwelowane przez wysoką śmiertelność wśród szczeniąt (Harris i Smith, 1987b; Gosselink i in., 2007). Na szybki wzrost zagęszczeń w preferowanych środowiskach miejskich może jednak wpływać niski zasięg dyspersji młodocianych osobników w miastach (Trehwella i in., 1988). Powoduje to, że młode, opuszczające grupę, zazwyczaj pozostają w obrębie środowisk, gdzie zagęszczenie populacji jest już wysokie.

Areał osobniczy, z założenia musi być wystarczająco duży, żeby pokryć zapotrzebowanie zwierzęcia na zasoby, takie jak woda, pokarm czy schronienia oraz umożliwić realizację potrzeb rozrodczych (Burt, 1943), jednakże analiza czynników wpływających na wielkość areału osobniczego, wskazuje że dostępność pokarmu ma znaczenie największe (Gittleman i Harvey, 1982). Im mniejsza powierzchnia areału, tym skala nakładania się areałów osobników z dwóch różnych grup socjalnych jest mniejsza (Goszczyński, 2002), tym częstsze są również zachowania agresywne pomiędzy osobnikami z innych grup (White i Harris, 1994). W miastach, stopień nakładania się areałów grup socjalnych był zwykle niewielki w obrębie środowisk z najwyższymi zagęszczeniami lisów (Doncaster i Macdonald, 1991, White i Harris, 1994), sugerując wysoki poziom konkurencji międzygrupowej. Jednocześnie, pomimo wysokiej konkurencji, lisy tolerowały dużą liczebność grup socjalnych na małych obszarach, akceptując przy tym wzrost liczebności grupy o szczeniata i to potencjalnie o więcej niż pojedynczy miot. To sugeruje niezwykłą produktywność terenów miejskich, umożliwiającą utrzymanie silnie zagęszczonej populacji. Biorąc pod uwagę wpływ pokarmu na wielkość areałów osobniczych, to właśnie dostępność pokarmu uważana jest

za dominujący czynnik, przyczyniający się do wysokich zagęszczeń lisów w miastach (Harris, 1981b).

Struktura socjalna populacji lisów może być zróżnicowana, przy czym nie wiadomo, jakie dokładnie czynniki powodują formowanie się grup socjalnych u drapieżników, u których dominuje samotniczy tryb życia (Macdonald, 1983). Jednym z możliwych wyjaśnień jest tzw. hipoteza rozproszenia zasobów (ang. *resource dispersion hypothesis*, RDH). Zakłada ona, że odpowiednio bogate zasoby (większe niż zapotrzebowanie ze strony rozmnażającej się pary wykorzystującej areał), rozproszone jednak w czasie i przestrzeni, mogą sprzyjać łączeniu się zwierząt w grupy, przy minimalnych kosztach dla każdego z jej członków. Chociaż współpraca osobników nie jest konieczna do zaistnienia ani funkcjonowania takich grup, socjalizacja jest w takiej sytuacji promowana i w obrębie areału może funkcjonować pewna liczba dodatkowych osobników, zależna od średniej ilości dostępnych zasobów, a nie samej wielkości areału (Macdonald i Johnson, 2015). Lisie grupy socjalne na terenach miejskich, zamieszkujące preferowane środowisko w postaci przydomowych ogrodów, oferujących wysoką dostępność pokarmu, funkcjonowały zgodnie z założeniami tej hipotezy – wraz ze wzrostem dostępności pokarmu, następował wzrost średniej wielkości grupy (Baker i in., 2000). Ponadto, lisy zamieszkujące tereny, na których występowały ogrody o większej średniej powierzchni, a co za tym idzie oferujące bardziej skupione zasoby, wykazywały tendencje do utrzymywania mniejszych areałów osobniczych, niż w przypadku osobników zamieszkujących tereny obejmujące mniejsze ogrody, które dostarczały taką samą ilość zasobów, choć bardziej rozproszonych (Tolhurst i in., 2020). W związku z powyższym, można spodziewać się różnic w obrębie średniej wielkości grupy socjalnej, w zależności od zamieszkiwanych środowisk w obrębie miasta, różniących się dostępnością pokarmu i innych zasobów.

Większa liczebność grupy socjalnej może oznaczać niższe koszty utrzymania terytorium, przypadające na osobnika (Doncaster i Macdonald, 1992). Obecność dodatkowych osobników może skutkować również łatwiejszą opieką nad potomstwem, dzieloną na większą liczbę osobników w grupie (Macdonald, 1979). Wobec powyższego, wyższa liczebność grupy socjalnej, poprzez m. in. częstsze dostarczanie pokarmu szczeniętom przez dorosłe lisy, mogłaby przyczynić się do wyższej liczebności miotu (Macdonald, 1979; Zabel i Taggart, 1989). Badając jednak miejskie populacje lisów, nie stwierdzono zależności pomiędzy wielkością miotu a wielkością grupy socjalnej, zaś większej liczbie osobników w grupie, towarzyszył spadek częstości dostarczania

pokarmu szczeniętom w przeliczeniu na dorosłego osobnika (Baker i in., 1998). Badania Baker'a i in. (1998) są jednak jedynymi tego typu i niewykluczone, że porównując grupy funkcjonujące w obrębie różnych środowisk w mieście, o różnym stopniu rozproszenia zasobów, zależność wielkości miotu od wielkości grupy byłaby bardziej zaznaczona.

Żyjące w mieście lisy uczą się funkcjonować w specyficznych warunkach jakie oferują tereny miejskie poprzez np. zmianę sposobu wykorzystania przestrzeni (Doncaster i Macdonald, 1991), dopasowując swoją organizację socjalną (Baker i in., 2000) czy aktywność dobową (Harris, 1985), ucząc się korzystać z nowych źródeł pokarmu (Contesse i in., 2004), czy poruszać w obrębie miasta (Baker i in., 2007). Obserwacje miejskich lisów przez dekady wskazują, że specyficzne warunki mogą powodować zmiany w biologii tych drapieżników (Stepkovitch i in., 2019). Jednakże, zwierzęta mogą wykazywać również krótkoterminowe zmiany wynikające z ich miejskiego trybu życia i zmiany te mogą wiązać się z biologią rozrodu.

Jak udowodniono wielokrotnie, zwierzęta zamieszkujące tereny miejskie nierzadko przystępują do rozrodu wcześniej niż osobniki zasiedlające tereny pozamiejskie lub ich czas rozrodu jest wydłużony (Partecke i in., 2004; Beck i Heinsohn, 2006; Solonen, 2014; Gryz i Krauze-Gryz, 2018; Beliniak i in., 2022). Zjawiska tego nie zaobserwowano dotąd u miejskich lisów (Harris i Smith, 1987a). Powody występowania wcześniejszego rozrodu u populacji miejskich nie są do końca rozpoznane. Występowanie rozrodu regulowane jest szeregiem czynników, wśród których najważniejszymi jest dostępność pokarmu, warunkująca głównie stabilność energetyczną dla przystępujących do rozrodu organizmów oraz fotoperiod, wpływający na szlaki hormonalne, regulujące fizjologiczne uwarunkowania występowania rozrodu (Bronson, 2009). W tym ujęciu miasto oferuje stabilny dostęp do pokarmu, jednocześnie warunki fotoperiodu mogą być zaburzone zanieczyszczeniem świetlnym (Partecke i in., 2005). Ponadto, tereny miejskie charakteryzują się wyższą temperaturą otoczenia, ze względu na zjawisko tzw. miejskiej wyspy ciepła, a wyższe temperatury również mogą mieć wpływ na wcześniejszy rozród (Bronson i Heideman, 1994; Solonen i in., 2016; Beliniak i in., 2022).

1.3. Pokarm lisów w miastach

Ważnym czynnikiem warunkującym przydatność terenów miejskich do wykorzystania przez lisy, jest wysoka dostępność pokarmu (Harris, 1981b; Harris i Rayner, 1986a; Baker i in., 2000). Lis należy do pokarmowych oportunistów, łatwo

dostosowujących się do oferty środowiskowej (np. Goszczyński, 1986; Jędrzejewski i Jędrzejewska, 1992; Cavallini i Volpi, 1996; Leckie i in., 1998; Sidorovich i in., 2006; Hartová-Nentvichová i in., 2010; Kidawa i Kowalczyk, 2011). Zdolność efektywnego wykorzystania dostępnych zasobów jest prawdopodobnie jednym z czynników odpowiadających za szerokie występowanie tego gatunku na świecie. Choć dokładny skład pokarmu zależy w dużej mierze od warunków badanego regionu i środowiska, wyróżnić można pewne wzorce geograficzne (Díaz-Ruiz i in., 2013; Soe i in., 2017; Castañeda i in., 2022). Ogółem, w pokarmie lisów dominują małe ssaki i bezkręgowce. Udział ssaków i ptaków w pokarmie lisa rośnie wraz ze wzrostem szerokości geograficznej i spadkiem średniej temperatury powietrza. W cieplejszym klimacie, w pokarmie lisów częściej dominują owoce i bezkręgowce, zaś wraz ze wzrostem stopnia przekształcenia środowiska przez człowieka, rośnie udział ptaków, a spada udział ssaków w pokarmie lisa (Castañeda i in., 2022).

Na terenach centralnej Europy, w pokarmie lisów dominują zazwyczaj małe ssaki, uzupełniane przez średniej wielkości ssaki (często zającokształtne), ptaki oraz padlinę dużych zwierząt kopytnych (Goszczyński, 1974; Jędrzejewski i Jędrzejewska, 1992; Lanszki, 2005; Sidorovich i in., 2006; Kidawa i Kowalczyk, 2011). Udział w pokarmie ofiar innych niż małe ssaki, zazwyczaj wzrasta podczas okresowych spadków dostępności gryzoni (Goszczyński, 1986; Jędrzejewski i Jędrzejewska, 1992; Weber, 1996). Przykładowo, ważnym źródłem pokarmu dla lisów może być padlina, zwłaszcza w sezonie zimowym (Jędrzejewski i Jędrzejewska, 1992; Cagnacci i in., 2003; Sidorovich i in., 2006) oraz w wybranych środowiskach, gdzie jej dostępność, przynajmniej okresowo, jest wysoka (Boitani i in., 1984; Borkowski, 1994; Cagnacci i in., 2003; Hartová-Nentvichová i in., 2010). Jako źródło pokarmu, lisy chętnie wykorzystują również zwierzęta gospodarskie lub ich padlinę (Kolb i Hewson, 1979; Kolb i Hewson, 1980; Hewson, 1985; Jankowiak i in., 2008), zdając się wręcz preferować to źródło pokarmu, gdy tylko jest dostępne (Panek i Budny, 2017).

W porównaniu z terenami pozamiejskimi, skład pokarmu miejskich lisów zazwyczaj ulegał znaczącej zmianie, objawiającej się dużo większym udziałem pokarmu antropogenicznego. Przykładowo, w Zurichu, koło połowę zawartości żołądków stanowił pokarm pochodzenia antropogenicznego (Contesse i in., 2004). Wśród tego typu pokarmu lisów, dominowały przede wszystkim odpadki mięsne, pieczywo oraz ziarno i owoce roślin uprawnych (Harris, 1981b; Doncaster i in., 1990; Saunders i in., 1993; Contesse i in., 2004). W związku z dokarmianiem lisów przez właścicieli posesji na terenach z luźną

zabudową mieszkalną i ogródkami działkowymi (Baker i in., 2000; Baker i in., 2004b; Contesse i in., 2004), drapieżniki równie często wykorzystywały odpadki roślinne przeznaczone do kompostowania, również owoce (w szczególności jagodowe), a także karmę dla zwierząt domowych lub pokarm dla ptaków (Contesse i in., 2004). W pokarmie lisów stwierdzano także obecność zwierząt domowych (Harris, 1981b; Lewis i in., 1993; Contesse i in., 2004). W przeciwieństwie do pokarmu antropogenicznego, udział innych źródeł pożywienia w pokarmie lisa na terenie miast był bardziej zróżnicowany. W wielu lokalizacjach, duży był udział bezkręgowców (Harris, 1981b; Doncaster i in., 1990; Saunders i in., 1993; White i in., 2006), przy czym w Wielkiej Brytanii szczególnie często stwierdzano duży udział dżdżownic (Harris, 1981b; Saunders i in., 1993), niekiedy wynoszący około jednej czwartej całego konsumowanego pokarmu (Doncaster i in., 1990). W pokarmie miejskich lisów stwierdza się również częste występowanie ptaków (Contesse i in., 2004), zwłaszcza z rzędu wróblowych Passeriformes (Harris, 1981b), choć w przeliczeniu na biomasę nie stanowią one dużej jego części (Contesse i in., 2004).

Szerokie zdolności adaptacyjne lisów opierają się dużej mierze na możliwości wykorzystywania licznych źródeł pokarmu (Castañeda i in., 2022), co pokazuje wykorzystywanie przez lisy szeroko dostępnego pokarmu antropogenicznego. Pokarm ten w miastach charakteryzuje się wysoką stabilnością, co może czynić miasta tak atrakcyjnym środowiskiem dla lisów, przyczyniając się do ich wysokich liczebności (Bateman i Fleming, 2012). Co więcej, ilość pokarmu w środowisku miejskim wielokrotnie przekracza zapotrzebowanie występujących tam populacji lisów (Contesse i in., 2004), co może przynajmniej częściowo odpowiadać za wzrost ich zagęszczenia (Baker i in., 2000). Z drugiej jednak strony, miasto to środowisko niejednorodne, oferujące zarówno tereny optymalne dla dzikiej fauny, jak i suboptymalne. Jak zaznaczono wcześniej, lisy wykazują wyraźne preferencje siedliskowe w obrębie terenów zurbanizowanych, inne w różnych miastach, czego konsekwencją są zróżnicowane zagęszczenia populacji miejskich (Marks i Bloomfield, 1999), a czego przyczyną może być zmiana składu pokarmu w gradiencie urbanizacji (Castañeda i in., 2020).

Stabilne źródła pokarmu jakie oferuje środowisko miejskie mogą również przekładać się na konkretne efekty populacyjne, a dokładnie na liczebność miotu. Pokarm szczeniąt zasadniczo nie różni się od pokarmu osobników dorosłych (Kolb i Hewson, 1980; Weber, 1996). Jednakże, wielu autorów stwierdziło w pokarmie szczeniąt większy udział ofiar, o większych rozmiarach czy masie, jak zającokształtne czy młode jeleniowate (Lindström, 1994; Panzacchi i in., 2008). Było to szczególnie widoczne w

latach kiedy dostępność głównych ofiar lisów, w postaci drobnych gryzoni spadała (Weber, 1996). Obserwację tą tłumaczono na kanwie teorii żerowania optymalnego (Krebs, 1978), zgodnie z którą zwierzę ogranicza wydatek energetyczny włożony w zdobywanie pokarmu, przy jednoczesnej maksymalizacji zysków z dostarczonej ofiary. W latach z obfitością gryzoni, takie zjawisko nie było dostrzegalne ze względu na wysoką stabilność populacji małej ofiary, co pozwalało upolować dostateczną liczbę ofiar, przy stosunkowo niedużym wkładzie energetycznym w ich poszukiwanie i chwytanie. Taka stabilność i przewidywalność w dostępie do pokarmu może znajdować przełożenie na większą liczbę potomstwa w miocie. Lindström (1988) oraz Goszczyński (1989) zauważyli wyraźną, pozytywną zależność pomiędzy dostępnością gryzoni w okresie okołorodowym, a liczebnością miotu. W mieście, gdzie dominującym źródłem pokarmu jest pokarm pochodzenia antropogenicznego, stabilny w czasie i przekraczający potrzeby populacji (Contesse i in., 2004; Baker i in., 2004b), można by spodziewać się większej średniej liczby szczeniąt w miocie w porównaniu do populacji pozamiejskich, a także zróżnicowania wielkości miotu w zależności od udziału pokarmu antropogenicznego w pokarmie poszczególnych grup socjalnych.

2. Cele pracy i hipotezy badawcze

W pracy zdefiniowano dwa główne cele. Pierwszym było prześledzenie procesu kolonizacji miasta przez lisy, tj. zmian występowania oraz zagęszczenia populacji tego gatunku na terenie Warszawy, w ciągu ostatnich 50 lat. W tym celu dane zbierane w latach 2016-2021 zestawiono z niepublikowanymi danymi dotyczącymi występowania i zagęszczenia lisów na terenie Warszawy, zebranymi przez profesora Jacka Goszczyńskiego pod koniec lat siedemdziesiątych ubiegłego wieku (lata 1976-1978) oraz przez J. Goszczyńskiego i współpracowników w pierwszej dekadzie XXI wieku (lata 2004-2012). Dzięki temu uzyskano porównywalne zestawy danych dla trzech odrębnych okresów badawczych. Wyniki umożliwiły ocenę kierunku i skali zmian w rozmieszczeniu oraz zagęszczeniu lisów w warunkach miejskich. Przyjęto następujące założenia (hipotezy) badawcze:

- 1) Zasięg występowania lisa i częstość rejestrowania jego tropów w Warszawie wzrastały w każdym z kolejnych okresów badawczych. W ostatnim z badanych okresów, lisy występowały na terenie całego miasta i skolonizowały wszystkie typy środowiska w obrębie miasta. Wraz z postępem kolonizacji, rosła również liczba obserwacji lisów na terenie Warszawy.
- 2) Kolonizacja rozpoczęła się w różnych częściach miasta, od terenów zielonych położonych peryferyjnie i przebiegała w kierunku centrum miasta.
- 3) Zgodnie z zakładanym schematem kolonizacji miasta przez dziko żyjące gatunki zwierząt, w pierwszym okresie badawczym lisy skolonizowały tereny najbardziej zbliżone do naturalnych i zasiedlały je istotnie częściej niż pozostałe typy terenów zielonych. W kolejnych okresach badawczych lisy skolonizowały pozostałe typy terenów zielonych i chętniej wybierały tereny bardziej przekształcone antropogenicznie.

Przedstawione powyżej hipotezy (założenia badawcze) zweryfikowano w dwóch publikacjach:

- 1) Jackowiak M., Gryz J., Jasińska K., Brach M., Bolibok L., Kowal P., Krauze-Gryz D. 2021. Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976–2019. *Scientific Reports* 11: 13931.
- 2) Krauze-Gryz D., Jackowiak M., Klich D., Gryz J., Jasińska K. D. 2024. Following urban predators – long-term snow-tracking data reveal changes in their abundance and habitat use. *Journal of Zoology* 323: 213-224.

Kolejnym celem było określenie wybranych cech populacji lisów zamieszkujących Warszawę, tj. struktury socjalnej populacji, wybranych parametrów rozrodu oraz składu pokarmu, a także wskazanie czynników środowiskowych, które mogły potencjalnie wpływać na badane parametry. Ponadto, porównano strukturę socjalną oraz parametry rozrodu lisów w Warszawie oraz na terenach pozamiejskich w centralnej Polsce. W tym celu na terenie całego miasta wyszukiwano nory rozrodcze lisów, przy których monitorowano wielkość grup socjalnych, wielkość miotów, oceniono czas przystępowania do rozrodu oraz szacowano skład pokarmu. Przyjęto następujące założenia (hipotezy) badawcze:

- 1) Na terenie Warszawy, w pokarmie lisów dominuje pokarm antropogeniczny, jednak udział poszczególnych typów pokarmu jest zależny od struktury środowiska miejskiego – im bardziej przekształcone jest środowisko w obrębie areалу oraz im bliżej centrum miasta jest on położony, tym większy udział pokarmu antropogenicznego.
- 2) Na terenie miasta lisy formują grupy socjalne, których wielkość jest zależna od dostępności i udziału pokarmu antropogenicznego oraz stopnia urbanizacji – im większy udział pokarmu antropogenicznego oraz stopień urbanizacji, tym wyższa spodziewana wielkość grup socjalnych.
- 3) Lisy na terenie miasta przystępują do rozrodu wcześniej niż lisy występujące na terenach polno-leśnych centralnej Polski oraz wyprowadzają większe mioty. Wcześniejszy czas rozrodu miejskich lisów jest warunkowany wyższym udziałem pokarmu antropogenicznego oraz wyższym stopniem urbanizacji, podczas gdy wielkość miotu jest pozytywnie zależna od wielkości grupy socjalnej, częstości dostarczania szczeniętom pokarmu przez członków grupy socjalnej, udziału pokarmu antropogenicznego oraz stopnia urbanizacji.

Założenia (hipotezy) ujęte w punkcie 1) zweryfikowano w niepublikowanym jeszcze manuskrypcie:

- 1) Jackowiak M., Jasińska K. D., Gryz J., Szyc K., Krauze-Gryz D. City snacks and country hunts – diet of urban red foxes on the basis of three methods of assessment.

Z kolei założenia ujęte w punktach 2)-3) zweryfikowano w publikacji:

- 1) Jackowiak M., Jasińska K. D., Gryz J., Guzowska E., Szyc K., Krauze-Gryz D. 2025. Is it beneficial to be a city dweller? Impact of urban conditions on the red fox reproduction. *Journal of Zoology* 325: 155-165.

3. Teren badań

Badania prowadzone były w Warszawie (w obrębie granic administracyjnych miasta), zamieszkiwanej przez ponad 1,8 miliona ludzi (gęstość zaludnienia to około 3600 osób/km²). Aktualnie Warszawa zajmuje powierzchnię 517 km², co czyni ją największym miastem Polski. Od 1921 powierzchnia miasta wzrosła o prawie 400 km², zaś liczba ludności o ponad 900 tys. mieszkańców. Warszawa podzielona jest na 18 dzielnic.

Warszawa położona jest na wysokości 113 m n.p.m. Roczna suma opadów wynosi około 500 mm, zaś średnia temperatura to około 7,7°C. W mieście występuje zjawisko miejskiej wyspy ciepła (MWC) tj. wyższej temperatury powietrza na terenie zurbanizowanym w stosunku do otaczających terenów pozamiejskich, którego intensywność, zależna od sezonu i pory dnia, wynosi średnio około 2°C (Błażejczyk i in., 2014). Przez miasto przepływa Wisła, zaliczana do rzek roztokowych, będąca jedną z największych rzek Europy i największą, która zachowała swój naturalny charakter, obejmujący m. in. naturalne spiętrzenia i wylewy w okresach wiosennym i jesiennym. Wisła dzieli miasto na części lewo- i prawobrzeżną, z których część lewobrzeżna w okolicach centrum jest silnie przekształcona antropogenicznie, zaś w części prawobrzeżnej oraz w części lewobrzeżnej w północnej i południowej części miasta zachowane są lasy łęgowe, porastające dawniej brzegi rzeki. Wisła, na obu brzegach ograniczona jest wałami przeciwpowodziowymi, a tereny między nimi nazywane są Międzywalem Wisły. Obszar ten, włączony do sieci Natura 2000, stanowi bardzo ważny korytarz ekologiczny w obrębie miasta (Romanowski, 2007). Miasto położone jest na Nizinie Środkowomazowieckiej. Lewobrzeżna część Warszawy położona jest prawie w całości na terenie Równiny Warszawskiej, tereny wzdłuż Wisły i większa część miasta na prawym brzegu Wisły znajduje się w mezoregionie Doliny Środkowej Wisły, zaś niewielka część najdalej na wschód wysuniętych części miasta leży na terenie mezoregionu Równiny Wołomińskiej. Wzdłuż granic Równiny Warszawskiej ciągnie się wyerodowana przez Wisłę skarpa warszawska, stanowiąca charakterystyczny element krajobrazu miasta, wpływający na jego strukturę i ukształtowanie przestrzenne (Kondracki, 2006). Od północy, w części lewobrzeżnej, z miastem graniczy Kampinoski Park Narodowy.

Okolo 15% powierzchni miasta stanowią lasy, rozmieszczone głównie na obrzeżach miasta w części północnej, wschodniej i południowej, zarządzane przez Lasy

Miejskie – Warszawa (LM-W) oraz częściowo przez PGL Lasy Państwowe (Nadleśnictwa Celestynów, Drewnica oraz Jabłonna). Ponadto, do lasów Warszawy zaliczyć można lasy łąkowe występujące w obszarze międzywala Wisły, a także część terenów leśnych, objętych ochroną w ramach rezerwatów przyrody. Wśród rezerwatów na terenie miasta znajduje się największy rezerwat przyrody na terenie województwa mazowieckiego – Las Kabacki im. Stefana Starzyńskiego. Ponadto, część terenów leśnych wchodzi w skład Mazowieckiego Parku Krajobrazowego. Poza lasami, na tereny zielone składają się również tereny wykorzystywane rolniczo (głównie w części południowo-wschodniej), liczne parki i skwery (głównie w części centralnej), ogródki działkowe, cmentarze (w tym wiele obiektów historycznych), tereny ruderalne wzdłuż torów kolejowych czy dróg ekspresowych, ogrody botaniczne i ogród zoologiczny, a także zieleń uliczna czy ogrody przydomowe. Zabudowa wielkomiejska ogranicza się głównie do centralnie położonych dzielnic miasta, zaś większą część Warszawy stanowi luźna zabudowa wraz z towarzyszącą zielenią.

Znaczący udział różnego rodzaju terenów zielonych w Warszawie jest prawdopodobną przyczyną występowania w mieście bardzo dużej liczby gatunków zwierząt. Różnorodność warszawskiej fauny należy przy tym do jednej z lepiej poznanych w porównaniu z innymi miastami europejskimi. Tylko od lat sześćdziesiątych XX wieku do 1990 roku ukazało się około 300 prac naukowych opisujących to zagadnienie (Luniak, 2006). Najbardziej szczegółowo opisano występowanie różnych gatunków bezkręgowców (kompleksowo zinwentaryzowanych w latach 1974-1990 przez Muzeum i Instytut Zoologii PAN) oraz ptaków, opisanych szczegółowo w dwóch monografiach (Luniak i in., 1964; 2001). Opisywano również występowanie płazów na terenie Warszawy (Mazgajska, 1998). Występowanie ssaków na terenie miasta w XX wieku podsumowano w publikacji Luniaka i Nowickiego (1990), jednakże spośród różnych grup ssaków bardziej szczegółowym badaniom poddano jedynie nietoperze Chiroptera (Lesiński i Fuszara, 2001). Większość badań dotyczących występowania ssaków na terenie Warszawy dotyczy wybranych lokalizacji (np. Luniak i in., 2000; Luniak i in., 2010; Krauze-Gryz i in., 2016; Gryz i Krauze-Gryz, 2022). Pierwsze znane opracowania na temat ssaków notowanych na terenie Warszawy, pochodzą już z końca XIX wieku (Wałęcki, 1881), jednakże ze względu na prawie całkowite zniszczenie miasta w okresie II wojny światowej, prawdopodobnie wszystkie miejskie populacje ssaków (jeżeli takowe istniały w tym czasie) zostały również wyniszczone. W związku z powyższym, obserwowane obecnie populacje ssaków w Warszawie zaczęły kształtować

się najwcześniej w latach pięćdziesiątych XX wieku lub jeszcze później. Pierwsze powojenne badania, dotyczące wykorzystywania przez ssaki terenów Warszawy pojawiły się w latach siedemdziesiątych XX wieku (Goszczyński, 1979). W tym okresie pojawiły się również pierwsze prace opisujące zmiany zachodzące w biologii ssaków zamieszkujących Warszawę (Andrzejewski i in., 1978; Babińska-Werka i in., 1979, 1981; Babińska-Werka, 1981). Obecnie zarówno występowanie ssaków w Warszawie jak i badania nad ich ekologią są coraz częstsze (m. in. Gortat i in., 2014; Gryz i in., 2017; Kostrzewa i Krauze-Gryz, 2020; Lesiński i in., 2021; Beliniak i in., 2021; Krauze-Gryz i in., 2021; Jasińska i in., 2021; 2022; Beliniak i in., 2022; Beliniak i Krauze-Gryz, 2024; Beliniak i in., 2024; Gryz i in., 2024), jednakże badania poświęcone średniej wielkości drapieżnikom nie były do tej pory prowadzone lub były bardzo nieliczne (np. Jasińska i Goszczyński, 2011; Jobda i Goszczyński, 2011).

Wyniki na temat struktury socjalnej populacji oraz wybranych parametrów rozrodczych w Warszawie zostały porównane z wynikami uzyskanymi w centralnej Polsce na terenie Leśnego Zakładu Doświadczalnego w Rogowie Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie, oddalonego od Warszawy o około 90 km. Obszar ten miał powierzchnię około 9440 hektarów. Klimat w tym regionie jest zbliżony do panującego w Warszawie, z około roczną sumą opadów na poziomie 600 mm i średnią temperaturą około 7,8°C. Obszar porównawczy stanowił optymalne siedlisko dla lisa, w postaci mozaiki terenów polnych oraz lasów, z czego lasy stanowiły około 17% powierzchni badanego obszaru (Krauze-Gryz i Gryz, 2023).

4. Metody

4.1. Stopień zasiedlenia i przebieg kolonizacji miasta

W celu oszacowania stopnia zasiedlenia Warszawy przez lisa, teren miasta podzielono na 593 kwadraty o powierzchni 1 km². Gromadzone od 2005 roku dane dotyczące obserwacji lisów i śladów ich obecności na terenie Warszawy przyporządkowano do poszczególnych kwadratów. Dodatkowo, w latach 2011-2012, przeszukiwano wszystkie pozostałe kwadraty, na podstawie czego podzielono kwadraty na te zasiedlone przez lisa i niezasiedlone. Dane te dostarczyły informacji na temat stopnia zasiedlenia miasta przez lisa.

Celem opisu postępów w kolonizacji miasta od lat 70. XX wieku, wytypowano 29 różnego rodzaju obszarów zieleni miejskiej (o powierzchni od 4 do 139 ha), w tym sześć cmentarzy, pięć terenów leśnych, jedenaście parków i siedem terenów nadrzecznych, znajdujących się w różnych częściach miasta i położonych w różnych odległościach od jego centrum (za punkt centralny Warszawy przyjęto Pałac Kultury i Nauki). W obrębie każdego z tych obszarów weryfikowano obecność lisów na podstawie tropień zimowych. Dane z lat 2016-2019 porównano z niepublikowanymi danymi z lat 1976-1978 (zgromadzonymi przez J. Goszczyńskiego) oraz z lat 2005-2008 (zgromadzonymi przez J. Goszczyńskiego z zespołem).

Dodatkowo, przeanalizowano występowanie zdarzeń z udziałem lisów w Warszawie w czasie i przestrzeni. W tym celu, dla lat 1998-2015, pozyskano od Lasów Miejskich – Warszawa informacje na temat obserwacji i zdarzeń z udziałem lisów. Na ich podstawie określono w jaki sposób w kolejnych latach zmieniała się liczba incydentów z udziałem lisów na terenie Warszawy oraz jak liczba ta zmieniała się w cyklu okołodobowym.

4.2. Zmiany zagęszczenia populacji lisa w mieście

Równolegle do oceny występowania i stopnia kolonizacji Warszawy, prowadzono ocenę zagęszczenia drapieżników w mieście. W tym celu wykorzystano metodę zimowych tropień na transektach, prowadzonych od listopada do lutego każdego sezonu, w latach 2016-2021. Zgromadzone dane porównano z niepublikowanymi danymi zbieranymi w identyczny sposób w trakcie dwóch wcześniejszych okresów badawczych: w latach 1976-1978 oraz 2005-2008 (patrz podrozdział 4.1). Tropienia prowadzono od jednego do czterech dni po opadzie śniegu na liniowych transektach o zmiennej długości

(proporcjonalnej do wielkości terenu na którym prowadzono tropienie), podzielonych na 100-metrowe odcinki. Metoda polegała na zliczaniu tropów lisów przecinających kolejne odcinki transektu. Dla każdego odcinka transektu określano typ środowiska, bazując na obserwacjach otoczenia w trakcie prowadzonych tropień. Środowiska klasyfikowano do jednego z ośmiu typów: ogródki działkowe, tereny zabudowane, cmentarze, lasy, tereny ruderalne, tereny otwarte, lasy łęgowe i tereny nadrzeczne oraz parki.

4.3. Ocena składu pokarmu

Do oceny składu pokarmu warszawskich lisów wykorzystano równolegle trzy metody: analizy odchodów (osobników dorosłych jak i szczeniąt), zbieranych przy norach, rejestracji resztek pokarmu przy norach rozrodczych oraz rejestracji pokarmu przynieszonego do nor przez dorosłych członków grupy socjalnej (Wagnon i Serfass, 2017; Windell i in., 2019). Badanie przeprowadzono w latach 2018-2021 i w każdym przypadku starano się identyfikować każdy element pokarmu do jak najniższego poziomu taksonomicznego.

Analizę odchodów prowadzono w oparciu o metodykę Goszczyńskiego (1974). Próbkę namaczano w zlewce z dodatkiem detergentu przez 24 godziny, a następnie przenoszono na sitko o rozmiarze oczek 1 mm i przepłukiwano w celu usunięcia strawionej, bezpostaciowej masy od niestrawionych fragmentów. Pozostałości przenoszono na szalkę Petriego i suszono w temperaturze 60°C przez 24 godziny. Następnie pozostałości były identyfikowane w oparciu o publikacje Pucka (1984), Dziurdzik (1973), Teerink (1991), De Marinis i Agnelli (1993), Yalden (2009) oraz kolekcję porównawczą Samodzielnego Zakładu Zoologii Leśnej i Łowiectwa Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie. Rozpoznane pozostałości dzielono według typów pokarmu.

Rejestrację resztek pokarmu prowadzono w trakcie regularnych kontroli przy norach w okresie od lutego do sierpnia każdego sezonu badawczego. Każda ze znalezionych pozostałości była zbierana i identyfikowana na miejscu lub później w laboratorium w oparciu o klucze identyfikacyjne Pucka (1984), Browna i in. (2002) oraz kolekcję porównawczą Samodzielnego Zakładu Zoologii Leśnej i Łowiectwa SGGW w Warszawie.

Do rejestracji pokarmu przynieszonego przez dorosłe lisy wykorzystano foto-pułapki montowane przy norach rozrodczych w celu oceny parametrów rozrodu lisów. W trakcie analizy zdjęć notowano każdy przypadek niesienia pokarmu przez zwierzęta

wchodzące w skład grupy socjalnej i identyfikowano niesiony przedmiot, możliwie najdokładniej lub przynajmniej do głównych typów pokarmu.

Zebrane dane na temat składu pokarmu lisów wykorzystano do porównania zgodności metod oceny składu pokarmu oraz zmienności przestrzennej, warunkowanej przez odległość nor od centrum miasta oraz strukturę środowiska wokół nory.

4.4. Badanie organizacji socjalnej populacji oraz wybranych parametrów rozrodu

W celu określenia organizacji socjalnej populacji lisa w Warszawie oraz biologii rozrodu w porównaniu do populacji lisów żyjących poza terenami miejskimi, zastosowano obserwacje z wykorzystaniem foto-pułapek przy norach oraz obserwacje bezpośrednie.

W pierwszej kolejności zweryfikowano obecność nor, których lokalizacja była znana już przed rozpoczęciem badania, głównie znalezionych w trakcie realizacji prac dyplomowych przez studentów Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie lub w trakcie realizacji innych badań nad fauną Warszawy. Następnie baza znanych nor była regularnie uzupełniana o nory zlokalizowane w latach 2018-2021. Wyszukiwanie nowych nor prowadzone było co roku, w okresie od lutego do września, w pojedynkę lub w małych grupach, na terenie całego miasta. Dodatkowo, informacje o znanych norach lisów zbierano od pracowników różnych instytucji, w szczególności Lasów Miejskich – Warszawa, Zarządu Zieleni m. st. Warszawy, Ogrodów Botanicznych i Zoologicznego, oczyszczalni ścieków, elektrowni, lotnisk itp., a także poprzez media społecznościowe od mieszkańców Warszawy.

Zlokalizowane nory były kontrolowane kilka do kilkunastu razy w ciągu roku, począwszy od końca lutego. W trakcie pierwszej kontroli sprawdzano czy nora jest użytkowana. Przy norach uznanych za użytkowane w celach rozrodczych montowano foto-pułapki. Następnie nora była kontrolowana od jednego do trzech razy (uznane za nieużytkowane były w tym samym czasie kontrolowane jednokrotnie), w celu potwierdzenia użytkowania przez lisy. Przy stwierdzeniu prawdopodobnego pojawienia się szceniąt w danej norze, foto-pułapkę pozostawiano w danym miejscu, w innym przypadku była ona przewieszana w okolicy innej nory. Pod koniec marca lub na początku kwietnia przeprowadzono dodatkową kontrolę wszystkich znanych nor. Od kwietnia liczba kontroli została ograniczona do jednej na miesiąc, tak aby nie niepokoić dorosłych lisów i szceniąt. Foto-pułapka była eksponowana przy norze tak długo jak nora była

użytkowana przez grupę rodzinną lisów, nie dłużej jednak niż do końca sierpnia lub początku września.

W przypadku obszaru porównawczego w Rogowie, wszystkie nory zostały zlokalizowane w latach 2011-2017, głównie w trakcie regularnego przeszukiwania tych terenów w okresie od marca do maja. Użytkowane nory rozrodcze były identyfikowane w oparciu o obecność tropów lisów i/lub pozostałości ich ofiar. Następnie nory były monitorowane przy pomocy foto-pułapek w okresie od początku marca do połowy lipca.

Na podstawie zebranego materiału zdjęciowego szacowano: czas narodzin szczeniąt, liczbę szczeniąt w miocie oraz liczbę osobników dorosłych wchodzących w skład grupy rodzinnej.

W celu oszacowania czasu narodzin, oceniono wiek szczeniąt na podstawie ich wyglądu, zwracając szczególną uwagę na sekwencję pojawiania się rudego zabarwienia włosów, pojawianie się czarnego zabarwienia na łapach i uszach, fakturę sierści, kolor oczu, kształt i długość pyszczka, kształt i ułożenie uszu (Harris, 1978; Goszczyński, 1995). Na podstawie tych cech oceniono wiek szczeniąt z dokładnością do około pół tygodnia. Na podstawie oszacowanego wieku ustalono przybliżony termin narodzin szczeniąt. Termin narodzin szczeniąt porównano pomiędzy terenami miejskimi oraz pozamiejskimi.

Wielkość miotu oceniono na podstawie liczby szczeniąt rejestrowanych przy badanej norze. Za wielkość miotu uznawano maksymalną liczbę szczeniąt zarejestrowanych na dowolnym zdjęciu przy badanej norze. Średnią wielkość miotu porównano pomiędzy miastem a terenem pozamiejskim.

Wielkość grupy socjalnej (wg definicji Dorning i Harris'a, 2019a) szacowana była na podstawie liczby dorosłych (w pełni wyrosniętych, mających co najmniej 12 miesięcy) osobników zaobserwowanych przy danej norze, identyfikowanych na podstawie cech fizjonomicznych (Sarmiento i in., 2009; Dorning i Harris, 2019b). Za wielkość grupy socjalnej uznawano maksymalną liczbę w pełni rozpoznanych osobników, pomijając osobniki których identyfikację uznano za wątpliwą. Lisów pojawiających się jednokrotnie i sporadycznie przy badanej norze nie uwzględniano w wielkości grupy.

Wśród czynników, które wzięto pod uwagę jako potencjalnie wpływające na rozród miejskich lisów były struktura środowiska wokół miejsca rozrodu, skład pokarmu lisów, stopień antropopresji (zjawisko miejskiej wyspy ciepła oraz zanieczyszczenie światłem), a także wielkość grupy socjalnej.

5. Prezentacja najważniejszych wyników w publikacjach wchodzących w skład rozprawy doktorskiej

5.1. Publikacja 1. Kolonizacja miasta przez lisa

Jackowiak M., Gryz J., Jasińska K., Brach M., Bolibok L., Kowal P., Krauze-Gryz D. 2021. Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976–2019. *Scientific Reports* 11: 13931.

W pierwszym artykule wykorzystano dane z tropień zimowych prowadzonych w trzech okresach badawczych (I – lata 1976-1978, II – lata 2004-2012 i III – lata 2016-2019) na obszarze 29 terenów zielonych oraz obserwacje bezpośrednie i pośrednie lisów na terenie Warszawy do prześledzenia postępów w kolonizacji miasta w latach 1976-2019.

Spośród 29 terenów zielonych wytypowanych do oceny postępów kolonizacji, w latach 1976-1978 jedynie 6 obszarów (21%) znajdujących się na obrzeżach miasta było skolonizowanych przez lisa. Liczba ta wzrosła do 18 (62%) w latach 2005-2008 i 27 (93%) w latach 2016-2019. W pierwszym okresie lisy kolonizowały tereny leśne oraz lasy łęgowe istotnie częściej niż pozostałe rodzaje terenów zielonych, podczas gdy w kolejnych okresach badawczych żaden typ terenu zielonego nie był kolonizowany wyraźnie częściej niż wynikało to z ich dostępności. Ponadto, na podstawie kontroli 593 kwadratów o powierzchni 1 km², pokrywających cały teren Warszawy, w latach 2011-2012, stwierdzono że lis występował na terenie całego miasta. Przeprowadzone badanie potwierdziło, że po prawie 50 latach kolonizacji lis występował na terenie całego miasta i skolonizował wszystkie środowiska w jego obrębie.

Przeanalizowano czasowy rozkład 608 obserwacji i zdarzeń z udziałem lisów na terenie Warszawy, zebranych w latach 1998-2015. Roczna liczba incydentów stopniowo wzrastała, od kilku rocznie w roku 1998 do ponad 80 w roku 2015. Na podstawie przeanalizowanych danych stwierdzono, że prawdopodobieństwo obserwacji lisa na terenie miasta wzrastało z upływem lat, było najwyższe w okresie od czerwca do października, w dni powszednie oraz w ciągu dnia i na terenach pokrytych luźną zabudową.

5.2. Publikacja 2. Zmiany zagęszczenia populacji lisa na terenie miasta

Krauze-Gryz D., **Jackowiak M.**, Klich D., Gryz J., Jasińska K. D. 2024. Following urban predators – long-term snow-tracking data reveal changes in their abundance and habitat use. *Journal of Zoology* 323: 213-224.

W drugim artykule, skupiono się na prześledzeniu jak zmieniał się wykorzystanie różnych środowisk przez lisy na przestrzeni dekad (lata 1976-1978, 2005-2008 i 2016-2021), na podstawie tropień na transektach.

Częstość rejestracji tropów lisów na transektach na terenie miasta zmieniała się podobnie jak stopień zasiedlenia Warszawy przez lisy. W pierwszym okresie badawczym częstość występowania tropów (liczba transektów o różnej długości, biegnących przez jednorodne środowisko, w obrębie jednego terenu, sprawdzanych jednego dnia, na których stwierdzono obecność tropów lisa) wynosiła jedynie 0.04, po czym wzrosła około 15 razy w drugim okresie badawczym, finalnie osiągając wartość 0,70 w ostatnim okresie badawczym. Wzrost częstości rejestracji tropów pomiędzy drugim a trzecim okresem badawczym był jednak statystycznie nieistotny. Spośród analizowanych czynników tj. rodzaj środowiska, okres badawczy, długość transektu oraz odległość do centrum miasta wszystkie okazały się istotnie kształtować prawdopodobieństwo rejestracji tropów na transektach.

W pierwszym okresie badawczym tropy lisów rejestrowane były tylko na terenie lasów oraz łągów na terenie Międzyzwała Wisły. W drugim okresie badawczym, tropy były obecne w każdym typie środowiska, przy czym najczęściej były rejestrowane w lasach, łągach nadwiślanych, ogródkach działkowych oraz parkach. W ostatnim okresie tropy lisów również stwierdzane były we wszystkich środowiskach, ale częstość występowania tropów w środowiskach takich jak tereny zabudowane czy cmentarze była wyższa, zaś w lasach, łągach nadwiślańskich czy ogródkach działkowych nieznacznie niższa niż w okresie poprzedzającym.

5.3. Publikacja 3. Skład i zmienność pokarmu lisów w Warszawie

Jackowiak M., Jasińska K. D., Gryz J., Szyk K., Krauze-Gryz D. City snacks and country hunts – diet of urban red foxes on the basis of three methods of assessment.

W trzeciej publikacji, skupiono się na ocenie składu pokarmu lisów na terenie Warszawy z wykorzystaniem trzech metod oceny: rejestracji resztek pokarmu przy norach, rejestracji pokarmu przynieszonego przez lisy do nor na zdjęciach z foto-pułapek i analizy odchodów. W badaniach opisanych w manuskrypcie, przedstawiono wyniki oceny składu pokarmu każdą z zastosowanych metod i porównano zgodność wyników pomiędzy zastosowanymi metodami oraz zbadano wpływ wybranych czynników przestrzennych na skład pokarmu lisów.

Niezależnie od zastosowanej metody oceny, skład pokarmu był różnorodny, a każda z metod wskazała te same główne źródła pokarmu: ssaki (szczególnie małe), ptaki, pokarm pochodzenia antropogenicznego i padlina, przy czym analiza odchodów wykazała, że często w pokarmie lisa pojawiały się również bezkręgowce oraz owoce i nasiona. W zależności od zastosowanej metody, zmienny był udział poszczególnych typów pokarmu. Wśród resztek rejestrowanych przy norach dominował pokarm pochodzenia antropogenicznego (42%), ptaki stanowiły 33% rejestrowanych ofiar, ssaki 14%, zaś padlina dużych kopytnych 7%. W przypadku rejestracji na zdjęciach z foto-pułapek pokarmu przynieszonego do nor, najczęściej rejestrowany był również pokarm antropogeniczny (38%), przy czym drugim najczęściej obserwowanym rodzajem pokarmu były ssaki (26,5%). Pozostałymi często rejestrowanymi rodzajami pokarmu były ptaki (24,5%) i padlina (8%). W analizie odchodów stwierdzono największy udział ssaków (21%), owoców i nasion (20%), ptaków (14%), owadów (12,5%), niezidentyfikowanego materiału pochodzenia roślinnego (12%), pokarmu antropogenicznego (11%) i padliny (5%).

Metody dały istotnie różne wyniki oceny składu pokarmu, a zastosowana metoda miała największy wpływ na otrzymany wynik. Z kolei analizy wykonane dla pozostałych dwóch zmiennych – odległości nory przy której zbierano dane od centrum miasta i udziału środowiska przekształconego antropogenicznie w okolicach nory – wykazały brak jakiegokolwiek wpływu na skład pokarmu lisów. Taki wynik sugeruje, że skład pokarmu lisów na terenie Warszawy jest względnie homogeniczny, niezależnie od miejsca prowadzenia obserwacji i jego uwarunkowań przestrzennych czy obserwowanej

grupy socjalnej, a zastosowanie jednej metody oceny może mocno wpływać na otrzymany wynik.

5.4. Publikacja 4. Wpływ środowiska miejskiego na rozród lisów w Warszawie

Jackowiak M., Jasińska K. D., Gryz J., Guzowska E., Szyc K., Krauze-Gryz D. 2025. Is it beneficial to be a city dweller? Impact of urban conditions on the red fox reproduction. *Journal of Zoology* 325: 155-165.

W artykule czwartym podjęto się oceny wybranych parametrów rozrodu i elementów organizacji socjalnej w populacji lisów zamieszkujących Warszawę oraz porównano ją z populacją pozamiejską, zamieszkującą tereny centralnej Polski. Badanie dotyczyło oceny średniej wielkości miotu, średniej wielkości grupy socjalnej i czasu rozrodu, a także czynników mogących potencjalnie wpływać na te parametry populacji. W ramach realizacji tych badań, przeszukano Warszawę pod względem lokalizacji lisich nor rozrodczych i prowadzono przy nich obserwację zwierząt z użyciem foto-pułapek.

W trakcie badań, od jesieni 2017 do wiosny 2021, zlokalizowano 254 nory lisów na terenie Warszawy, spośród których 19,3% było wykorzystywanych jako nory rozrodcze. Większość nor na terenie miasta (76%) była zlokalizowana na terenach leśnych.

Porównując populację lisów z terenu Warszawy oraz z centralnej Polski, stwierdzono, że mioty lisów miejskich były większe niż w przypadku lisów żyjących poza miastem (odpowiednio 3,98 i 3,48 szczenięcia w miocie). Ponadto, lisy w Warszawie przystępowały do rozrodu średnio dwa tygodnie wcześniej, ze szczytem narodzin przypadającym pomiędzy 8 a 12 marca, niż lisy zamieszkujące tereny polno-leśne.

Średnia wielkość miotu lisów na terenie Warszawy w latach 2018-2021 była stabilna przez cały okres badań i nie różniła się istotnie w kolejnych latach. Analiza czynników mogących wpływać na wielkość miotu nie potwierdziła wpływu żadnego z nich na liczbę obserwowanych szceniąt. Wielkość grupy socjalnej również była stabilna w kolejnych latach i wynosiła średnio 2,37 osobnika na grupę. Podobnie jak w przypadku wielkości miotu, dla żadnego z badanych czynników nie potwierdzono jego istotnego wpływu na liczbę dorosłych zwierząt wchodzących w skład grupy socjalnej. W przypadku czasu narodzin szczeniąt stwierdzono, że zarówno udział pokarmu naturalnego jak i stopień urbanizacji wpływały istotnie na datę narodzin. Im wyższy był udział pokarmu naturalnego w diecie szczeniąt, tym wcześniejszy był dzień narodzin,

natomiast im wyższy był stopień urbanizacji, tym później następowały narodziny
szczeniąt.

6. Omówienie i dyskusja wyników

W oparciu o zgromadzone wyniki, można stwierdzić, że kolonizacja miasta przez lisa przebiegała prawdopodobnie zgodnie ze schematem przedstawionym przez Evansa i in. (2010). Na początku kolonizacji, w latach 70. XX wieku, gatunek ten był nieliczny, zamieszkując jedynie środowiska najbardziej zbliżone do naturalnych i zlokalizowane głównie na obrzeżach miasta. Z czasem, po okresie dostosowawczym lis poszerzył swój zasięg, zasiedlając różne środowiska i osiągając coraz wyższe zagęszczenia, stopniowo kolonizując tereny położone coraz bliżej centrum (publikacja 1: Jackowiak i in., 2021; publikacja 2: Krauze-Gryz i in., 2024). O wzroście tym, poza zagęszczeniami, świadczył również wzrost incydentów z udziałem drapieżnika na terenie miasta (publikacja 1: Jackowiak i in., 2021), co bywało już wykorzystywane jak wskaźnik liczebności miejskich drapieżników (Gloor i in., 2001; Plumer i in., 2014; Geiger i in., 2018; Scott i in., 2018). Rozmieszczenie terenów skolonizowanych przez lisa w pierwszym okresie badawczym sugeruje, że kolonizacja musiała zacząć się niezależnie w kilku różnych częściach miasta, co zgadzałoby się z dotychczasowymi badaniami z innych miast (Wandeler i in., 2003). Ponadto, podobieństwo w przebiegu kolonizacji widać w bardzo znaczącym wzroście liczebności populacji w Warszawie pomiędzy pierwszym a drugim okresem badawczym (publikacja 2: Krauze-Gryz i in., 2024), a gwałtownym wzrostem populacji w Zurychu w ciągu 15 lat od zasiedlenia miasta (Wandeler i in., 2003). W dodatku w tym okresie lisy istotnie częściej wybierały tereny naturalnej zieleni niż wynikałoby to z ich dostępności. Taki przebieg kolonizacji wpisuje się w założenia hipotezy miejskiej wyspy (Gloor i in., 2001), zakładającej wybór siedlisk bardziej naturalnych w początkowej fazie kolonizacji, gwałtowne rozprzestrzenienie po nowych siedliskach po fazie adaptacji i finalnie wzroście populacji głównie w środowiskach optymalnych. Kolonizacja Warszawy przez lisa zdaje się potwierdzać ten schemat.

Badanie przebiegu kolonizacji Warszawy przez lisa nie rozstrzyga która z zaproponowanych hipotez wyjaśniających pojawianie się miejskich populacji lisów (miejskiej wyspy czy presji populacyjnej) stanowi lepsze wyjaśnienie tego zjawiska. Pomimo przedstawionych powyżej zgodności między przebiegiem kolonizacji Warszawy a założeniami hipotezy miejskiej wyspy, hipoteza presji populacyjnej wydaje się również dobrze objaśniać pojawienie się miejskich populacji tego drapieżnika. Wzrost zagęszczenia lisów w Warszawie przypadał na okres gdy wścieklizna została w Polsce zwalczona na skutek zorganizowanej akcji szczepień (Flis i Rataj, 2018), a populacja

krajowa lisów wzrosła (Panek i Bresiński, 2002). Pierwsze populacje miejskich lisów obserwowane były w miejscach, gdzie krajowe populacje lisów była liczne (Mathews i in., 2018; Stobo-Wilson i in., 2022). Pojawianie się populacji miejskich lisów w Europie było skorelowane z ustępowaniem epizooecji wścieklizny (Delcourt i in., 2022), będącej jednym z głównych czynników śmiertelności wśród europejskich lisów, a najwcześniej pojawiały się w krajach gdzie wścieklizna nie występowała (Goddard i in., 2012; Hudson i in., 2017).

Badając zagęszczenia lisów na terenie Warszawy, stwierdzono że najwyższa intensywność penetracji terenu występowała na obszarach naturalnej i półnaturalnej zieleni (publikacja 2: Krauze-Gryz i in., 2024). Wykorzystanie głównie terenów naturalnej zieleni czy terenów półnaturalnych (w tym tereny wtórnie zadrzewione lub zakrzewione) stanowiło dużą różnicę w porównaniu z innymi miastami, gdzie lisy często wykorzystywały tereny zieleni urządzonej i inne przekształcone przez człowieka typy środowisk (np. Harris i Rayner, 1986a; Baker i in., 2001; Gloor, 2002). Z drugiej jednak strony lisy wydają się, kiedy to możliwe i zagęszczenie populacji jest niskie, w pierwszej kolejności wybierać tereny bardziej naturalne i bardziej zbliżone do terenów wykorzystywanych poza miastem, jak pokazał przykład Bristolu (Newman i in., 2003). Może to wskazywać na dużą rolę terenów naturalnej zieleni w utrzymaniu populacji miejskich lisów.

Badanie składu pokarmu lisów potwierdziło znaczący udział pokarmu pochodzenia antropogenicznego, przy równocześnie wysokim udziale naturalnych ofiar i źródeł pokarmu. Równocześnie stwierdzono, wbrew początkowym założeniom, że składu pokarmu był podobny, niezależnie od tego w jakiej części miasta prowadzono ocenę, jaki był udział terenów przekształconych antropogenicznie w otoczeniu nory czy jak daleko nory lisów położone były od centrum miasta. Jedynym elementem, który wpływał na wynik oceny skład pokarmu była zastosowana metoda jego oceny, przy czym wszystkie wskazywały ssaki, ptaki, padlinę i pokarm pochodzenia antropogenicznego jako główne źródła pokarmu. O ile wysoki udział pokarmu antropogenicznego nie stanowi niczego nietypowego w pokarmie miejskich lisów, podobnie jak dość częste występowanie ptaków (przy zwykle niedużym udziale jako zjedzona biomasa), o tyle wysoki udział małych ssaków był dość nietypowy (Harris, 1981b; Doncaster i in., 1990; Saunders i in., 1993; Contesse i in., 2004). Z drugiej strony, ich wysoki udział w pokarmie lisów w Warszawie może być charakterystyczną cechą wynikającą z wysokiego wykorzystania terenów bardziej zbliżonych do naturalnych (publikacja 2: Krauze-Gryz i

in., 2024). Tereny te stanowią ważną ostoję dla wielu gatunków ssaków (Gryz i in., 2017; Lesiński i in., 2021), a szerokie występowanie i stosunkowo wysoka dostępność tych gatunków może czynić je idealną ofiarą dla lisa.

Brak obserwowanej zależności pomiędzy składem pokarmu a środowiskiem wykorzystywanym przez lisy, choć również jest niespodziewany (dla przykładu w Zurichu, lisy zamieszkujące bliżej centrum miasta zjadały istotnie więcej pokarmu antropogenicznego niż lisy na przedmieściach, patrz Contesse i in., 2004), wydaje się prosty do wyjaśnienia w kontekście innych uzyskanych wyników. Po pierwsze lisy w Warszawie lokowały swoje nory rozrodcze przede wszystkim na terenie lasów, terenach dawnych fortów, obecnie silnie zakrzewionych i zadrzewionych, penetrowanych przez ludzi jedynie w minimalnym stopniu oraz w parkach. Łącznie, w tych miejscach znajdowało się ponad 90% zlokalizowanych nor lisów, przy których prowadzono później obserwacje za pomocą foto-pułapek. Jako, że obszary te stanowią jedne z najważniejszych ostoj ssaków i ptaków na terenie Warszawy (Andrzejewski i in., 1978; Luniak, 2001; Goszczyński, 1979; Gryz i in., 2017; Lesiński i in., 2021) i gwarantują wysoką dostępność naturalnych ofiar, to ich wykorzystanie przez lisy mogło przyczynić się do podobnego składu pokarmu pomiędzy różnymi grupami socjalnymi. Co więcej, taki wynik może również wyjaśniać dlaczego nie stwierdzono wpływu pokarmu ani środowiska na wielkość miotu czy wielkość grupy socjalnej lisów. Zgodnie z wynikami oceny składu pokarmu, obserwowana zmienność diety pomiędzy grupami socjalnymi byłaby zbyt niska, żeby móc istotnie przyczynić się do powstania różnic w wielkości miotów lub grup socjalnych.

Analizując czynniki wpływające na rozród lisów na terenie miasta, stwierdzono że warszawskie lisy przystępują do rozrodu około dwa tygodnie wcześniej niż lisy żyjące poza miastem, a na ich rozród wpływają zarówno skład pokarmu jak i stopień urbanizacji. Co ciekawe, większy udział naturalnych komponentów pokarmowych wpływał na wcześniejszy rozród, zaś w terenach o wyższym stopniu urbanizacji, rozród następował później. Wcześniejszy rozród miejskich lisów jest pierwszą tego typu obserwacją u tych drapieżników, choć samo zjawisko przyspieszonego rozrodu w miastach nie jest zaskakujące i pojawia się często u miejskich populacji zwierząt (np. Partecke i in., 2004; Beck i Heinsohn, 2006; Solonen, 2014; Gryz i Krauze-Gryz, 2018; Beliniak i in., 2022). Zgodnie z przewidywaniami, zarówno skład pokarmu i stopień zurbanizowania wpływały na czas rozrodu lisów, jednak co ciekawe w zupełnie odwrotny sposób, niż założono. Stabilna baza pokarmowa jest jednym z czynników istotnie wpływających na

występowanie rozrodu (Bronson i Heideman, 1994). Zgodnie z przewidywaniem, im wyższy udział szeroko dostępnego pokarmu antropogenicznego w pokarmie lisów tym wcześniej powinien pojawiać się rozród. Podobnie, wyższy stopień urbanizacji z wyższymi średnimi temperaturami na skutek zjawiska miejskiej wyspy ciepła, a także większe przekształcenie środowisk a co za tym idzie, również większa dostępność pokarmu antropogenicznego, powinny też wpływać na wcześniejszy rozród. Zależność w obu przypadkach okazała się jednak odwrotna, co kłóci się z wyobrażeniami na temat korzyści jakie odnoszą miejskie lisy z dostępności pokarmu antropogenicznego. Pokarm antropogeniczny może być jednak zasobem bardzo zmiennym w zakresie dostępności, a także zróżnicowanym pod względem objętości. I choć (co zakłada hipoteza rozproszonych zasobów patrz Macdonald, 1983) jego średnia dostępność w ciągu roku może być wysoka to w krótszym czasie, jakim jest sezon rozrodczy jego dostępność może być nieprzewidywalna. Z drugiej strony, potencjalne ofiary lisów jak gryzonie mogą, podobnie jak drapieżniki, korzystać z zasobów, które oferuje miasto (Babińska-Werka, 1981; Babińska-Werka i Garbarczyk, 1981), co może przekładać się na ich wysokie liczebności i szerokie rozpowszechnienie (Babińska-Werka i in., 1979; 1981; Gortat i in., 2014). Liczne tereny Warszawy stanowią ostoję dla gatunków stanowiących częste i typowe ofiary lisów, jak np. myszy polna *Apodemus agrarius* i leśna *Apodemus flavicollis* (Babińska-Werka i in., 1979; Gortat i in., 2014; Lesiński i in., 2021). Czyni to populacje małych ssaków dużo bardziej przewidywalnym i stabilnym źródłem pokarmu, co jak udowodniono może wpływać na wybrane parametry rozrodu lisów (Lindström, 1988; Goszczyński, 1989). W tej sytuacji, również wpływ stopnia urbanizacji na czas rozród lisów jest zrozumiały – skoro tereny naturalne stanowią ostoję dla ofiar lisów, których dostępność jest kluczowa dla czasu wystąpienia rozrodu, to im większy stopień przekształcenia środowiska, tym mniejsza dostępność pokarmu naturalnego. Stanowi to dodatkowe potwierdzenie znaczenia terenów naturalnej i półnaturalnej zieleni dla populacji lisa w Warszawie. Warto jednak podkreślić, że czynników warunkujących różnice w czasie występowania rozrodu pomiędzy populacjami miejskimi a pozamiejskimi może być więcej.

Wbrew oczekiwaniom, żaden z analizowanych czynników nie miał wpływu na wielkość miotu ani wielkość grupy socjalnej lisów w Warszawie. Choć, co trafnie przewidziano, lisy w mieście miały średnio większe mioty niż drapieżniki żyjące poza miastem, na liczbę obserwowanych szczeniąt w miocie nie miały wpływu ani czynniki powiązane z organizacją socjalną (wielkość grupy socjalnej, częstotliwość dostarczania

pokarmu przez osobniki dorosłe), ani czynniki środowiskowe (udział pokarmu naturalnego w składzie pokarmu, stopień urbanizacji). Dotychczasowe badania wskazywały, że mioty lisów były generalnie wysokie (Harris i Smith, 1987a), jednak podobnie jak u innych drapieżników nie były znacząco wyższe niż w przypadku zwierząt pozamiejskich (Iossa i in., 2010). Wykazana różnica w średniej wielkości miotu pomiędzy populacją lisów w Warszawie, a populacją w Centralnej Polsce jest nowością, chociaż jest z zgodna ze wstępnymi założeniami. Jednakże, kluczowej roli upatrywano w szerokim dostępie do pokarmu antropogenicznego, który miał pełnić w mieście podobną rolę jak gryzonie na terenach pozamiejskich (Lindström, 1988; Goszczyński, 1989) oraz w roli opieki ze strony innych członków grupy socjalnej poza rodzicami, co nie znalazło jednak potwierdzenia w zebranych danych. Być może rodzaj dominującego pokarmu nie ma znaczenia dla wyższej średniej wielkości miotu, a kluczowa jest jego przypuszczalnie wyższa dostępność na terenie miasta. Ogólnie wyższa dostępność pokarmu mogłaby wpływać na wyższą produktywność oraz niższą śmiertelność szczeniąt (co byłoby szczególnie widoczne przy obserwacjach szczeniąt przy norze). W tym układzie, dostępność pokarmu naturalnego byłaby kluczowa dla czasu przystępowania do rozrodu, a o wielkości miotu decydowałaby po prostu jego średnia dostępność w czasie, niezależnie od typu. W badaniu nie szacowano jednak dostępności pokarmu, więc potwierdzenie tego przypuszczenia nie jest możliwe.

Brak wpływu wielkości grupy socjalnej na wielkość miotu, choć jest niezgodna z przyjętymi założeniami, znajduje potwierdzenie w literaturze (Baker i in., 1998). W założeniu, większa grupa socjalna powinna warunkować lepszą opiekę nad potomstwem, w tym sprawniejsze dostarczanie pokarmu, co mogłoby przełożyć się na niższą śmiertelność wśród szczeniąt. Zależność taką stwierdzono w populacji lisów zamieszkujących jedną z wysp na Morzu Beringa (Zabel i Taggart, 1989), ale nie znalazło to potwierdzenia w populacji miejskiej w Bristolu (Baker i in., 1998). W Warszawie, pomimo że nie zaobserwowano spadku częstości przynoszenia pokarmu w większych grupach, nie stwierdzono też zależności pomiędzy liczbą osobników dorosłych, a szczeniętami, ani częstością przynoszenia pokarmu a liczbą szczeniąt (publikacja 4: Jackowiak i in., 2025). Pierwsze możliwe wyjaśnienie może wiązać się z odmiennym doborem pokarmu dla szczeniąt niż dla dorosłych osobników (Lanszki i in., 2023). Mimo, że zakres ofiar lisów nie różni się zasadniczo pomiędzy zwierzętami w różnym wieku (np. Kidawa i Kowalczyk, 2011), wykazano, że w pokarmie szczeniąt częściej występowały większe ofiary, niż w pokarmie osobników dorosłych (Panzacchi i in.,

2008). W ten sposób, dorosłe lisy zwiększały efektywność karmienia szczeniąt, ograniczając wysiłek włożony w zdobywanie pokarmu (Lindström, 1994). Niewykluczone więc, że brak zależności zarówno pomiędzy liczbą osobników w grupie, jak i częstotliwością przynoszenia pokarmu, a liczbą szczeniąt wynika z ograniczenia częstości dostarczania pokarmu, kosztem zwiększenia jego objętości. Ponadto, w sytuacji, gdy pokarm jest łatwo dostępny, wkład lisów w zdobywanie pokarmu również jest mniejszy. W takiej sytuacji może to zmniejszać zależność matki szczeniąt od samca, a także od pozostałych członków grupy socjalnej (jak zasugerowali Zabel i Taggart, 1989), co może również prowadzić do braku wpływu większej liczby lisów w grupie socjalnej na liczbę szczeniąt.

7. Podsumowanie i wnioski

- 1) W około 50 lat po spodziewanym rozpoczęciu kolonizacji Warszawy, lisy występowały na terenie całego miasta i wykorzystywały wszystkie rodzaje środowiska miejskiego na terenie miasta. Miasto kolonizowane było z kilku kierunków, od obrzeży i środowisk bardziej naturalnych do centrum i przez środowiska bardziej przekształcone antropogenicznie. Jedynie na początku kolonizacji lisy wyraźnie częściej wybierały środowiska bardziej naturalne i zbliżone do wykorzystywanych poza miastem.
- 2) Wraz ze wzrostem populacji lisa na terenie Warszawy, rosła liczba różnego rodzaju incydentów z udziałem tego drapieżnika, pośrednio wskazując na wzrost liczebności gatunku na terenie miasta. Tego rodzaju incydenty mogą wpłynąć na postrzeganie tego drapieżnika i wywoływać obawy ze strony mieszkańców miasta odnośnie obecności lisa w Warszawie.
- 3) Najwyższą częstość rejestracji tropów lisów stwierdzano we wszystkich okresach badawczych głównie na terenach naturalnej zieleni, co wskazywało na ich najszersze wykorzystanie przez drapieżniki. Może to świadczyć o dużym znaczeniu tych terenów w utrzymywaniu się populacji lisa na terenie Warszawy.
- 4) Pokarm lisów na terenie miasta obejmował w dużej mierze pokarm pochodzenia antropogenicznego, jednakże udział naturalnych komponentów takich jak małe ssaki, ptaki czy padlina dużych ssaków kopytnych stanowił również istotny element. Tak wysoki udział naturalnych komponentów może wynikać z szerokiego występowania na terenie miasta wielu gatunków ssaków i ptaków, dla których tereny zielone Warszawy stanowią ostoję.
- 5) Położenie terenów zamieszkiwanych przez grupę socjalną w obrębie miasta jak i struktura środowiska w obrębie tych terenów nie wpływały w żaden sposób na skład pokarmu lisów. Zbliżony skład pokarmu grup socjalnych lisów może wynikać z wyboru podobnych miejsc rozrodu – większość nor przy których prowadzono ocenę składu pokarmu położona była na terenach lasów, pokrytych krzewami i drzewami dawnych fortów miejskich lub parków. Miejsca te stanowią istotne ostoje różnych gatunków kręgowców w obrębie miasta, co może przekładać się z jednej strony na ich wysoki udział w pokarmie lisów a z drugiej na względne podobieństwo składu pokarmu grup socjalnych z różnych części miasta.

- 6) Lisy zamieszkujące Warszawę charakteryzowało wcześniejsze przystępowanie do rozrodu, formowanie grup socjalnych złożonych z większej liczby dorosłych lisów niż tylko dominująca para oraz wyższa średnia liczba szceniąt w miocie, niż w przypadku lisów zamieszkujących tereny mozaiki polno-leśnej w centralnej Polsce. Prawdopodobnie, kluczowym czynnikiem odpowiadającym za obserwowane różnice pomiędzy populacjami jest ogólnie wyższa dostępność pokarmu (niezależnie od rodzaju pokarmu) na terenie miasta.
- 7) Spośród badanych czynników wpływających na czas i przebieg rozrodu, tylko dwa – większy udział naturalnego pokarmu i niższy stopień urbanizacji – były powiązane z wcześniejszym rozpoczęciem rozrodu. Wynika to prawdopodobnie ze znaczącego wykorzystywania przez lisy terenów naturalnej i półnaturalnej zieleni, gdzie główne ofiary stanowiły ssaki i ptaki, będące bardziej przewidywalnym pokarmem niż pokarm antropogeniczny.

8. Bibliografia

- Adkins, C. A., Stott, P. (1998). Home ranges, movements and habitat associations of red foxes *Vulpes vulpes* in suburban Toronto, Ontario, Canada. *Journal of Zoology*, 244, 335–346.
- Andrzejewski, R., Babińska-Werka, J., Gliwicz, J., Goszczyński, J. (1978). Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient. *Acta Theriologica*, 23, 341–358.
- Angold, P. G., Sadler, J. P., Hill, M. O., Pullin, A., Rushton, S., Austin, K., Small, E., Wood, B., Wadsworth, R., Sanderson, R., Thompson, K. (2006). Biodiversity in urban habitat patches. *Science of the Total Environment*, 360, 196–204.
- Babińska-Werka, J. (1981). Food of the striped field mouse in different types of urban green areas. *Acta Theriologica*, 26, 285–299.
- Babińska-Werka, J., Garbarczyk, H. (1981). Animal components of the diet of the striped field mouse under urban conditions. *Acta Theriologica*, 26, 301–318.
- Babińska-Werka, J., Gliwicz, J., Goszczyński, J. (1979). Synurbization processes in a population of *Apodemus agrarius*. II. Habitats of the striped field mouse in town. *Acta Theriologica*, 24, 405–415.
- Babińska-Werka, J., Gliwicz, J., Goszczyński, J. (1981). Demographic processes in an urban population of the striped field mouse. *Acta Theriologica*, 26, 275–283.
- Baker, P. J., Dowding, C. V., Molony, S. E., White, P. C., Harris, S. (2007). Activity patterns of urban red foxes (*Vulpes vulpes*) reduce the risk of traffic-induced mortality. *Behavioral Ecology*, 18, 716–724.
- Baker, P. J., Funk, S. M., Bruford, M. W., Harris, S. (2004a). Polygynandry in a red fox population: implications for the evolution of group living in canids?. *Behavioral Ecology*, 15, 766–778.
- Baker, P. J., Funk, S. M., Harris, S., White, P. C. (2000). Flexible spatial organization of urban foxes, *Vulpes vulpes*, before and during an outbreak of sarcoptic mange. *Animal Behaviour*, 59, 127–146.
- Baker, P. J., Newman, T. J., Harris, S. (2001). Bristol's foxes-40 years of change. *British Wildlife*, 12, 411–417.
- Baker, P. J., Robertson, C. P., Funk, S. M., Harris, S. (1998). Potential fitness benefits of group living in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Animal Behaviour*, 56, 1411–1424.
- Baker, P., Funk, S., Harris, S., Newman, T., Saunders, G., White, P. (2004b). The impact of human attitudes on the social and spatial organisation of urban foxes (*Vulpes vulpes*) before and after an outbreak of sarcoptic mange. W: *4th International Symposium on Urban Wildlife Conservation* (s. 153–163). Tucson, USA.

- Bateman, P. W., Fleming, P. A. (2012). Big city life: carnivores in urban environments. *Journal of Zoology*, 287, 1–23.
- Beck, N. R., Heinsohn, R. (2006). Group composition and reproductive success of cooperatively breeding white-winged choughs (*Corcorax melanorhamphos*) in urban and non-urban habitat. *Austral Ecology*, 31, 588–596.
- Beck, O. (2013). How to live with foxes in a highly urbanized region?. 31st IUGB Congress, Bruksela, Belgia, 27–29 sierpnia 2013.
- Beliniak, A., Gryz, J., Klich, D., Jasińska, K., Krauze-Gryz, D. (2022). Body condition and breeding of urban red squirrels: comparison of two populations affected by different levels of urbanization. *Animals*, 12, 3246.
- Beliniak, A., Gryz, J., Klich, D., Łopucki, R., Sadok, I., Ożga, K., Jasińska, K. D., Ścibior, A., Gołębiowska, D., Krauze-Gryz, D. (2024). Long-term, medium-term and acute stress response of urban populations of Eurasian red squirrels affected by different levels of human disturbance. *Plos ONE*, 19, e0302933.
- Beliniak, A., Krauze-Gryz, D. (2024). Who gets the treat: Interspecific interactions between red squirrels and corvids in an urban park. *Acta Ethologica*, 27, 65–74.
- Beliniak, A., Krauze-Gryz, D., Jasińska, K., Jankowska, K., Gryz, J. (2021). Contrast in daily activity patterns of red squirrels inhabiting urban park and urban forest. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 32, 159–164.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15, 365–377.
- Bertram, M. G., Martin, J. M., McCallum, E. S., Alton, L. A., Brand, J. A., Brooks, B. W., Cervený, D., Fick, J., Ford, A. T., Hellström, Michelangeli, M., Nakagawa, S., Polverino, G., Saaristo, M., Sih, A., Tan, H., Tyler, C. R., Wong, B. B. M., Brodin, T. (2022). Frontiers in quantifying wildlife behavioural responses to chemical pollution. *Biological Reviews*, 97, 1346–1364.
- Błażejczyk, K., Kuchcik, M., Milewski, P., Dudek, W., Kręcis, B., Błażejczyk, A., Szmyd, J., Degórska, B., Pałczyński, C. (2014). *Miejska wyspa ciepła w Warszawie: uwarunkowania klimatyczne i urbanistyczne*. Warszawa: Wydawnictwo Akademickie SEDNO Sp. z o. o.
- Boitani, L., Barrasso, P., Grimod, I. (1984). Ranging behaviour of the red fox in the Gran Paradiso National Park (Italy). *Italian Journal of Zoology*, 51, 275–284.
- Borkowski, J. (1994). Food composition of red fox in the Tatra National Park. *Acta Theriologica*, 39, 209–214.
- Bronson, F. H. (2009). Climate change and seasonal reproduction in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364, 3331–3340.

- Bronson, F. H., Heideman, P.D. (1994) Seasonal regulation of reproduction in mammals. W: E. Knobil, J. D. Neill (red.). *The physiology of reproduction* (s. 541–583). Nowy Jork: Raven Press Ltd.
- Brosset, A. (1975). Régime alimentaire d'une population suburbaine de renards au cours d'un cycle annuel. *Revue d'Écologie*, 1, 20-30.
- Brown, R., Ferguson, J., Lawrence, M., Lees, D. (2002). *Tracks & Signs of the Birds of Britain & Europe*. Londyn: Christopher Helm.
- Burt, W. H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24, 346–352.
- Cagnacci, F., Lovari, S., Meriggi, A. (2003). Carrion dependence and food habits of the red fox in an Alpine area. *Italian Journal of Zoology*, 70, 31–38.
- Castañeda, I., Doherty, T. S., Fleming, P. A., Stobo-Wilson, A. M., Woinarski, J. C., Newsome, T. M. (2022). Variation in red fox *Vulpes vulpes* diet in five continents. *Mammal Review*, 52, 328–342.
- Castañeda, I., Zarzoso-Lacoste, D., Bonnaud, E. (2020). Feeding behaviour of red fox and domestic cat populations in suburban areas in the south of Paris. *Urban Ecosystems*, 23, 731–743.
- Cavallini, P., Volpi, T. (1996). Variation in the diet of the red fox in a Mediterranean area. *Revue d'écologie*, 51, 173–189.
- Chautan, M., Pontier, D., Artois, M. (2000). Role of rabies in recent demographic changes in red fox (*Vulpes vulpes*) populations in Europe. *Mammalia*, 64, 391–410.
- Christensen, H. V. (1985). Urban fox population in Oslo. *Revue d'Ecologie*, 40, 185–186.
- Cignini, B., Riga, F. (1997). Red fox sightings in Rome. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 9, 71–74.
- Coman, B. J., Robinson, J., Beaumont, C. (1991). Home range, dispersal and density of red foxes (*Vulpes vulpes* L.) in central Victoria. *Wildlife Research*, 18, 215–223.
- Contesse, P., Hegglin, D., Gloor, S., Bontadina, F., Deplazes, P. (2004). The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of anthropogenic food in the city of Zurich, Switzerland. *Mammalian Biology*, 69, 81–95.
- De Marinis, A.M., Agnelli, P. (1993). Guide to microscope analysis of Italian mammals hairs: Insectivora, Rodentia and Lagomorpha. *Bollettino di Zoologia*, 60, 225–232.
- DeCandia, A. L., Brzeski, K. E., Heppenheimer, E., Caro, C. V., Camenisch, G., Wandeler, P., Driscoll, C., vonHoldt, B. M. (2019). Urban colonization through multiple genetic lenses: The city-fox phenomenon revisited. *Ecology and Evolution*, 9, 2046–2060.
- Delaney, K. S., Riley, S. P., Fisher, R. N. (2010). A rapid, strong, and convergent genetic response to urban habitat fragmentation in four divergent and widespread vertebrates. *Plos ONE*, 5, e12767.

- Delcourt, J., Brochier, B., Delvaux, D., Vangeluwe, D., & Poncin, P. (2022). Fox *Vulpes vulpes* population trends in Western Europe during and after the eradication of rabies. *Mammal Review*, 52, 343–359.
- Díaz-Ruiz, F., Delibes-Mateos, M., García-Moreno, J. L., María López-Martín, J., Ferreira, C., Ferreras, P. (2013). Biogeographical patterns in the diet of an opportunistic predator: the red fox *Vulpes vulpes* in the Iberian Peninsula. *Mammal Review*, 43, 59-70.
- Doncaster, C. P., Dickman, C. R., & Macdonald, D. W. (1990). Feeding ecology of red foxes (*Vulpes vulpes*) in the city of Oxford, England. *Journal of Mammalogy*, 71, 188–194.
- Doncaster, C. P., Macdonald, D. W. (1991). Drifting territoriality in the red fox *Vulpes vulpes*. *Journal of Animal Ecology*, 60, 423–439.
- Doncaster, C. P., Macdonald, D. W. (1992). Optimum group size for defending heterogeneous distributions of resources: a model applied to red foxes, *Vulpes vulpes*, in Oxford city. *Journal of Theoretical Biology*, 159, 189–198.
- Dorning, J., Harris, S. (2019a). Quantifying group size in the red fox: Impacts of definition, season and intrusion by non-residents. *Journal of Zoology*, 308, 37–46.
- Dorning, J., Harris, S. (2019b). The challenges of recognising individuals with few distinguishing features: Identifying red foxes *Vulpes vulpes* from camera-trap photos. *PloS ONE*, 14, e0216531.
- Dziurdzik, B. 1973: Klucz do oznaczania włosów ssaków Polski. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 13, 73–91.
- Evans, K. L., Hatchwell, B. J., Parnell, M., Gaston, K. J. (2010). A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study. *Biological Reviews*, 85, 643–667.
- Fairley, J. S., Ward, D. P., Smal, C. M. (1987). Correction factors and mink faeces. *The Irish Naturalists' Journal*, 22, 334–336.
- Flis, M., Rataj, B. (2018). Sytuacja epizootyczna wścieklizny w Polsce po 16 latach szczepień profilaktycznych lisów wolno żyjących. *Życie Weterynaryjne*, 93, 312–314.
- Geiger, M., Taucher, A. L., Gloor, S., Hegglin, D., Bontadina, F. (2018). In the footsteps of city foxes: evidence for a rise of urban badger populations in Switzerland. *Hystrix, the Italian Journal of Zoology*, 29, 236–238.
- Gittleman, J. L., Harvey, P. H. (1982). Carnivore home-range size, metabolic needs and ecology. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10, 57–63.
- Gloor, S. (2002). *The rise of urban foxes (Vulpes vulpes) in Switzerland and ecological and parasitological aspects of a fox population in the recently colonised city of Zurich*. Rozprawa doktorska: Uniwersytet w Zürichu.

- Gloor, S., Bontadina, F., Hegglin, D., Deplazes, P., Breitenmoser, U. (2001). The rise of urban fox population in Switzerland. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, 66, 155–164.
- Goddard, A. D., Donaldson, N. M., Horton, D. L., Kosmider, R., Kelly, L. A., Sayers, A. R., Breed, A. C., Freuling, C. M., Müller, T., Shaw, S. E., Hallgren, G., Fooks, A. R., Snary, E. L. (2012). A quantitative release assessment for the noncommercial movement of companion animals: risk of rabies reintroduction to the United Kingdom. *Risk Analysis: An International Journal*, 32, 1769–1783.
- Gortat, T., Barkowska, M., Tkowska, A. G. S., Pieniżek, A., Kozakiewicz, A., Kozakiewicz, M. (2014). The effects of urbanization—small mammal communities in a gradient of human pressure in Warsaw city, Poland. *Polish Journal of Ecology*, 62, 163–172.
- Gosselink, T. E., Van Deelen, T. R., Warner, R. E., Joselyn, M. G. (2003). Temporal habitat partitioning and spatial use of coyotes and red foxes in east-central Illinois. *The Journal of Wildlife Management*, 67, 90–103.
- Gosselink, T. E., Van Deelen, T. R., Warner, R. E., Mankin, P. C. (2007). Survival and cause-specific mortality of red foxes in agricultural and urban areas of Illinois. *The Journal of Wildlife Management*, 71, 1862–1873.
- Goszczyński, J. (1974). Studies on the food of foxes. *Acta Theriologica*, 19, 1–18.
- Goszczyński, J. (1979). Penetration of mammals over urban green spaces in Warsaw. *Acta Theriologica*, 24, 419–423.
- Goszczyński, J. (1986). Diet of foxes and martens in central Poland. *Acta Theriologica*, 31, 491–506.
- Goszczyński, J. (1989). Population dynamics of the red fox in central Poland. *Acta Theriologica*, 34, 141–154.
- Goszczyński, J. (1995). *Lis. Monografia przyrodniczo-łowiecka*. Warszawa: Oficyna Wydawnicza Oikos Sp. z o. o.
- Goszczyński, J. (1999). Fox, raccoon dog and badger densities in North Eastern Poland. *Acta Theriologica*, 44, 413–420.
- Goszczyński, J. (2002). Home ranges in red fox: territoriality diminishes with increasing area. *Acta Theriologica*, 47, 103–114.
- Goszczyński, J., Misiorowska, M., Juszko, S. (2008). Changes in the density and spatial distribution of red fox dens and cub numbers in central Poland following rabies vaccination. *Acta Theriologica*, 53, 121–127.
- Gryz, J., Jasińska, K. D., Brach, M., Jackowiak, M., Krauze-Gryz, D. (2024). How to count the uncountable? An attempt at wild boar *Sus scrofa*, Linnaeus, 1758 monitoring in an urbanized area. *Forests*, 15, 1497.

- Gryz, J., Krauze-Gryz, D. (2018). Influence of habitat urbanisation on time of breeding and productivity of tawny owl (*Strix aluco*). *Polish Journal of Ecology*, 66, 153–161.
- Gryz, J., Krauze-Gryz, D. (2022) Teriofauna Zakola Wawerskiego w Warszawie. *Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody*, 41, 75–84.
- Gryz, J., Lesiński, G., Krauze-Gryz, D., Stolarz, P. (2017). Woodland reserves within an urban agglomeration as important refuges for small mammals. *Folia Forestalia Polonica*, 59, 3–13.
- Harris, S. (1977). Distribution, habitat utilization and age structure of a suburban fox (*Vulpes vulpes*) population. *Mammal Review*, 7, 25–38.
- Harris, S. (1978). Age determination in the red fox (*Vulpes vulpes*)—an evaluation of technique efficiency as applied to a sample of suburban foxes. *Journal of Zoology*, 184, 91–117.
- Harris, S. (1981a). An estimation of the number of foxes (*Vulpes vulpes*) in the city of Bristol, and some possible factors affecting their distribution. *Journal of Applied Ecology*, 18, 455–465.
- Harris, S. (1981b). The food of suburban foxes (*Vulpes vulpes*), with special reference to London. *Mammal Review*, 11, 151–168.
- Harris, S. (1985). Surveying the urban fox. *Biologist*, 35, 259–264.
- Harris, S., Rayner, J. M. V. (1986a). Urban fox (*Vulpes vulpes*) population estimates and habitat requirements in several British cities. *Journal of Animal Ecology*, 55, 575–591.
- Harris, S., Rayner, J. M. V. (1986b). Models for predicting urban fox (*Vulpes vulpes*) numbers in British cities and their application for rabies control. *Journal of Animal Ecology*, 55, 593–603.
- Harris, S., Rayner, J. M. V. (1986c). A discriminant analysis of the current distribution of urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 55, 605–611.
- Harris, S., Smith, G. C. (1987). Demography of two urban fox (*Vulpes vulpes*) populations. *Journal of Applied Ecology*, 24, 75–86.
- Harris, S., Smith, G. C. (1987b). The use of sociological data to explain the distribution and numbers of urban foxes (*Vulpes vulpes*) populations. *Symposia of the Zoological Society of London*, 58, 313–328.
- Hartová-Nentvichová, M., Šálek, M., Červený, J., Koubek, P. (2010). Variation in the diet of the red fox (*Vulpes vulpes*) in mountain habitats: effects of altitude and season. *Mammalian Biology*, 75, 334–340.
- Hewson, R. (1985). Lamb carcasses and other food remains at fox dens in Scotland. *Journal of Zoology*, 206, 291–296.
- Heydon, M. J., Reynolds, J. C., Short, M. J. (2000). Variation in abundance of foxes (*Vulpes vulpes*) between three regions of rural Britain, in relation to landscape and other variables. *Journal of Zoology*, 251, 253–264.

- Hudson, E. G., Brookes, V. J., Ward, M. P. (2017). Assessing the risk of a canine rabies incursion in Northern Australia. *Frontiers in Veterinary Science*, 4, 141.
- Iossa, G., Soulsbury, C. D., Baker, P. J., Harris, S. (2010) A taxonomic analysis of urban carnivore ecology. W: S. D. Gehrt, S. P. D. Riley, B. L. Cypher (red.). *Urban carnivores: ecology, conflict, and conservation* (s. 173–180). Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Jankowiak, L., Antczak, M., Tryjanowski, P. (2008). Habitat use, food and the importance of poultry in the diet of the red fox *Vulpes vulpes* in extensive farmland in Poland. *World Applied Sciences Journal*, 4, 886–890.
- Jasińska, K. D., Jackowiak, M., Gryz, J., Bijak, S., Szyc, K., Krauze-Gryz, D. (2021). Habitat-related differences in winter presence and spring—summer activity of roe deer in Warsaw. *Forests*, 12, 970.
- Jasińska, K. D., Krauze-Gryz, D., Jackowiak, M., Gryz, J. (2022). Changes in roe deer (*Capreolus capreolus*) daily activity patterns in Warsaw during the COVID-19 pandemic. *The European Zoological Journal*, 89, 870–876.
- Jasińska, K., Goszczyński, J. (2011). The occurrence of mammals in Warsaw cemeteries. W: P. Indykiewicz, L. Jerzak, J. Böhner, B. Kavanagh (red.). *Urban fauna. Studies of animal biology, ecology and conservation in European cities* (s. 533–541). Bydgoszcz: UTP.
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B. (1992). Foraging and diet of the red fox *Vulpes vulpes* in relation to variable food resources in Biatowieza National Park, Poland. *Ecography*, 15, 212–220.
- Jobda, M., & Goszczyński, J. (2011). Synurbization processes in the Warszawa population of stone martens. W: P. Indykiewicz, L. Jerzak, J. Böhner, B. Kavanagh (red.). *Urban fauna. Studies of animal biology, ecology and conservation in European cities* (s. 543–552). Bydgoszcz: UTP.
- Kauhala, K., Holmala, K., Lammers, W., Schregel, J. (2006). Home ranges and densities of medium-sized carnivores in south-east Finland, with special reference to rabies spread. *Acta Theriologica*, 51, 1–13.
- Keuling, O., Greiser, G., Grauer, A., Strauß, E., Bartel-Steinbach, M., Klein, R., Wenzelides, L., Winter, A. (2011). The German wildlife information system (WILD): population densities and den use of red foxes (*Vulpes vulpes*) and badgers (*Meles meles*) during 2003–2007 in Germany. *European Journal of Wildlife Research*, 57, 95–105.
- Kidawa, D., Kowalczyk, R. (2011). The effects of sex, age, season and habitat on diet of the red fox *Vulpes vulpes* in northeastern Poland. *Acta Theriologica*, 56, 209–218.
- Kimmig, S. E., Beninde, J., Brandt, M., Schleimer, A., Kramer-Schadt, S., Hofer, H., Börner, K., Schulze, C., Wittstatt, U., Heddergott, M., Halczok, T., Staubach, C., Frantz, A. C. (2020). Beyond the landscape: Resistance modelling infers physical and behavioural gene flow barriers to a mobile carnivore across a metropolitan area. *Molecular Ecology*, 29, 466–484.

- Kolb, H. H. (1984). Factors affecting the movements of dog foxes in Edinburgh. *Journal of Applied Ecology*, 21, 161–173.
- Kolb, H. H. (1985). Habitat use by foxes in Edinburgh. *Revue d'Écologie*, 40, 139–143.
- Kolb, H. H., Hewson, R. (1979). Variation in the diet of foxes in Scotland. *Acta Theriologica*, 24, 69–83.
- Kolb, H. H., Hewson, R. (1980). The diet and growth of fox cubs in two regions of Scotland. *Acta Theriologica*, 25, 325–331.
- Kondracki, J. (2006). *Geografia regionalna Polski*. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Kostrzewa, A., Krauze-Gryz, D. (2020). The choice and handling of supplemental food by red squirrels in an urban park. *Behavioural Processes*, 178, 104153.
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R. K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K. M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I. (2010). Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters*, 13, 597–605.
- Krauze-Gryz, D., Gryz, J. (2023). Den-dwelling carnivores in Central Poland: Long-term trends in abundance and productivity. *Diversity*, 15, 32.
- Krauze-Gryz, D., Gryz, J., Brach, M. (2021). Spatial organization, behaviour and feeding habits of red squirrels: differences between an urban park and an urban forest. *Journal of Zoology*, 315, 69–78.
- Krauze-Gryz, D., Lesiński, G., Pieniążek, A., Romanowski, J., Owsianka, M., Prus, M. (2016). Ssaki Parku Skaryszewskiego w Warszawie. W: J. Romanowski (red.). *Park Skaryszewski w Warszawie–przyroda i użytkowanie* (s. 215–226). Warszawa: UKSW.
- Krebs, J. R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. W: J. R. Krebs, N. B. Davies (red.). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (s. 23–63). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Lanszki, J. (2005). Diet composition of red fox during rearing in a moor: a case study. *Folia Zoologica*, 54, 213–216.
- Lanszki, J., Bende, Z., Nagyapáti, N., Lanszki, Z., Pongrácz, P. (2023). Optimal prey for red fox cubs—an example of dual optimizing foraging strategy in foxes from a dynamic wetland habitat. *Ecology and Evolution*, 13, e10033.
- Larivière, S., Pasitschniak-Arts, M. (1996). *Vulpes vulpes*. *Mammalian Species*, 537, 1–11.
- Leckie, F. M., Thirgood, S. J., May, R., Redpath, S. M. (1998). Variation in the diet of red foxes on Scottish moorland in relation to prey abundance. *Ecography*, 21, 599–604.
- Lesiński G., Fuszara E. (2001). Charakterystyka miejskiego zgrupowania nietoperzy Warszawy. *Nietoperze*, 2, 3–17.

- Lesiński, G., Gryz, J., Krauze-Gryz, D., Stolarz, P. (2021). Population increase and synurbization of the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* in some wooded areas of Warsaw agglomeration, Poland, in the years 1983–2018. *Urban Ecosystems*, 24, 481–489.
- Lewis, J. C., Sallee, K. L., Golightly, R. T. (1993). *Introduced red fox in California*. Sacramento: State of California, the Resources Agency, Department of Fish and Game, Wildlife Management Division.
- Li, G., Fang, C., Li, Y., Wang, Z., Sun, S., He, S., Qi, W., Bao, C., Ma, H., Fan, Y., Feng, Y., Liu, X. (2022). Global impacts of future urban expansion on terrestrial vertebrate diversity. *Nature Communications*, 13, 1628.
- Lindström, E. (1988). Reproductive effort in the red fox, *Vulpes vulpes*, and future supply of a fluctuating prey. *Oikos*, 52, 115–119.
- Lindström, E. R. (1994). Large prey for small cubs-on crucial resources of a boreal red fox population. *Ecography*, 17, 17–22.
- Lockie J. D. 1959: The estimation of the food of foxes. *Journal of Wildlife Management*, 23, 224–227
- Lowry, H., Lill, A., Wong, B. B. (2013). Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biological Reviews*, 88, 537–549.
- Luniak M., Babińska-Werka J., Lesiński G. (2010) Ssaki. W: M. Luniak (red.) *Przyroda Bielan warszawskich* (s. 195–207). Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii PAN.
- Luniak, M. (2006). Bogactwo gatunkowe i liczebność fauny wielkiego miasta-przykład Warszawy. *Kosmos*, 55, 45–52.
- Luniak, M., Borzęcka, I., Chudzicka, E., Goszczyński, J., Mazgajska, J., Mazgajski, T., Nowicki, W., Pilipiuk, I., Romanowski, J., Skibińska, E., Wiśniewolski, W. (2000). Fauna. W: J. Lickiewicz, J. Pawlak, W. Pietrusiewicz (red.). *Wista w Warszawie* (s. 108–123). Warszawa: Biuro Zarządu m.st. Warszawy. Wydział Planowania Przestrzennego i Architektury.
- Luniak, M., Kalbarczyk, W., Pawłowski, W. (1964). Ptaki Warszawy. *Acta Ornithologica*, 8, 175–285.
- Luniak, M., Kozłowski, P., Nowicki, W., Plit, J. (2001). *Birds of Warsaw 1962–2000*. Warszawa: Instytut Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania PAN.
- Luniak, M., Nowicki W. (1990). Występowanie ssaków w Warszawie. W: H. Zimny (red.). *Funkcjonowanie układów ekologicznych w warunkach miasta* (s. 230–245). Warszawa: Wydawnictwo SGGW-AR.
- Macdonald, D. W. (1979). ‘Helpers’ in fox society. *Nature*, 282, 69–71.
- Macdonald, D. W. (1983). The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, 301, 379–384.
- Macdonald, D. W., Johnson, D. D. P. (2015). Patchwork planet: the resource dispersion hypothesis, society, and the ecology of life. *Journal of Zoology*, 295, 75–107.

- Macdonald, D. W., Newdick, M. (1982): The distribution and ecology of foxes, *Vulpes vulpes* in urban areas. W: R. Bornkamm, J. A. Lee, M. R. Seeward (red.). *Urban Ecology* (s. 123–135). Oxford: Blackwell Scientific Publishing.
- Mantyka-Pringle, C. S., Visconti, P., Di Marco, M., Martin, T. G., Rondinini, C., Rhodes, J. R. (2015). Climate change modifies risk of global biodiversity loss due to land-cover change. *Biological Conservation*, 187, 103–111.
- Marks, C. A., Bloomfield, T. E. (1999). Distribution and density estimates for urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Melbourne: implications for rabies control. *Wildlife Research*, 26, 763–775.
- Marks, C. A., Bloomfield, T. E. (2006). Home-range size and selection of natal den and diurnal shelter sites by urban red foxes (*Vulpes vulpes*) in Melbourne. *Wildlife Research*, 33, 339–347.
- Mathews, F., Kubasiewicz, L. M., Gurnell, J., Harrower, C. A., McDonald, R. A., Shore, R. F. (2018). A review of the population and conservation status of British mammals: Technical summary. A report by the mammal society under contract to Natural England, Natural Resources Wales and Scottish Natural Heritage. Natural England.
- Mazgajska, J. (1998). Inwentaryzacja batrachofauny Warszawy w latach 1992–1994. W: T. Barczak, P. Indykiewicz (red.). Fauna miast (s. 227–236). Bydgoszcz: Wydawnictwo ATR.
- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127, 247–260.
- McKinney, M. L. (2008). Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urban Ecosystems*, 11, 161–176.
- Newman, T. J., Baker, P. J., Simcock, E., Saunders, G., White, P. C., Harris, S. (2003). Changes in red fox habitat preference and rest site fidelity following a disease-induced population decline. *Acta Theriologica*, 48, 79–91.
- Newport, J., Shorthouse, D. J., Manning, A. D. (2014). The effects of light and noise from urban development on biodiversity: Implications for protected areas in Australia. *Ecological Management & Restoration*, 15, 204–214.
- Page, R. J. C. (1981). Dispersal and population density of the fox (*Vulpes vulpes*) in an area of London. *Journal of Zoology*, 194, 485–491.
- Pagh, S. (2008). The history of urban foxes in Aarhus and Copenhagen, Denmark. *Lutra*, 51, 51–55.
- Panek, M., Bresiński, W. (2002). Red fox *Vulpes vulpes* density and habitat use in a rural area of western Poland in the end of 1990s, compared with the turn of 1970s. *Acta Theriologica*, 47, 433–442.
- Panek, M., Budny, M. (2017). Variation in the feeding pattern of red foxes in relation to changes in anthropogenic resource availability in a rural habitat of western Poland. *Mammalian Biology*, 82, 1–7.

- Panzacchi, M., Linnell, J. D., Serrao, G., Eie, S., Odden, M., Odden, J., Andersen, R. (2008). Evaluation of the importance of roe deer fawns in the spring–summer diet of red foxes in southeastern Norway. *Ecological Research*, 23, 889–896.
- Partecke, J., Van't Hof, T., Gwinner, E. (2004). Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? *Proceedings of the Royal Society B*, 271, 1995–2001.
- Partecke, J., Van't Hof, T., Gwinner, E. (2005). Underlying physiological control of reproduction in urban and forest-dwelling European blackbirds *Turdus merula*. *Journal of Avian Biology*, 36, 295–305.
- Plumer, L., Davison, J., Saarma, U. (2014). Rapid urbanization of red foxes in Estonia: distribution, behaviour, attacks on domestic animals, and health-risks related to zoonotic diseases. *PLoS ONE*, 9, e115124.
- Pucek, Z. (1984). *Klucz do oznaczania ssaków Polski*. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe.
- Robinson, N. A., Marks, C. A. (2001). Genetic structure and dispersal of red foxes (*Vulpes vulpes*) in urban Melbourne. *Australian Journal of Zoology*, 49, 589–601.
- Romanowski, J. (2007). Vistula river valley as the ecological corridor for mammals. *Polish Journal of Ecology*, 55, 805–819.
- Saaristo, M., Brodin, T., Balshine, S., Bertram, M. G., Brooks, B. W., Ehlman, S. M., McCallum, E. S., Sih, A., Sundin, J., Wong, B. B. M., Arnold, K. E. (2018). Direct and indirect effects of chemical contaminants on the behaviour, ecology and evolution of wildlife. *Proceedings of the Royal Society B*, 285, 20181297.
- Sarmiento, P., Cruz, J., Eira, C., Fonseca, C. (2009). Evaluation of camera trapping for estimating red fox abundance. *Journal of Wildlife Management*, 73, 1207–1212.
- Saunders, G., White, P. C. L., Harris, S., Rayner, J. M. V. (1993). Urban foxes (*Vulpes vulpes*): food acquisition, time and energy budgeting of a generalized predator. *Symposia of the Zoological Society of London*, 65, 215–234.
- Scott, D. M., Baker, R., Charman, N., Karlsson, H., Yarnell, R. W., Mill, A. C., Smith, G. C., Tolhurst, B. A. (2018). A citizen science based survey method for estimating the density of urban carnivores. *PLoS ONE*, 13, e0197445.
- Scott, D. M., Berg, M. J., Tolhurst, B. A., Chauvenet, A. L., Smith, G. C., Neaves, K., Lochhead, J., Baker, P. J. (2014). Changes in the distribution of red foxes (*Vulpes vulpes*) in urban areas in Great Britain: findings and limitations of a media-driven nationwide survey. *PLoS ONE*, 9, e99059.
- Seebeck, J. H. (1977). Mammals in the Melbourne metropolitan area. *Victorian Naturalist*, 94, 165–171.

- Selonen, V., Wistbacka, R., Korpimäki, E. (2016). Food abundance and weather modify reproduction of two arboreal squirrel species. *Journal of Mammalogy*, 97, 1376–1384.
- Seto, K. C., Fragkias, M., Güneralp, B., Reilly, M. K. (2011). A meta-analysis of global urban land expansion. *PloS ONE*, 6, e23777.
- Seto, K. C., Parnell, S., Elmqvist, T. (2013). A global outlook on urbanization. W: T. Elmqvist, M. Fragkias, J. Goodness, B. Günerlap, P. J. Macotullio, R. I. McDonald, S. Parnell, M. Schewenius, M. Sendstad, K. C. Seto, C. Wilkinson (red.). *Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and opportunities: a global assessment* (s. 1–12). Springer Dordrecht Heidelberg New York London.
- Sidorovich, V. E., Sidorovich, A. A., Izotova, I. V. (2006). Variations in the diet and population density of the red fox *Vulpes vulpes* in the mixed woodlands of northern Belarus. *Mammalian Biology*, 71, 74–89.
- Soe, E., Davison, J., Süld, K., Valdmann, H., Laurimaa, L., Saarma, U. (2017). Europe-wide biogeographical patterns in the diet of an ecologically and epidemiologically important mesopredator, the red fox *Vulpes vulpes*: a quantitative review. *Mammal Review*, 47, 198–211.
- Solonen, T. (2014). Timing of breeding in rural and urban Tawny Owls *Strix aluco* in southern Finland: effects of vole abundance and winter weather. *Journal of Ornithology*, 155, 27–36.
- Soulsbury, C. D., Iossa, G., Baker, P. J., Cole, N. C., Funk, S. M., Harris, S. (2007). The impact of sarcoptic mange *Sarcoptes scabiei* on the British fox *Vulpes vulpes* population. *Mammal Review*, 37, 278–296.
- Soulsbury, C. D., Iossa, G., Baker, P. J., Harris, S. (2010). Red fox. W: S. D. Gehrt, S. P. D. Riley, B. L. Cypher (red.). *Urban carnivores: ecology, conflict, and conservation* (s. 63–75). Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Stepkovitch, B., Martin, J. M., Dickman, C. R., Welbergen, J. A. (2019). Urban lifestyle supports larger red foxes in Australia: an investigation into the morphology of an invasive predator. *Journal of Zoology*, 309, 287–294.
- Stobo-Wilson, A. M., Murphy, B. P., Legge, S. M., Caceres-Escobar, H., Chapple, D. G., Crawford, H. M., Dawson, S. J., Dickman, C. R., Doherty, T. S., Fleming, P. A., Garnett, S. T., Gentle, M., Newsome, T. M., Palmer, R., Rees, M. W., Ritchie, E. G., Speed, J., Stuart, J.-M., Suarez-Castro, A. F., Thompson, E., Tulloch, A., Turpin, J. M., Woinarski, J. C. Z. (2022). Counting the bodies: Estimating the numbers and spatial variation of Australian reptiles, birds and mammals killed by two invasive mesopredators. *Diversity and Distributions*, 28, 976–991.
- Teagle, W. G. (1967). The fox in the London suburbs. *London Naturalist*, 46, 44–68.
- Teerink, B. J. (1991). *Hair of West European mammals: atlas and identification key*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W. H., Simberloff, D., Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292, 281–284.
- Tolhurst, B. A., Baker, R. J., Cagnacci, F., Scott, D. M. (2020). Spatial aspects of gardens drive ranging in urban foxes (*Vulpes vulpes*): The resource dispersion hypothesis revisited. *Animals*, 10, 1167.
- Trehwella, W. J., Harris, S., McAllister, F. E. (1988). Dispersal distance, home-range size and population density in the red fox (*Vulpes vulpes*): a quantitative analysis. *Journal of Applied Ecology*, 25, 423–434.
- Vos, A. (1995). Population dynamics of the red fox (*Vulpes vulpes*) after the disappearance of rabies in county Garmisch-Partenkirchen, Germany, 1987–1992. *Annales Zoologici Fennici*, 32, 93–97.
- Vuorisalo, T., Talvitie, K., Kauhala, K., Bläuer, A., Lahtinen, R. (2014). Urban red foxes (*Vulpes vulpes* L.) in Finland: A historical perspective. *Landscape and Urban Planning*, 124, 109–117.
- Wagnon, C. J., Serfass, T. L. (2017). Use of camera traps provides insight into the feeding ecology of red foxes (*Vulpes vulpes*). *The Canadian Field-Naturalist*, 131, 19–22.
- Wałęcki, A. (1881). Fauna zwierząt ssących Warszawy i jej stosunek do fauny całego kraju. *Pamiętnik Fizyograficzny*, 1, 268–291.
- Walter, T., Zink, R., Laaha, G., Zaller, J. G., Heigl, F. (2018). Fox sightings in a city are related to certain land use classes and sociodemographics: results from a citizen science project. *BMC Ecology*, 18, 1–11.
- Wandeler, P., Funk, S. M., Lurgiader, C. R., Gloor, S., Breitenmoser, U. (2003). The city-fox phenomenon: genetic consequences of a recent colonization of urban habitat. *Molecular Ecology*, 12, 647–656.
- Webbon, C. C., Baker, P. J., Harris, S. (2004). Faecal density counts for monitoring changes in red fox numbers in rural Britain. *Journal of Applied Ecology*, 41, 768–779.
- Weber, J. M. (1996). Food selection by adult red foxes *Vulpes vulpes* during a water vole decline. *Wildlife Biology*, 2, 283–288.
- White, J. G., Gubiani, R., Smallman, N., Snell, K., Morton, A. (2006). Home range, habitat selection and diet of foxes (*Vulpes vulpes*) in a semi-urban riparian environment. *Wildlife Research*, 3, 175–180.
- White, P. C., Harris, S. (1994). Encounters between red foxes (*Vulpes vulpes*): implications for territory maintenance, social cohesion and dispersal. *Journal of Animal Ecology*, 63, 315–327.

- Wilkinson, D., Smith, G. C. (2001). A preliminary survey for changes in urban fox (*Vulpes vulpes*) densities in England and Wales, and implications for rabies control. *Mammal Review*, 31, 107–110.
- Windell, R. M., Lewis, J. S., Gramza, A. R., Crooks, K. R. (2019). Carnivore carrying behavior as documented with wildlife camera traps. *Western North American Naturalist*, 79, 471–480.
- Yalden, D.W. (2009). *The analysis of owl pellets*. Southampton: The Mammal Society.
- Zabel, C. J., Taggart, S. J. (1989). Shift in red fox, *Vulpes vulpes*, mating system associated with El Nino in the Bering Sea. *Animal Behaviour*, 38, 830–838.

9. Publikacje stanowiące rozprawę doktorską

Publikacja 1: Jackowiak M., Gryz J., Jasińska K., Brach M., Bolibok L., Kowal P., Krauze-Gryz D. 2021. Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976–2019. *Scientific Reports* 11: 13931.

www.nature.com/scientificreports

scientific reports

Check for updates

OPEN

Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976–2019

Mateusz Jackowiak^{1,2}, Jakub Gryz³, Karolina Jasińska², Michał Brach⁴, Leszek Bolibok⁵, Piotr Kowal² & Dagny Krauze-Gryz²

The red fox is one of the most adaptable carnivores inhabiting cities. The aim of our study was to describe the process of Warsaw colonization by the red fox. We focused on: (1) the fox distribution in Warsaw on the basis of presence-absence data (2005–2012) over a grid of 1 × 1 km², (2) the process of settlement in 29 green areas (study periods 1976–1978, 2004–2012, and 2016–2019) in relation to habitat type, and (3) temporal and spatial patterns of the red fox incidents (1998–2015) reported by Warsaw citizens. We found out that: (1) the red fox penetrated the whole city (i.e. its presence was confirmed in all squares of the grid), (2) 21% of the green areas were colonized in 1976–1978 but 93% in 2016–2019. Forests and riparian habitats were occupied more frequently than parks and cemeteries in 1976–1978 with no difference in the further years; (3) the probability of the fox incidents increased over years, was higher in June–October, on working days, and around noon, and with the share of discontinuous urban fabric in the buffers around incident locations. Nevertheless, the incidents only partially reflect population abundance trends and activity patterns of the species, so should be treated cautiously.

For decades, the use of urban areas by wildlife and urban species population numbers have increased^{1–4}, which is a result of wildlife adaptation to specific urban conditions (like high human density, large areas of impervious surfaces and built-up areas)^{5–10}. One of species inhabiting urban areas is the red fox (*Vulpes vulpes*)¹¹. Thanks to its plasticity the red fox utilizes a wide range of habitats—from near-natural to built-up areas^{12–15}, and uses a variety of food in different habitats^{16–18}. As a result, urban populations of the red fox may reach extremely high densities^{1,13,20–23}. This in turn may lead to emerging and rapidly spreading epizootics (e.g. sarcoptic mange), limiting the number of foxes^{24,25}. The occurrence of the red fox in urban areas, may result in predation on pets and digging burrows^{16,26–29}, which is annoying and frequently reported by city inhabitants^{30,31}.

The first red foxes in urban areas were recorded in the 1930s in the suburbs of London^{12,32}. Yet, historical analyses showed that foxes used urban habitats in the mid-nineteenth century³³ or even earlier³⁴. The time of colonization of urban areas by red fox varies by countries: Denmark—the 1960s³⁵, Australia—the 1970s³⁵, Switzerland—the 1980s³⁶. Nowadays, red fox populations have been recorded from more than one hundred cities around the world, mostly in Great Britain and other European countries³⁷, but new cities have been colonized³⁸ and some urban populations have continued to increase in numbers³¹. The red fox populations expanding in urban areas are probably related to anti-rabies vaccinations implemented in many countries^{36,38}, but not all. Although the red fox is common in many cities, breeding in typically urban populations have not been recorded from everywhere³⁴.

The red fox is mainly nocturnal^{31,39}. Moreover, patterns of daylight encounters of the red fox are variable²¹ cf. ⁴⁰, and the probability of fox sighting are influenced by human activity and their space use in a city³¹. Therefore, the increase of the red fox sightings does not necessarily reflect increase in the population abundance, but can be related to the rising number of the red fox-human conflicts (traffic collisions or intervention of relevant services,

¹Central Laboratory for Environmental Analysis - CentLab, Institute of Environmental Protection - National Research Institute, Krucza 5/11D, 00-548 Warsaw, Poland. ²Department of Forest Zoology and Wildlife Management, Institute of Forest Sciences, Warsaw University of Life Sciences WULS-SGGW, Nowoursynowska 159, 02-776 Warsaw, Poland. ³Department of Forest Ecology, Forest Research Institute, Braci Leśnej 3, Sękocin Stary, 05-090 Raszyn, Poland. ⁴Department of Geomatics and Land Management, Institute of Forest Sciences, Warsaw University of Life Sciences WULS-SGGW, Nowoursynowska 159, 02-776 Warsaw, Poland. ⁵Department of Forest Silviculture, Institute of Forest Sciences, Warsaw University of Life Sciences WULS-SGGW, Nowoursynowska 159, 02-776 Warsaw, Poland. ✉email: mateusz.jackowiak@ios.gov.pl; dagny_krauze_gryz@sggw.edu.pl

e.g. trapping, interventional culling)^{38,41}. Taking all this into account, direct observations can be used to estimate abundance of urban populations of red foxes^{36,42}, yet estimation bias needs to be acknowledged⁴³. On the other hand, registry of incidents involving foxes (e.g. traffic collisions), was found to be quite a reliable indicator of population rise, changes in species distribution^{6,21,41} and a possible density estimator⁴⁴.

Preliminary studies on red fox population in Warsaw, conducted in the 1970s, showed a very low population density and just incidental (and associated to forest areas in peripheral city zones) records of breeding [Goszczyński J., unpublished]. It is likely that the population has grown since then and has spread throughout the city area. Therefore, the aim of our study was to describe the process of Warsaw colonization by the red fox on the basis of current and historical field work and red fox incident reports. The study included three parts. First, we checked what proportion of the city was colonized by the red fox on the basis of presence-absence data over a grid of squares. We assumed that red foxes would be present mostly in outer city districts, forests and continuous fields and meadows, but also within the Vistula river riparian forests, as this would serve as an ecological corridor. Next, we analysed the progress in the settlement of selected urban green areas by red fox for which historical and present field work data were available. We related the process of colonization to habitat types of those areas. Additionally, we analysed how the number of red fox incidents changed over a twenty year period as this would, at least to some extent, reflect population abundance increase. We also checked what were the temporal and spatial factors shaping the pattern of red fox incidents and related this to both carnivore biology and ecology but also human activity within the city. This would help to evaluate usefulness of such data to document population increase of the red fox in urban conditions.

Methods

Study area. The research was conducted in Warsaw (52° 13' 47" N 21° 00' 42" E), the capital city of Poland, the largest (517 km²) and the most populous (1,778,000 inhabitants, 3437 inhabitants/km²) city of the country⁴⁵. The city is situated at an altitude of around 113 m above sea level with an annual rainfall of about 500 mm and an average annual temperature of 7.7 °C⁴⁶.

The Vistula River flows through Warsaw, dividing the city into two parts (Fig. 1). The left bank of the river is characterized by a high degree of anthropogenic transformation, while along the right bank natural riparian forests, included in the Natura 2000 network^{47–49} and constituting an important ecological corridor, have been preserved.

Warsaw is divided into 18 districts and characterized by high proportion of green areas (as much as 63% according to Luniak et al.⁵⁰). These are: numerous parks, squares, residential and roadside vegetation, cemeteries, botanical and zoological gardens, allotment gardens, home gardens, old city fortifications, open areas and agricultural land (pastures, meadows, orchards). Moreover, natural greenery like riparian forest along the Vistula and smaller watercourses, nature reserves and forests are important green areas. Most of parks and squares are located in the city centre (Fig. 1). Forests account for about 15% of the city area and are located mainly in the outskirts, and in the eastern and south-eastern part of the city (Fig. 1). It may be assumed that the connectivity between green areas on each side of the river is relatively maintained, and that the system of protected areas in Warsaw provides a safeguard to populations of most, especially small mammal species⁵¹.

Research methods. The study included three stages: (1) assessment of the fox distribution in Warsaw, (2) describing the process of settlement in the selected green areas and (3) temporal and spatial patterns of incidents with red foxes.

Data collection. *Assessment of the red fox distribution in Warsaw.* To assess the occurrence of the red fox in Warsaw, the city area was divided into grid of 593 squares (Fig. 2) with the resolution 1 × 1 km, 152 squares were located at the borders of Warsaw (with part being outside the city not included in the study). Each square was checked for the presence of the red fox. First, all previously collected direct sightings of red fox and known fox dens dating back to 2005 were assigned to a square. Next, all remaining squares were searched between 2011 and 2012 for signs of fox presence. Most of the data was collected during winter 2011–2012, when long-lasting snow cover allowed for efficient (snow tracking) survey. Additionally, occupied and non-occupied burrows, presence of adults or juveniles, or killed animals (mostly victims of collisions), and, in some cases, tracks on the mud/sand or scats were recorded. When some of the above was found, the square was marked as 'fox present' and no further checks were done in this particular square. When no signs were found, we repeated the survey or searched the square more thoroughly.

Process of the settlement of the red fox in the selected green areas. To estimate the progress in the settlement of selected green spaces in the city, 29 various green areas (4 to 139 ha) located in different distance from the city centre were selected. They were attributed to four different habitat types: cemeteries (n = 6), forests (n = 5), parks (n = 11) and riparian habitats in the Vistula river valley (n = 7). The green areas were easily identified as separate units, and they remained relatively stable in terms of boundaries and land use since the first compared period: the 1970s. The research was done in three periods: (1) 1976–1978 (Goszczyński J., unpubl. data), (2) 2004–2012 and (3) 2016–2019. In the first period, in all selected areas snow-tracking on transect routes (i.e. line transects) was done to confirm the species presence. In the next two periods, presence of fox was confirmed either on the basis of snow tracking on the transect routes or on the basis of presence of dens or breeding records within the green area. The total lengths of the line transects were: 113.9 km (on average 3.9 km in one study area, min = 0.15, max = 23.5 km), 61.0 km (2.8 km, min = 0.5, max = 9.1 m), 93.4 km (5.5 km, min = 0.8, max = 21.2 km) in the three periods, respectively.



Figure 1. Distribution of green areas and other habitats in Warsaw. The Palace of Culture and Science, assumed as the most central point of the city is marked.

Spatial and temporal patterns of incidents involving the red fox. As the third source of data, we used reports on red fox presence in the city (1998–2015), recorded by the Municipal Forests—Warsaw. The data included any kind of incident involving red fox: sightings (reported by city inhabitants), trapping attempts, culling or euthanasia, traffic collisions involving the species, observation of burrows or litters, individuals found dead or delivered to the rehabilitation centre governed by the Municipal Forests—Warsaw. For each incident, time and date, approximate or exact location (see Supplementary Fig. S1) and condition of the animal (alive, wounded, dead) were recorded.

Statistical and spatial analysis. *Process of the settlement of the red fox in the selected green areas.* The χ^2 test for goodness of fit was used to test the null hypothesis that the observed counts of objects (green areas) of each habitat type, colonised by foxes followed the expected counts, which were proportional to the total number of objects belonging to a given habitat category. In the case the null hypothesis had been falsified the post-hoc analysis was performed to determine which counts differed from their theoretical proportions. The confidence intervals for multinomial proportions were calculated using method proposed by Sison and Glaz⁵³ with the function MultinomCI from package DescTools⁵³.

Spatial and temporal patterns of incidents involving the red fox. To analyse temporal patterns of incidents with foxes two statistical models were built. The first one described annual and year to year variation (1998–2015) in the number of incidents with the red fox. The second one described the hourly variation in the number of incidents. We checked the assumption that incorporation of nonlinear effects to the model improved its performance by comparison of two models both fitted with gam function from library mgcv. The first had only linear terms and the second had nonlinear smoothers. To compare explanatory power of both models we used the anova function. The methods described above, confirmed with the significance level at least 0.05, that models containing non-linear terms performed better in the case of both models. We tested for concavity (which is counterpart for collinearity for gam models) in the first gam model (containing more than one independent variable) with function concavity() from library mgcv. We also checked for collinearity in each logistic regression model for spatial data with the use of function check_collinearity from library performance.

To build the first temporal model each recorded incident with fox was coded for 'day of year' (ordinal day as number ranging from 1 to 366) and 'time of week' (variable week with only two levels weekday and weekend). Based on these attributes the number of collisions per day was calculated for each day in the analysed period (6574 estimates). To account for a possible trend in the number of fox incidents in the analysed period the additional variable 'time of data collection' was introduced. This was based on a unique number representing a calendar day in R software environment. The variable was scaled by 1000 to values in a range from 10,227 to 16,800 representing all days in the analysed period. The general additive model (GAM) with a Poisson error distribution and log link was used to determine how the number of incidents changed over time during 1998–2015. These kind of models use splines, that allow for determination of nonlinear fit between dependent and independent variables in a more elastic manner than parametric nonlinear functions usually implemented in generalized



Figure 2. The grid of squares searched for presence signs to assess red fox distribution in Warsaw in 2005–2012. The Palace of Culture and Science, assumed as the most central point of the city is marked.

models. The 'number of incidents per day' was used as a response variable. The 'day of year' and described above variables: 'time of data collection' and 'time of week' were used as explanatory variables. In the GAM model an explanatory variable 'day of year' was fitted with cyclic penalized cubic regression splines whose ends match (i.e., number of incidents in day 1 and day 366 was assumed to be the same; Wood³⁵). The variable 'time of data collection' was fitted in a model with ordinary regression splines. For both mentioned variables the upper limit for the effective degrees of freedom of the spline was set at 10 to control the complexity of the fit. The variable 'time of week' was used as fixed categorical variable.

The second temporal model was built to estimate the daily variability of incidents with foxes. The dependent variable was calculated as a number of incidents per minute of a day, e.g. all cases of fox incidents which happened between 0:00 and 0:01 in the whole period of study (between 1998 and 2015) were pooled and assigned to the first minute of a day. This gave variable containing 1440 min estimates. The only independent variable used in this model was the 'minute of day' ranging from 1 to 1440. As in previous model the explanatory variable was fitted with cyclic penalized cubic regression splines whose ends match and the effective degrees of freedom of the spline was set at 10. Both GAM models were parametrized using the mgcv package³⁵.

Among all incidents with red foxes, only those for which the exact location was known (i.e. the street number or other details that allowed to locate the place with at least 50 m accuracy were given) were taken for spatial analysis. In order to analyse habitat characteristics for red fox incidents locations, the following data were involved: Urban Atlas (UA) published in 2018 and derived by EU Copernicus Land Monitoring Service³⁶, which presented the biophysical characteristic of Earth, the polygon data for the Vistula river and the central point of Warsaw. The UA layer was generalized into seven classes of landcover (continuous urban fabric, discontinuous urban fabric, industrial areas, parks, agricultural areas, forests, wetlands; see Supplementary Table S1). Around all fox incident locations the circle polygons with the radius 100, 250, 500 and 1500 m were generated by buffer function. Next UA layers were intersected with each buffer independently and the UA classes percentages for each radius were calculated. The planar distances between fox incident location and aforementioned point layers were done by the ArcGIS near function. The same procedure was repeated for the 1000 randomly generated points within the border of Warsaw. To analyse spatial characteristics of incidents four logistic regression models were built. The dependent variable was a binary vector of length 1263, taking values equal 1 for all 263 incidents with foxes for which precise geographic location was available and 0 for additional 1000 locations, randomly distributed within the border of Warsaw. The distance to the city centre (i.e. the most central point of the city, Fig. 1), the distance to the Vistula River (an ecological corridor within the city) and the percentage share of seven habitats that were subject to different level of anthropoppression (Supplementary Table S1) in the buffer zones (100, 250, 500, 1500 m) were taken as independent variables in each model. In each spatial model the characteristic of surrounding habitats were calculated based on different radius 100, 250, 500, 1500 m. Variables that were not important statistically were removed from fitted models. The comparison of model performance based on R^2 could be used to judge which environmental variables and in a given spatial scale were the most important to predict incidents with foxes.

All statistical calculations were performed in R³⁷. All spatial analyses were performed in ArcGIS package version 10.8.1³⁸.



Figure 3. Presence of the red fox as confirmed by snow tracking in 29 randomly selected green areas in Warsaw in the three study periods (data for 1976–1978 after Goszczyński J., unpubl.).

Results

Assessment of the red fox distribution in Warsaw. Signs of red fox presence were found in the whole city, i.e. the fox presence was confirmed in each of $593 \times 1 \text{ km}^2$ of the grid checked between 2005 and 2012.

Process of the settlement of the red fox in the selected green areas. In 1976 to 1978, only six (21%) of 29 selected green areas were colonized by foxes. This increased to 18 (62%) in 2004–2012 and 27 (93%) in 2016–2019 (Fig. 3). Areas covered by forests and riparian habitats (Supplementary Table S2) were occupied in the first study period (1976–1978) more frequently (test for goodness of fit, $p = 0.031$). For the other two periods no significant differences in the selection of habitats were found ($p = 0.638$ and $p = 0.971$, respectively) (Fig. 4).

Temporal pattern of incidents involving the red fox. In the years 1998–2015, 608 incidents involving foxes were reported; 52% of them concerned alive individuals (mostly fox sightings or trapping attempts), in 5% injured foxes were reported. In 47% of cases foxes were found dead (mostly due to traffic collisions). The number of reported incidents per year increased gradually from just a few cases in 1998 and 1999 to over 80 in 2015. The number of city districts where incidents were reported also increased gradually from four and two in 1998 and 1999, respectively to 16 (out of total 18) in 2015. The highest number of reported incidents per day was three.

All three time scale predictors (time of week, day of year, time of data collection) included in the GAM significantly influenced the probability of reporting a fox incident (Table 1). The higher probability was from June to October, and most of the reports (58.6%, $N = 314$) in this period concerned fox sightings or trapping attempts. In the remaining months, this probability was lower, and the majority of incidents involved dead animals (54.3%, $N = 289$). Overall, the probability of reporting the red fox incidents in Warsaw increased over study course (Fig. 5), and was significantly affected ($p = 0.022$) by time of week, being higher on working days than weekends (Fig. 5).

Time of day ($p < 0.001$) also influenced the probability of a red fox incident. The incidents were reported most often between 8 a.m. and 8 p.m. with a clear peak around noon. The biggest chance of incident report was between 10.00 a.m. to 02.00 p.m., and lowest between 08.00 p.m. to 07.00 a.m. (Fig. 6).

Spatial patterns of incidents involving the red fox. We recorded a general negative relationship with the proportion of forests, agricultural areas, wetlands and with an increasing distance to the Vistula River for the buffers with radius 100, 250 and 500 m (Table 2, Fig. 7). Within 1500 m radius buffer there was a negative relationship with an increasing distance to the Vistula River and the city centre, and a positive with the share of discontinuous urban fabric (Table 2, Fig. 8). No collinearity was found between the variables.

Discussion

The red fox is one of the mammal species that successfully colonized many cities around the world³⁷. Its presence was confirmed in Warsaw more than a few decades ago. Nevertheless, at those times the red fox was assumed to inhabit mainly fairly natural habitats (i.e. forests) and remote city areas. The aim of our study was to describe the process of Warsaw colonization by the red fox in recent decades. A concept of the process of city colonization assumes division into three phases: (1) arrival, (2) adjustment and (3) spread⁴. In this paper we focused on the spread of the species in the city. The red fox arrival in Warsaw is hard to estimate, yet first data on the red fox in Warsaw dates back to 1890s³⁹. Low population density and few sightings in the 1970s [Goszczyński J., unpublished] may suggest that proper spread of the red fox in Warsaw started no sooner than in the last decades. As we showed on the basis of presence-absence data through the grid of squares, red foxes had already started to penetrate the whole area of Warsaw. In the past decades (i.e. in the 1970s), it inhabited mostly green spaces of more natural character (i.e. forests), while in the XXI century parks and cemeteries were occupied as often.

The red fox colonizes urban areas because of its extraordinary adaptability to settle in new habitats. Animals may be also pushed into the city as a result of overpopulation in non-urban areas³⁶. Previous molecular studies on colonization of urban habitats by the red fox showed that the process starts usually from a few locations near the city borders and spreads gradually into its central parts^{40,41}. The red fox movements through the city

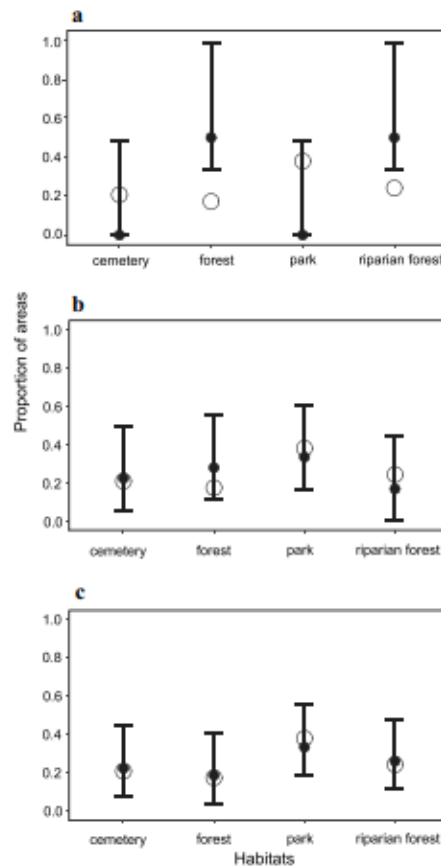


Figure 4. Proportion of green areas occupied by the red fox as confirmed by snow tracking, attributed to four habitat types in Warsaw, in subsequent study periods: (a) 1976–1978 (Goszczyński J., unpubl. data), (b) 2004–2012 and (c) 2016–2019. A full circle indicates actual proportion and an empty circle indicates expected proportion of colonized areas attributed to a certain habitat type, bars depict lower and upper bound of the confidence interval.

can be affected by human-made infrastructures⁶², like railways⁶³, roads^{62,64,65}. Densely built-up areas are usually avoided by foxes^{14,62}, while specific migration corridors like roadside or railway vegetation^{62,66} will facilitate the process. Indeed, in Warsaw the red fox inhabited at first the largest green areas located mainly in the outer city districts or located in the Vistula riparian forests, a natural ecological corridor for mammals⁴⁸. At the next stage, a number of green spaces occupied by the red fox increased. City habitats are generally readily accessible by foxes (see Douglas and Sadler⁶⁷), therefore after several decades of the colonization process in Warsaw, only a small percentage of green areas under study was not used by foxes. They were highly isolated, small urban parks, often visited by people, with limited availability of potential den sites. They were also located close to or in the strict city centre, areas usually avoided by foxes^{13,68,69}.

The other part of our research was based on data derived from the Municipal Forests in Warsaw, the administration unit dealing with and collecting data on incidents with wildlife in Warsaw. This included mostly any incidental observational data by city inhabitants or cases of traffic collisions. Such data was already used by other researchers to study encounters between carnivores and humans or urban population trends^{15,21,38,31,70} and here we wanted to evaluate its usefulness in future studies. We showed that the probability of reporting on incident involving red foxes was dependent on different temporal variables. First, most of the incidents were noticed

Predictors	Estimate	SE	z or χ^2	P
Model 1 ($R^2_{\text{Nagelkerke}} = 15.9\%$)				
Intercept	-2.69	0.06	-44.10	<0.001
Time of week	-0.22	0.09	-2.30	0.022
Day of year	edf=2.21	-	18.39	<0.001
Time of data collection	edf=1.45	-	275.80	<0.001
Model 2 ($R^2_{\text{Nagelkerke}} = 10.9\%$)				
Intercept	-1.31	0.12	-11.21	<0.001
Time of day	edf=3.34	-	39.71	<0.001

Table 1. Results of generalized additive models explaining probability of the red fox incidents in Warsaw. 'Model 1' analyzing the effect of time of week (weekdays vs. weekends), day of year (1–366) and time of data collection (a day in the period 1998–2015), on the probability of an incident with the red fox in Warsaw and the second one, 'model 2' analyzing the impact of time of day (hour) on the probability of fox incident. Estimated number of degrees of freedom, standard error, z or χ^2 statistics, p value and explanatory power of each model ($R^2_{\text{Nagelkerke}}$) are given.

during a peak of a day (between 10.00 am and 02.00 pm), which is atypical fox activity (regardless of habitat type) compared with most other studies^{18,20,31,39,71–73}. However, it was shown that the daily activity of urban populations of the red fox differed. In Great Britain, in a typical urban population, foxes were observed mostly during the day⁴⁰, while in Melbourne (Australia), red fox sightings at this time were very rare. This was explained by the initial stage of population development²¹. Therefore, we assume that the probability of reporting incidents with the red fox in our case was dependent on human rather than red fox activity. The number of incidents involving red foxes increased beginning from 07.00 a.m. and clearly declined after 08.00 p.m., what corresponds with highest number of people staying outdoor⁷⁴. In Finland, Kauhala et al.³⁹ came to the same conclusion with even clearer peaks of observations at a few specific hours during the day. Next, we showed that the number of reported red fox incidents on weekdays was higher when compared to weekends. This also may be attributed to higher weekday outdoor activity of city inhabitants and higher traffic volume, thus increased probability of the red fox sighting or vehicle collision. Finally, we showed that the peak of the red fox incidents was reported in summer and early autumn (June–October) while being lower in the remaining months (November–April). Similar distribution of observations during the year was in Turku in Finland³¹, but different in Estonian cities²⁸. Again, we may assume that in our case, this can be explained by both circannual activity of the red fox but also human outdoor activity. February to April is the birth time of foxes, with spatial activity (especially of vixens) limited mainly to the area of breeding dens^{36,75–77}, which is in line with recorded low number of red fox incidents at that time. However, December to February is the mating season of red foxes when increased activity of males is observed⁷⁷, so a higher number of incidents could be expected. Here, low number of the red fox incidents was probably the result of low human activity (as connected to unfavourable winter weather conditions) rather than fox activity. Similarly, the peak of incidents between June and October can be related to high red fox activity (especially increasing range of juveniles⁷⁸) but also higher human outdoor activity in summer and early autumn months.

This relation between the number of the red fox incidents and human outdoor activity is also visible when spatial patterns are analysed. The number of the red fox incidents decreased with the share of forests, meadows, wetlands (which are natural red fox habitats⁷⁹) but increased with the share of sparsely built-up areas. It was also higher close to the city centre and to the Vistula River. Foxes inhabiting residential gardens and low-density housing areas were observed in other cities^{14,80,81}, yet in Warsaw dens of red foxes are hardly ever recorded in such surrounding, they are mostly located in forests (Jackowiak M., unpubl.). At the same time, in the city centre and in areas with low-density housing the outdoor activity and presence of people is high⁸², which may favour more frequent fox observations. The Vistula River in turn, goes through the whole of Warsaw (including its city centre), serving as an ecological corridor but also a popular recreational area, so wildlife-human encounters here are likely. Similar results were obtained in Turku³¹ and in Vienna⁷¹.

The eagerness to report the fact of observing a wild animal, depends on observer's motivation²⁶, and in our study may be explained by people concerned about the presence of carnivorous mammals (in this case the red fox) in cities. As revealed in a questionnaire study in Germany, the majority of inhabitants were not afraid of foxes and were generally pleased with fox presence, yet had their concerns about potential zoonotic diseases³⁰. The red fox is one of the most important vectors of zoonoses and their presence in cities may affect the spread of epidemic risks^{31,83–85}. In Poland and in Warsaw, rabies, as the most dangerous fox-transmitted disease, is still present in fox population⁸⁶ but also frequent cases of mange occur (Jackowiak M., unpubl.). Due to this red fox encounters arise usually anxiety in city inhabitants who, in such situations, may willingly seek help from wildlife services.

Although, human activity influences the number of the red fox observations^{43,71}, fox sightings were used to estimate population abundance and how it changed (e.g. ^{20,36,42,87}). In our study, the probability of a red fox incident rose over time, which points to a population increase. Yet, it should be kept in mind that during our study, access to the Internet (thus information on urban wildlife), and mobile phones increased rapidly, which possibly also boosted the number of the red fox incidents reported.

In our study we showed the process of red fox settlement in Warsaw, the capital city of Poland. At first, the red fox colonised mainly green areas of more natural character and placed further from the city centre, gradually

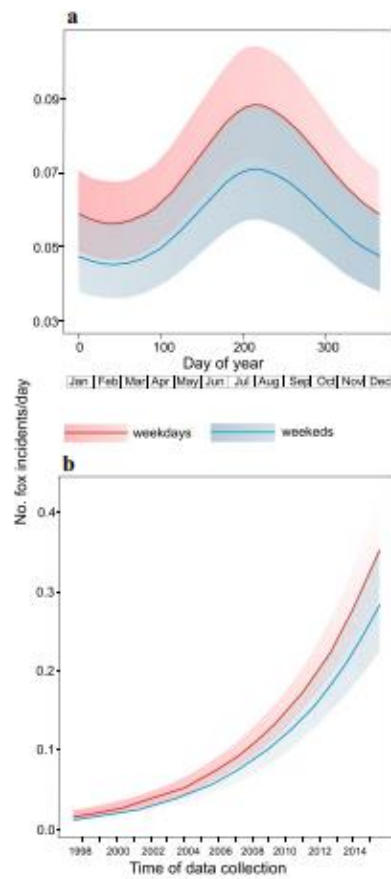


Figure 5. Probability of the red fox incident (a) during a year and (b) in the whole research period with comparison between weekdays and weekends as based on the reports on fox incidents in the city area (1998–2015), delivered by the Municipal Forests—Warsaw.

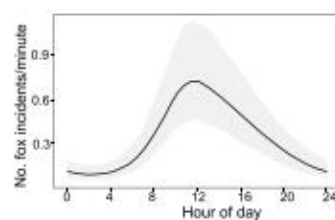


Figure 6. Modelled number of the red fox incidents per minute during the day as based on the reports on the red fox incidents in the city area (1998–2015), delivered by the Municipal Forests—Warsaw.

Predictors	Estimate	SE	Z	p
100 m radius ($R^2_{T_{95}} = 0.069$; AUC = 0.684)				
Intercept	-0.38845	0.12804	-3.03368	0.002
Distance to the Vistula river	-0.00016	0.00003	-5.69064	<0.001
Share of forests	-0.00005	0.00001	-4.58908	<0.001
Share of agricultural areas	-0.00004	0.00001	-4.00039	<0.001
Share of wetlands	-0.00007	0.00003	-2.62905	0.009
250 m radius ($R^2_{T_{95}} = 0.065$; AUC = 0.678)				
Intercept	-0.34782	0.13128	-2.64937	0.008
Distance to the Vistula River	-0.00017	0.00003	-5.80572	<0.001
Share of forests	-0.00001	0.00000	-4.42650	<0.001
Share of agricultural areas	-0.00001	0.00000	-3.55513	<0.001
Share of wetlands	-0.00001	0.00001	-2.79133	0.005
500 m radius ($R^2_{T_{95}} = 0.060$; AUC = 0.672)				
Intercept	-0.29848	0.13850	-2.15513	0.031
Distance to the Vistula river	-0.00017	0.00003	-5.74674	<0.001
Share of forests	-0.00000	0.00000	-4.19826	<0.001
Share of agricultural areas	-0.00000	0.00000	-3.32188	0.001
Share of wetlands	-0.00000	0.00000	-2.71936	0.007
1500 m radius ($R^2_{T_{95}} = 0.045$; AUC = 0.648)				
Intercept	-0.69091	0.25402	-2.71995	0.007
Distance to the Vistula river	-0.00015	0.00003	-5.16528	<0.001
Distance to the city centre	-0.00005	0.00002	-2.63165	0.008
Share of discontinuous urban fabric	0.00000	0.00000	2.56185	0.010

Table 2. Influence of habitat characteristics on the probability of the red fox incident in Warsaw. Results of the logistic regression models for 100, 250, 500 and 1500 buffer radius around location of red fox incident in Warsaw in 1998–2015 has been presented. The explanatory ability of models ($R^2_{T_{95}}$ and AUC) is given.

expanding throughout the city. The red fox requires three factors that are crucial for urban population existence—access to daytime resting sites, convenient breeding sites and food availability⁴⁸. Wide distribution of the red fox in Warsaw proves that these conditions are fulfilled and the abundance of the red fox population will probably further increase. For decades, red fox was heavily hunted (and poached) as pest (preying on small game and domestic animals, mostly poultry) but also for its valuable fur⁴⁹ so red foxes avoided people (e.g. they had their dens almost exclusively in forests⁴⁹). This has changed in the last (approximately) twenty years, i.e. red fox abundance increased thanks to anti-rabies vaccinations⁴⁰. This increase in population abundance and, assuming, lowering fear of human will lead to higher tolerance of red foxes to closer contacts with people. With the red fox settlements in more human-transformed habitats within city boundaries, red fox-human encounters (and possibly also conflicts) will also increase. This will affect epidemiological risks. Thus, the urban red fox monitoring remains essential for the risk assessment and proper population management. Nevertheless, as we shown in this study, incidental red fox sightings by city inhabitants should be treated with caution. Being highly influenced by patterns of human outdoor activity and people attitudes towards wildlife (driven also by health concerns) they only partially reflect real population abundance trends as well as temporal and spatial activity patterns of this medium-sized carnivore.

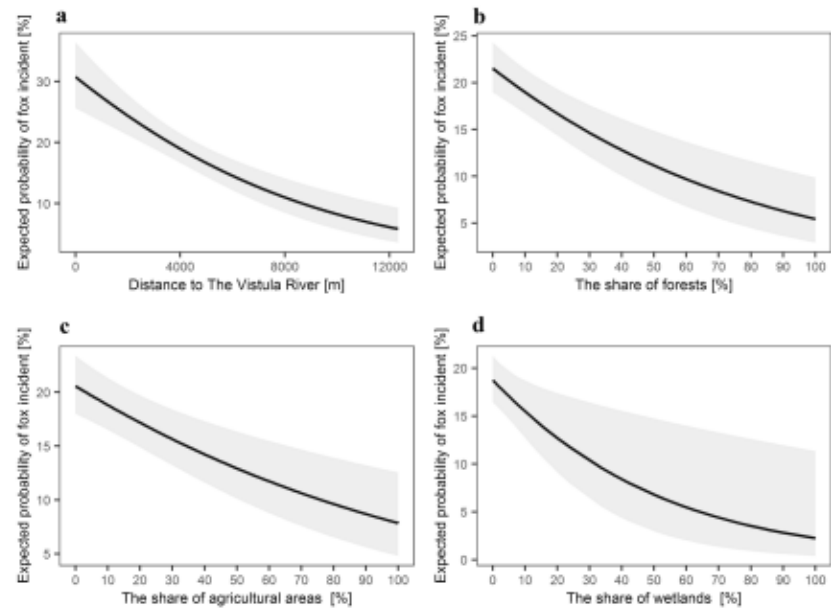


Figure 7. Expected probability of the red fox incidents as based on the reports (1998–2015), delivered by the Municipal Forests—Warsaw, in relation to distance to (a) the Vistula river (an ecological corridor), (b) share of forest, (c) share of agricultural areas, and (d) share of wetlands within 100 m radius around location of red fox incident. Explanatory variables that were significant in the logistic regression model (see Table 2) are shown.

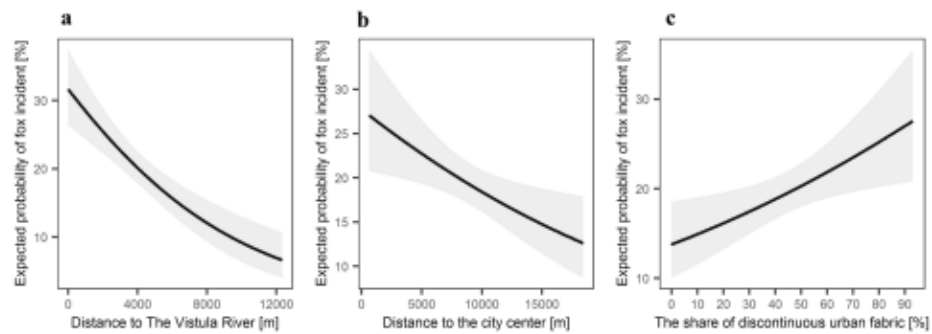


Figure 8. Probability of the red fox incident as based on the reports (1998–2015), delivered by the Municipal Forests—Warsaw, in relation to distance to (a) the Vistula river, (b) the city centre and (c) share of discontinuous urban fabric within 1500 m radius around location of red fox incident. Explanatory variables that were significant in the logistic regression model (see Table 2) are shown.

Received: 2 April 2021; Accepted: 10 June 2021
Published online: 06 July 2021

References

- Baker, P. J., Newman, T. & Harris, S. Bristol's foxes—40 years of change. *Br. Wildf.* **12**, 411–417 (2001).
- Vuorisalo, T. et al. Urban development from an avian perspective: Causes of hooded crow (*Corvus corone cornix*) urbanization in two Finnish cities. *Landscape Urban Plan.* **62**, 69–87 (2003).
- Baker, P. J. & Harris, S. Urban mammals: What does the future hold? An analysis of the factors affecting patterns of use of residential gardens in Great Britain. *Mammal Rev.* **37**, 297–315 (2007).
- Evans, K. L., Hatchwell, B. J., Parnell, M. & Gaston, K. J. A conceptual framework for the colonization of urban areas: The blackbird *Turdus merula* as a case study. *Biol. Rev.* **85**, 643–667 (2010).
- Geiger, M., Taucher, A. L., Gloor, S., Hegglin, D. & Bontadina, F. In the footsteps of city foxes: Evidence for a rise of urban badger populations in Switzerland. *Hystrix It. J. Mamm.* **29**, 236–238 (2018).
- Lesiński, G., Gryz, J., Krauze-Gryz, D. & Stolarz, P. Population increase and synurbanization of the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* in some wooded areas of Warsaw agglomeration, Poland, in the years 1983–2018. *Urban Ecosyst.* **24**, 481–489 (2021).
- Andrzejewski, R., Babitcka-Werka, J., Gliwicz, J. & Goszczyński, J. Synurbanization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient. *Acta Theriol.* **23**, 341–358 (1978).
- Doncaster, C. P. & MacDonald, D. W. Drifting territoriality in the red fox *Vulpes vulpes*. *J. Anim. Ecol.* **60**, 423–439 (1991).
- Baker, P. J., Ansell, R. J., Dodds, P. A. A., Webber, C. E. & Harris, S. Factors affecting the distribution of small mammals in urban areas. *Mammal Rev.* **33**, 95–100 (2003).
- Baker, P. J., Dowling, C. V., Moloney, S. E., White, P. C. L. & Harris, S. Activity patterns of urban red foxes (*Vulpes vulpes*) reduce the risk of traffic-induced mortality. *Behav. Ecol.* **35**, 716–724 (2007).
- Bateman, P. W. & Fleming, P. A. Big city life: Carnivores in urban environments. *J. Zool.* **287**, 1–23 (2012).
- Harris, S. Distribution, habitat utilisation and age structure of a suburban fox (*Vulpes vulpes*) population. *Mammal Rev.* **7**, 25–39 (1977).
- Harris, S. & Rayner, J. M. V. Urban fox (*Vulpes vulpes*) population estimates and habitat requirements in several British cities. *J. Anim. Ecol.* **55**, 575–591 (1986).
- Adkins, C. A. & Scott, P. Home ranges, movements and habitat associations of red foxes *Vulpes vulpes* in suburban Toronto, Ontario, Canada. *J. Zool.* **244**, 335–346 (1998).
- Duda, L., Zaleski, A., Kozłowski, O., Jakubiec, Z. & Król, N. Habitat selection by two predators in an urban area: The stone marten and red fox in Wrocław (SW Poland). *Mamm. Biol.* **79**, 71–76 (2014).
- Harris, S. The food of suburban foxes (*Vulpes vulpes*) with special reference to London. *Mammal Rev.* **11**, 151–168 (1981).
- Doncaster, C. P., Dickman, C. R. & MacDonald, D. W. Feeding ecology of red foxes (*Vulpes vulpes*) in the city of Oxford, England. *J. Mammal.* **71**, 188–194 (1990).
- Saunders, G., White, P. C. L., Harris, S. & Rayner, J. M. V. Urban foxes (*Vulpes vulpes*)—Food acquisition, time and energy budgeting of a generalized predator. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **65**, 215–234 (1993).
- Contesse, P., Hegglin, D., Gloor, S., Bontadina, F. & Deplazes, P. The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) in the city of Zurich, Switzerland. *Mamm. Biol.* **69**, 81–95 (2004).
- Harris, S. An estimation of the number of foxes (*Vulpes vulpes*) in the city of Bristol and some possible factors affecting their distribution. *J. Appl. Ecol.* **18**, 455–465 (1981).
- Marke, C. A. & Bloomfield, T. E. Distribution and density estimates for urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Melbourne: Implications for rabies control. *Wildf. Res.* **26**, 763–775 (1999).
- Gloor, S. The rise of urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Switzerland and ecological and parasitological aspects of a population in the recently colonised city of Zurich. Dissertation thesis (University of Zurich, 2002).
- Gosselink, T. E., van Deelen, T. R., Warner, R. E. & Joselyn, M. G. Temporal habitat partitioning and spatial use of coyotes and red foxes in east-central Illinois. *J. Wildl. Manag.* **55**, 433–441 (2003).
- Gosselink, T. E., van Deelen, T. R., Warner, R. E. & Mankin, P. C. Survival and cause-specific mortality of red foxes in agricultural and urban areas of Illinois. *J. Wildl. Manag.* **7**, 1862–1873 (2007).
- Soulsbury, C. D. et al. The impact of sarcoptic mange *Sarcoptes scabiei* on the British fox *Vulpes vulpes* population. *Mammal Rev.* **37**, 278–296 (2007).
- Macdonald, D. *Running with the Fox* (Unwin Hyman, 1987).
- Lewis, J. C., Sallee, K. L. & Golightly, Jr R. T. Introduced red fox in California. http://morro-bay.com/educational/research-reports/red-fox-california-introduced-research-93_10.pdf (1993).
- Plumer, L., Davison, J. & Saarma, U. Rapid urbanization of red foxes in Estonia: Distribution, behaviour, attacks on domestic animals and health risks related to zoonotic diseases. *PLoS ONE* **9**, e115124. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115124> (2014).
- Sogliani, D. & Mori, E. 'The Fox and the Cat': Sometimes they do not agree. *Mamm. Biol.* **95**, 150–154 (2019).
- König, A. Fears, attitudes and opinions of suburban residents with regards to their urban foxes. *Eur. J. Wildf. Res.* **54**, 101–109 (2008).
- Kauhala, K., Talvitie, K. & Vuorisalo, T. Encounters between medium-sized carnivores and humans in the city of Turku, SW Finland, with special reference to the red fox. *Mammal Rev.* **61**, 25–33 (2016).
- Teagle, W. G. The fox in the London suburbs. *Lond. Nat.* **46**, 44–68 (1967).
- Pugh, S. The history of urban foxes in Aarhus and Copenhagen, Denmark. *Lutra* **51**, 51–55 (2008).
- Vuorisalo, T., Talvitie, K., Kauhala, K., Blauert, A. & Lahtinen, R. Urban red foxes (*Vulpes vulpes* L.) in Finland: A historical perspective. *Landscape Urban Plan.* **124**, 109–117 (2014).
- Sebeck, J. H. Mammals in the Melbourne metropolitan area. *Vic. Nat.* **94**, 165–171 (1977).
- Gloor, S., Bontadina, F., Hegglin, D., Deplazes, P. & Breitenmoser, U. The rise of urban fox populations in Switzerland. *Mamm. Biol.* **66**, 155–164 (2001).
- Soulsbury, C. D., Baker, P. J., Iossa, G. & Harris, S. Red foxes (*Vulpes vulpes*). In *Urban Carnivores Ecology, Conflict, and Conservation* (eds Gehrt, S. D. et al.) 63–75 (The Johns Hopkins University Press, 2010).
- Chautan, M., Pontier, D. & Artois, M. The role of rabies in recent demographic changes in red fox populations in Europe. *Mammalia* **46**, 391–410 (2000).
- Doncaster, C. P. & MacDonald, D. W. Activity patterns and interactions of red fox (*Vulpes vulpes*) in Oxford city. *J. Zool.* **241**, 73–87 (1997).
- Harris, S. Surveying the urban fox. *Biologist* **35**, 259–264 (1985).
- Uraguchi, K., Yamamura, K. & Saitoh, T. Estimating number of families for an urban fox population by using two public data sets. *Popul. Ecol.* **51**, 1–7 (2009).
- Scott, D. M. et al. A citizen science based survey method for estimating the density of urban carnivores. *PLoS ONE* **13**, e0197445. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0197445> (2018).
- Sadler, L. M. J., Webber, C. C., Baker, P. J. & Harris, S. Methods of monitoring red foxes *Vulpes vulpes* and badgers *Meles meles*: Are field signs the answer? *Mammal Rev.* **34**, 75–98 (2004).

44. Baker, P. J., Harris, S., Robertson, C. P. J., Saunders, G. & White, P. C. L. Is it possible to monitor mammal population changes from counts of road traffic casualties? An analysis using Bristol's red foxes *Vulpes vulpes* as an example. *Mammal Rev.* **34**, 115–130 (2004).
45. Statistics Poland. *Statistical Yearbook of Warsaw* (Zakład Wydawnictw Statystycznych, 2019).
46. Climate-data.org. <https://pl.climate-data.org/europa/polska/mazowiec-wojvodztwo/warszawa-4560/> (2020).
47. Goszczyński, J. & Romanowski, J. The mammals of the between-floodbanks area of the Middle Vistula Valley. In *The Between Floodbanks Area of the Vistula as an Unique Natural System (Piłsa-Narew section)* (eds Matuszkiewicz, J. M. & Roo-Zielinska, E.) 107–117 (Polish Academy of Sciences, 2000).
48. Romanowski, J. Vistula River valley as the ecological corridor for mammals. *Pol. J. Ecol.* **55**, 805–819 (2007).
49. Romanowski, J., Kowalczyk, K. & Rau, K. Population viability modelling and potential threats to the beaver in the Vistula River valley, Poland. *Ann. Zool. Fenn.* **45**, 323–328 (2008).
50. Luniak, M., Kozłowski, P. & Nowicki, W. Magpie *Pica pica* in Warsaw—abundance, distribution and changes in its population. *Acta Ornithol.* **32**, 77–86 (1997).
51. Gryz, J., Lesiński, G., Krauze-Gryz, D. & Stolarz, P. Woodland reserves within an urban agglomeration as important refuges for small mammals. *Folia For. Pol. Ser. A For.* **59**, 3–13 (2017).
52. Sison, C. P. & Glaz, J. Simultaneous confidence intervals and sample size determination for multinomial proportions. *J. Am. Stat. Assoc.* **90**, 366–369 (1995).
53. Signorell, A. et al. DescTools: Tools for descriptive statistics. R package version 0.99.26. The Comprehensive R Archive Network (2018).
54. Wood, S. N. *Generalized Additive Models: An Introduction with R* (Chapman and Hall/CRC, 2006).
55. Wood, S. N. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models: Estimation of semiparametric generalized linear models. *J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol.* **73**, 3–36 (2011).
56. Copernicus. *Mapping Guide for an European Urban Atlas* (European Union, 2018).
57. R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing* (R Foundation for Statistical Computing, 2019).
58. ESRI. *ArcGIS Desktop: Release 10* (Environmental Systems Research Institute, 2011).
59. Wadecki, A. Fauna zwierząt ssących Warszawy i jej stosunek do fauny całego kraju w *Pamiętnik Fizjograficzny* Vol. 1, 268–291 (E. Dziwulski i Br. Znatowicz, 1881).
60. Wandeler, P., Funk, S. M., Largiadier, C. R., Gloor, S. & Breitenmeyer, U. The city-fox phenomenon: Genetic consequences of a recent colonization of urban habitat. *Mol. Ecol.* **12**, 647–656 (2003).
61. DeCandia, A. L. et al. Urban colonization through multiple genetic lenses: The city-fox phenomenon revisited. *Ecol. Evol.* **9**, 2046–2060 (2019).
62. Kimiag, S. E. et al. Beyond the landscape: Resistance modelling infers physical and behavioural gene flow barriers to a mobile carnivore across a metropolitan area. *Mol. Ecol.* **29**, 466–484 (2020).
63. Kato, Y. et al. Population genetic structure of the urban fox in Sapporo, northern Japan. *J. Zool.* **301**, 118–124 (2017).
64. Baker, P. J., Dowling, C. V., Molony, S. E., White, P. C. L. & Harris, S. Activity patterns of urban red foxes (*Vulpes vulpes*) reduce the risk of traffic-induced mortality. *Behav. Ecol.* **18**, 716–724 (2007).
65. Gehrt, S. D. The urban ecosystem. In *Urban Carnivores Ecology, Conflict, and Conservation* (eds Gehrt, S. D. et al.) 3–11 (The Johns Hopkins University Press, 2010).
66. Kolh, H. H. Factors affecting the movements of dog foxes in Edinburgh. *J. Appl. Ecol.* **21**, 161–173 (1984).
67. Douglas, I. & Sadler, J. P. Urban wildlife corridors. Corridors for movement or linear habitats? In *The Routledge Handbook of Urban Ecology* (eds Douglas, I. et al.) 274–288 (Routledge, 2011).
68. Tsukada, H., Morishima, Y., Nonaka, N., Oka, Y. & Kamiya, M. Preliminary study of the role of red foxes in *Echinococcus multilocularis* transmission in the urban area of Sapporo, Japan. *Parasitology* **120**, 423–428 (2000).
69. Robinson, N. A. & Marks, C. A. Genetic structure and dispersal of red foxes (*Vulpes vulpes*) in urban Melbourne. *Aust. J. Zool.* **49**, 589–601 (2001).
70. Walter, T., Zink, R., Laaha, G., Zaller, J. G. & Heigl, F. Fox sightings in a city are related to certain land use classes and sociodemographics: Results from a citizen science project. *BMC Ecol.* **18**, 50. <https://doi.org/10.1186/s12898-018-0207-7> (2018).
71. Cavallini, P. & Lovari, S. Home range, habitat selection and activity of the red fox in a Mediterranean coastal ecotone. *Acta Theriol.* **39**, 279–287 (1994).
72. Frey, S. N. & Conover, M. R. Habitat use by meso-predators in a corridor environment. *J. Wildl. Manag.* **70**, 1111–1118 (2006).
73. Diaz-Ruiz, F., Caro, J., Delibes-Mateos, M., Arroyo, B. & Ferreras, P. Drivers of red fox (*Vulpes vulpes*) daily activity: Prey availability, human disturbance or habitat structure? *J. Zool.* **298**, 128–138 (2016).
74. Gaffron, P. Urban transport, environmental justice and human daily activity patterns. *Transp. Policy* **20**, 114–127 (2012).
75. Eguchi, K. & Nakazano, T. Activity studies of Japanese red foxes, *Vulpes vulpes japonica* Gray. *Jpn. J. Ecol.* **30**, 9–17 (1980).
76. Travaini, A., Aldama, J. J., Laffine, R. & Delibes, M. Home range and activity patterns of red fox *Vulpes vulpes* breeding females. *Acta Theriol.* **38**, 427–434 (1993).
77. Cavallini, P. Ranging behaviour of red foxes during the mating and breeding seasons. *Ethol. Ecol. Evol.* **8**, 57–65 (1996).
78. Robertson, C. P. J., Baker, P. J. & Harris, S. Ranging behaviour of juvenile red foxes and its implications for management. *Acta Theriol.* **45**, 525–535 (2000).
79. Goszczyński, J. *Lis. Monografia przyrodniczo-świecka* (OIKOS Oficyna Wydawnicza, 1995).
80. Tolhurst, B. A., Baker, R. J., Cagnacci, F. & Scott, D. M. Spatial aspects of gardens drive ranging in urban foxes (*Vulpes vulpes*): The resource dispersion hypothesis revisited. *Animals* **10**, 1167. <https://doi.org/10.3390/ani10071167> (2020).
81. Hofer, S. et al. High prevalence of *Echinococcus multilocularis* in urban red foxes (*Vulpes vulpes*) and voles (*Arvicola terrestris*) in the city of Zurich, Switzerland. *Parasitology* **120**, 135–142 (2000).
82. Jiang, S., Ferreira, Jr. J. & Gonzalez, M. C. Discovering urban spatial-temporal structure from human activity patterns. In *Proceedings of the ACM SIGKDD International Workshop on Urban Computing (UrbComp '12)* (ACM New York, 2012).
83. Newman, T. J. et al. Changes in red fox habitat preference and rest site fidelity following a disease-induced population decline. *Acta Theriol.* **48**, 79–91 (2003).
84. Fischer, C., Reperant, L., Weber, J. M., Ochs, H. & Deplazes, P. Relation in the presence of various parasites in the red fox (*Vulpes vulpes*) in Geneva. *Swiss Med. Wkly.* **133**, 61 (2003).
85. Deplazes, S., Hegglin, D., Gloor, S. & Romsig, T. Wilderness in the city: The urbanization of *Echinococcus multilocularis*. *Trends Parasitol.* **20**, 77–84 (2004).
86. Official Website of Republic of Poland. <https://www.gov.pl/web/ow-mazowiecki/obszar-zagrozony-wsieckizna-na-terenie-wojewodztwa-mazowieckiego> (2021).
87. Wilkinson, D. & Smith, G. C. A preliminary survey for changes in urban fox (*Vulpes vulpes*) densities in England and Wales, and implications for rabies control. *Mammal Rev.* **31**, 107–110 (2001).
88. Baker, P. J., Funk, S. M., Harris, S. & White, P. C. L. Flexible spatial organization of urban foxes, *Vulpes vulpes*, before and during an outbreak of sarcoptic mange. *Anim. Behav.* **59**, 127–146 (2000).
89. Goszczyński, J. The effect of structural differentiation of ecological landscape on the predator–prey interaction. *Treatise Manage.* **46**, 1–80 (1985).

90. Goszczyński, J., Misiorowska, M. & Juszczyński, S. Changes in the density and spatial distribution of red fox dens and cub numbers in central Poland following rabies vaccination. *Acta Theriol.* **53**, 121–127 (2008).

Acknowledgements

The authors would like to thank the employees of the Municipal Forests—Warsaw for the data provided on the red fox incidents in the city and any reports of foxes in urban forests. We also would like to thank professor Joanna Babińska-Werka, who helped to gather the data from the Municipal Forest—Warsaw, and Marta Jobda for help with fieldwork. We dedicate this paper to late professor Jacek Goszczyński, the pioneer of the red fox research in Warsaw and central Poland, who initiated this research.

Author contributions

J.G., K.J. and D.K.G. designed the study; M.J., J.G., K.J., P.K. and D.K.G. collected the data; M.J., K.J., M.B., L.B. and D.K.G. analysed the data; M.J. and D.K.G. led the writing of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Competing interests

The authors declare no competing interests.

Additional information

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1038/s41598-021-92844-2>.

Correspondence and requests for materials should be addressed to M.J. or D.K.-G.

Reprints and permissions information is available at www.nature.com/reprints.

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

© The Author(s) 2021

Publikacja 2: Krauze-Gryz D., Jackowiak M., Klich D., Gryz J., Jasińska K. D. 2024.
Following urban predators – long-term snow-tracking data reveal changes in their
abundance and habitat use. *Journal of Zoology* 323: 213–224.

ORIGINAL RESEARCH

Following urban predators – long-term snow-tracking data reveal changes in their abundance and habitat use

D. Krauze-Gryz^{1,*} , M. Jackowiak^{1,2,*} , D. Klich³ , J. Gryz⁴  & K. D. Jasińska¹ 

¹Department of Forest Zoology and Wildlife Management, Institute of Forest Sciences, Warsaw University of Life Sciences-SGGW, Warsaw, Poland

²Central Laboratory for Environmental Analysis-CentLab, Institute of Environmental Protection-National Research Institute, Warsaw, Poland

³Department of Animal Genetics and Conservation, Institute of Animal Sciences, Warsaw University of Life Sciences-SGGW, Warsaw, Poland

⁴Department of Forest Ecology, Forest Research Institute, Raszyn, Poland

Keywords

medium-sized urban carnivores; red fox; stone marten; density assessment; population dynamics; habitat use; inter-specific competition; urban ecology.

Correspondence

Jakub Gryz, Department of Forest Ecology, Forest Research Institute, Sekocin Stary, Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn, Poland.
Email: j.gryz@bles.waw.pl

Karolina Danuta Jasińska, Department of Forest Zoology and Wildlife Management, Institute of Forest Sciences, Warsaw University of Life Sciences-SGGW, Nowoursynowska 159, 02-776 Warsaw, Poland.
Email: karolina_jasinska@sggw.edu.pl

Editor: Matthew Hayward
Associate Editor: Emiliano Mori

*These authors shared the first authorship.

Received 18 January 2023; revised 4 March 2024; accepted 25 March 2024

doi:10.1111/jzo.13170

Introduction

Urban habitats differ from natural environments in terms of food availability, acoustic and light pollution, thermal conditions, or different causes and rates of mortality (Ritzel & Gallo, 2020; Shochat et al., 2006). Nevertheless, many animal species adjust to urban conditions (e.g. Alvey, 2006; Francis & Chadwick, 2012; Gryz & Krauze-Gryz, 2018; Jackowiak et al., 2021; Jasińska et al., 2021; Lesiński et al., 2021). Several mostly medium-sized and opportunistic predatory species have become established in cities across the globe. They not

Abstract

Urban habitats differ from natural environments, however some predatory species have become established in cities across the globe. The aim of our study was to compare the occurrence of the red fox and the stone marten in Warsaw during three time periods (1976–1978, 2005–2008, 2015–2021) and in different habitats. Generalized linear models were used to show factors affecting the density indices of these two species (i.e., frequency of occurrence of tracks of each species recorded during snow tracking on linear transects). The frequency of occurrence of tracks of these two species on transects increased over time and was explained by habitat type and distance from the city centre. The frequency of fox tracks was higher in more-natural habitats located far from the city centre. In the first period (1976–1978), this species was recorded only in forests and riparian areas. In the last period (2015–2021), its tracks were recorded frequently in built-up areas and cemeteries. From the beginning of the first period, the stone marten was recorded in a wider range of habitats than the fox and it colonized all habitat types in the subsequent periods, but a statistically significant increase was observed only for cemeteries. The frequency of occurrence of stone marten tracks was lower than that of red fox tracks in most natural and seminatural habitats (forests, parks, riparian areas). No relationship between the occurrence of the red fox and the stone marten was found. We speculate that the growth of the urban red fox numbers was driven by an increase in the national population as a result of anti-rabies vaccinations. In turn, the stone marten, being a synanthropic species, was present in the city centre from the beginning of the study, but it now occurs in a wider range of habitats.

only survive in cities but also take advantage of anthropogenic food sources and/or shelter, achieving higher population densities than are found under natural conditions (Bateman & Fleming, 2012). Two of the best examples of such urban adapters in European cities are the red fox (*Vulpes vulpes*) and the stone marten (*Martes foina*).

Foxes have inhabited urban habitats for at least a few centuries (Vuorisalo et al., 2014), although typical urban foxes have been recorded since the 1930s in Great Britain (Teagle, 1967), and later on have been found in many cities of Europe (Brosset, 1975; Christensen, 1985; Cignini & Riga, 1997; Page, 1981;

Pagh, 2008). Some urban fox populations are stable in numbers, but more often they gradually increase (Wilkinson & Smith, 2001), and in recent years, they have also colonized urban areas that were previously considered unsuitable for foxes (Scott et al., 2014). The urban history of stone martens is not so well described. Stone martens probably started to colonize European cities in the 1950s (Bissonette & Broekhuizen, 1995), but some cities might have been colonized even earlier (Dudaś et al., 2014). Its presence has been documented in a number of urban areas (Cavallini, 1992; Herr, 2008; Nicht, 1969; Pelikán et al., 1983; Tóth et al., 2009), although urban martens seem to be scarce or absent in some regions of Europe (Virgós & Casanovas, 1998; Virgós & García, 2002).

Despite the wide occurrence of urban carnivores, the reasons for their colonization of urban areas are poorly understood and the process is not fully described (Soulbury et al., 2010). Opportunistic predators may be encouraged to penetrate human settlements for the easily accessible and plentiful food sources (Harris & Rayner, 1986; Vuorisalo et al., 2014). Cities can also provide attractive resting and denning site habitats and infrastructure (Harris & Rayner, 1986; Herr et al., 2010; Marks & Bloomfield, 2006). Taking as an example the foxes colonizing the city of Zürich, Gloor et al. (2001) proposed two possible explanations for the colonization of urban areas. The first one, the population pressure hypothesis (PPH), assumes overcrowding in the non-urban population that drives migrating individuals to inhabit suboptimal habitats. In contrast, the urban island hypothesis (UIH) postulates that despite some unfavourable factors of urban habitats (like a wide spectrum of mortality factors, see Bateman & Fleming, 2012), predators can adapt to these conditions thanks to their behavioural plasticity and effective use of anthropogenic resources. In accordance with UIH, Evans et al. (2010) proposed a model of city colonization by wildlife that consists of three stages. In the first stage (arrival), a few individuals inhabit the most-natural habitats in suburbs. Then, in the second stage (adjustment), individuals from this new, small and fragmented population adapt to urban conditions and learn how to use urban resources. Subsequently, in the last stage (spread), the population grows in numbers and rapidly spreads across other urban habitats.

The extremely good availability of resources in cities can lead to significant changes in predators' behaviour. One of the most important features of urban carnivores is their higher population densities. Densities of urban red fox populations typically vary from 1.5 to 12 ind./km² (Adkins & Stott, 1998; Gloor, 2002; Harris, 1981; Kolb, 1984; Marks & Bloomfield, 1999), while in non-urban areas this rarely exceeds three ind./km² (Heydon et al., 2000; Kauhala et al., 2006; Keuling et al., 2011; Krauze-Gryz & Gryz, 2023; Panek & Bresiński, 2002; Sidorovich et al., 2006; Webbon et al., 2004). Similarly, urban stone marten population densities are roughly a few individuals per square kilometre (Herr et al., 2009; Nicht, 1969), which is a few times higher than in other environments (Balestrieri et al., 2021; Herrmann, 2004; Lachat Feller, 1993). Such high densities of fox populations are possible due to the decreased size of home ranges (Adkins & Stott, 1998; Doncaster & Macdonald, 1991; Kobryn et al., 2023) in combination with variable social group size and composition (Baker et al., 1998, 2000; Iossa

et al., 2009) and an adjustable mating system (Baker et al., 2004; Iossa et al., 2009). In the case of urban martens, the reasons are more elusive (they do not form social groups and their mating system remains stable), although their home ranges in cities tend to be smaller than those in rural areas (Herr, 2008) and they overlap more in rich habitats (Powell, 1994). Urban foxes use highly human-modified habitats like low- and medium-density housing, allotment gardens or industrial land (Gloor, 2002; Harris, 1981; Harris & Rayner, 1986; Kolb, 1985), seminatural greenery (Adkins & Stott, 1998; Gloor, 2002; Gossetink et al., 2003; Kobryn et al., 2023; Kolb, 1985) and natural vegetation areas (Adkins & Stott, 1998; Kobryn et al., 2023; White et al., 2006). The stone marten seems to use human-modified habitats and structures even more intensively than the fox (Dudaś et al., 2014; Goszczyński et al., 2007; Herr et al., 2010; Wereszczak & Zalewski, 2015), thus showing that it is better adapted to urban conditions (Dudaś et al., 2014).

Both predators have been present in Warsaw since at least the end of the nineteenth century, when foxes were noted only occasionally, but martens were found across the whole city area (Walecki, 1881). As Warsaw was almost completely destroyed during the Second World War, urban fauna probably also disappeared and recolonized the city in the following decades. Consequently, the recolonization of Warsaw by both these predatory species (marten and fox) and the development of these populations probably occurred at a similar time. After the war, the city was rebuilt; now, its area has increased by over 100 square kilometres, the number of city dwellers has increased by about 1.5 million, and more and more of the city area is being developed at the expense of green areas (Sudnik-Wójcikowska & Galera, 2011). In the 1970s, foxes occurred only in forests and riverside riparian forest on the outskirts of Warsaw. At the same time, except for forests in the boundary zone, martens additionally inhabited cemeteries and parks, even in central city districts (Goszczyński, 1979). As we presented in our recent study, in the following decades foxes inhabited the whole city area and gradually colonized various green areas from the city boundaries to the centre (Jackowiak et al., 2021). Similarly, martens have also spread into city habitats, although they consistently prefer cemeteries (Jobda & Goszczyński, 2011).

The aim of our study was to investigate the colonization of urban areas by two sympatric predator species that are widely distributed in Europe: the red fox and the stone marten. We compared density indices (i.e., the occurrence rate as based on snow tracking) of both predators in three periods: 1976–1978, 2005–2008 and 2015–2021. We assumed that in contrast to the first period, when the occurrence of both species in Warsaw was numerically and (especially in the case of the red fox) spatially limited (Goszczyński, 1979), the densities of both species would increase in the next two periods in line with the Evans et al.'s (2010) model of city colonization by wildlife. An important factor enabling population growth could be the development of built-up areas and increased availability of food waste (Contesse et al., 2004). We also investigated how the occurrence of these two predators varied between various habitats. We can expect that the highest occurrence rate in the first period would be observed in areas of natural vegetation,

in accordance with the city colonization model (Evans et al., 2010), and in the next periods it should rapidly increase across the whole city and in all habitat types as a result of predator adaptation to altered conditions (Gloor et al., 2001). In the third period, we can expect a predator density increase only in human-modified habitats as these presumably offer the richest resources. Moreover, it is assumed that the stone marten population increase will be less rapid than in the case of fox as it will be hindered by the abundant population of the latter. Foxes are known to negatively impact martens through interspecific killing or dietary competition (Lindström et al., 1995; Palomares & Caro, 1999; Storch et al., 1990). Thus, the stone marten is expected to use habitats occupied by red fox less frequently due to the risk of intraguild predation (Dudaš et al., 2014; Hernandez-Puentes et al., 2022; Palomares & Caro, 1999); instead, it will probably use more diverse habitats, including densely built-up areas (Dudaš et al., 2014), where buildings provide good shelter (Herr et al., 2010).

Materials and methods

Study area

The study was conducted in Warsaw (52°13'47" N 21°00'42" E), Poland's capital and most populous city (1 862 000 inhabitants, 3599 inhabitants/km²) (Statistical Office in Warsaw, 2023). Since the early 1970s, the area of Warsaw has expanded from 430 to 517 km² (Sudnik-Wójcikowska & Galera, 2011). The Vistula River divides the city into two parts. The western bank of the river is heavily anthropogenically transformed, while the eastern bank is mostly covered with preserved riparian forests, which constitute an important ecological corridor (Goszczyński, 1979; Romanowski, 2007).

The study area is characterized by a high proportion (63%) of green areas (Luniak et al., 1997). Forests, including nature reserves, constitute about 15% of the area and are located mainly on the outskirts of the city in its northern, eastern, south-eastern and southern parts and on the eastern side of the Vistula River. Open areas account for a large share of outlying districts, especially in the northern and southern parts of the city. Other green areas (parks, squares and botanical and zoological gardens) are located mostly in the central part of the city. Old city fortifications, residential gardens in low- and medium-density housing areas and industrial and ruderal areas are mainly located in peripheral districts. Allotment gardens and cemeteries are evenly distributed within the city. The remaining areas of Warsaw consist of compact urban developments in inner districts, while more dispersed housing is evenly distributed throughout the city and covers its largest part.

Data collection and analysis

Density estimation

Snow tracking, which is widely employed in assessment of the presence and density of carnivores (e.g., Goszczyński, 1989; Kauhala et al., 2006; Kojola et al., 2014; Krauze-Gryz & Gryz, 2023) (Fig. 1), was used to assess the density of red fox

and stone marten from November to February in three periods: I. in 1976–1978 (two winter seasons, J. Goszczyński, unpubl.), II. 2005–2008 (three winter seasons) and III. 2015–2021 (six winter seasons).

In many rural areas, stone marten co-exists with the sympatric pine marten (*Martes martes*) and their footprints may be sometimes mistaken (Sidorovich, 1999). Nevertheless, the pine marten generally avoids human-dominated landscapes (Werszczuk & Zalewski, 2015). As shown by Goszczyński (1979) and our own experience, pine marten is rare in Warsaw and occurs only in the biggest forest complexes on the outskirts. During our extensive camera trapping field work in 2018–2021, we collected over 600 000 photos from whole city area, with thousands of observed urban carnivores, but only in a few cases, pine marten was registered (M. Jackowiak, unpubl.). Thus, we assume that the obtained estimations reflect the occurrence of stone marten rather than pine marten.

Snow tracking was conducted 1–4 days after snowfall on linear transects of different lengths, divided into 100 m sections (total transect length was proportional to tracking area size), sparsely distributed in the tracking area. The number of fox/marten trails crossing each 100 m of transect was counted and then the track index was calculated (N tracks/100 m/24 h) (Goszczyński, 1979; Kauhala et al., 2006; Krauze-Gryz & Gryz, 2023). The number of trails counted was divided by the number of days that had passed since the last snowfall in order to adjust the number to 24 h after snowfall. On the basis of

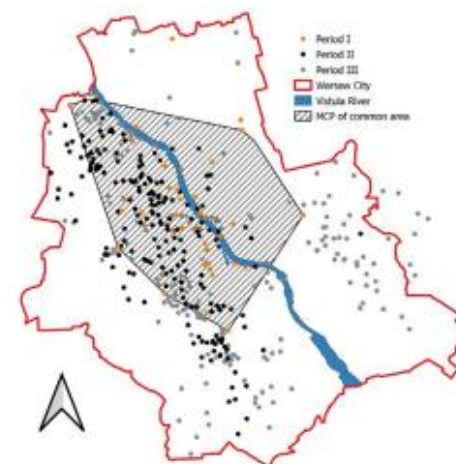


Figure 1 Distribution of transects (a dot shows the central point of a given transect) in Warsaw on which snow tracking was conducted in the three research periods. The minimum convex polygon (MCP) shows the area that was covered with snow tracking in all the three research periods: I. 1976–1978 (J. Goszczyński, unpublished), II. 2005–2008 and III. 2015–2021.

this track index, an absolute density was calculated (Table S1). The total transect length in the three periods was 1126.5 km and varied according to the season (Table 1). For each 100 m of transect, the surrounding habitat type was registered. Due to the very high heterogeneity of urban habitats, we decided to categorize habitats on the basis of field observation rather than map characteristics. The habitat types were allotment gardens, built-up areas, cemeteries, forests, open areas, parks, riparian forests and ruderal areas (Table 1).

In each season, the total transect length and transect length within given habitats depended on the duration of snow cover and the number of days when tracking was possible. However, the tracking was performed only when snow and weather conditions allowed the detection and identification of tracks. In view of this, for some habitats the total transect lengths varied in different periods. Moreover, on the basis of our experience,

we started to perform snow tracking from areas where human activity is typically the highest (like built-up areas or parks), to avoid the risk of obscuring tracks. In most seasons, four people simultaneously conducted the survey in as many locations as possible in various parts of the city. All field workers were similarly skilled and experienced in detecting and correctly identifying tracks. To ensure that data was comparable, within each period we performed snow tracking in the same areas as in the subsequent seasons. Nevertheless, data for the first and the second periods covered only part of the city, while in the third period snow tracking was done in most of the city.

Statistical analyses

The statistical analysis was based on animals' tracks (presence-absence data) of a given species during a certain tracking

Table 1 Habitat categories in which density of the red fox and the stone marten was assessed, with description and sampling effort in each study period

Habitat category	Description	Study period		
		1976–1978	2005–2008	2015–2021
		Total transect length [km]; min-max transect length [km]; number of tracking episodes ^a		
Allotment gardens	Small plots of land with small buildings (i.e., sheds, weekend accommodation) grouped together; used for non-commercial gardening and food plant cultivation, mostly managed by the Polish Allotment Federation	12.6; 0.6–1.8; 13	12.2; 0.1–1.0; 33	12.5; 0.1–1.4; 25
Built-up areas	Continuous urban fabric (buildings, roads and sealed areas cover most of the area; non-linear areas of vegetation and bare soil are rare); discontinuous urban fabric (a larger fraction of non-sealed and/or vegetated areas is included, i.e., gardens, planted areas)	1.6; 0.1–1.5; 2	48.0; 0.1–2.0; 119	79.5; 0.1–6.9; 141
Cemeteries	Official burial sites, incl. historical ones	18.7; 0.6–2.3; 12	50.8; 0.2–3.3; 54	82.7; 0.1–3.8; 52
Forests	All forest areas located within the city borders, including forest reserves and private forests, except for riparian forests at the Vistula river	66.2; 0.5–5.7; 26	32.2; 0.3–5.0; 17	381.2; 0.1–14.4; 137
Riparian	Riparian forests at the Vistula area between flood banks and other forests, located along watercourses and reservoirs in the city	20.3; 0.1–3.1; 14	7.4; 0.2–2.2; 12	14.9; 0.1–2.3; 16
Open areas ^b	Areas devoid of buildings and not covered with dense forest or shrub cover, covered with grass or herbaceous plants, with varying degrees of anthropogenic transformation and use; often used for agriculture	–	–	74.4; 0.1–6.2; 48
Parks	Urban parks and squares. Also parks surrounding historical buildings	32.0; 0.2–4.0; 26	39.1; 0.1–2.1; 73	85.1; 0.1–3.7; 97
Ruderal areas ^b	Road, railroad sites, old city fortifications and industrial areas (river port areas, construction sites, industrial plant areas, sewage treatment plants, heat and power plant areas)	–	23.7; 0.1–1.0; 70	30.9; 0.1–5.4; 25
Total		151.9; 0.1–5.7; 93	213.4; 0.1–5.0; 378	761.2; 0.1–14.4; 542

Data from 1976 to 1978 after J. Goszczyński, unpublished.

^aA tracking episode referred to tracking on a transect, in one location, in a defined habitat type and on a certain day (see Statistical analysis).

^bFor statistical analysis, open and ruderal areas were not included in models as they were not represented in all periods. Yet, these data were used to calculate absolute densities (Table S1).

episode. A tracking episode referred to tracking on a transect, in one location, in a defined habitat type and on a certain day. Thus, tracking episodes varied in length (Table 1). Comparisons of the frequency of occurrence of tracks of a given species (i.e., proportion of tracking episodes with the confirmed presence of red fox/stone marten) between the three periods were done only for the area in which snow tracking was performed in all three study periods (i.e., 1976–1978 (J. Goszczyński, unpubl.), 2005–2008, 2015–2021). For this reason, we adjusted an MCP (minimum convex polygon) in Quantum GIS (version 3.4.5.) to cover all study sites in all three periods (Fig. 1). For all statistical analysis, only habitats in which tracking was performed in all the periods were selected, therefore open and ruderal areas were not included in the models (Table 1). For the comparison between the three periods, we applied a generalized linear binary model where the presence of tracks was explained by study period (PERIOD), by habitat types in which snow tracking was performed (HABITAT) and by transect (i.e., the tracking episode) length (LENGTH). We performed a pairwise comparison with Bonferroni adjustment for comparison between periods. The analyses were performed separately for red fox and stone marten.

We also analysed factors influencing track occurrence frequency in given periods separately for the two species. In this analysis we used all data collected in the three periods (but only in the habitats in which tracking was performed in all three periods, Table 1). Finally, we built two generalized linear models with negative binomial distribution and the logit link function. In both models, the response variable was the presence of tracks of a given species. The explanatory variables for both species were distance to the city centre (distance between the centre of the transect and the central point of Warsaw, i.e., The Palace of Culture and Science – DISTANCE), attributed habitat type (HABITAT), transect length (LENGTH), study period (PERIOD) and two interactions: HABITAT*PERIOD and DISTANCE*PERIOD. We also added the presence of red fox tracks (FOX) to the stone marten track frequency model as an explanatory variable. Both models underwent a similar selection procedure based on Akaike information criterion (AIC) (Burnham & Anderson, 2002). We explored all possible combinations of the explanatory variables and compared them to the null model. We finally ranked the models according to the AIC values and used the highest ranked model, which was the one with the lowest AIC values (Table S2).

Results

The track occurrence frequency of the two species increased over time, but a significant difference was observed between periods I and II and between periods I and III. For the red fox, the frequency of track occurrence (i.e., the proportion of tracking episodes with confirmed fox presence) started from 0.04 in the first period, increased almost 15 times in the second period and again increased in the third period to 0.70. The increase between the second and the third study period was much smaller than between the first two periods and was statistically insignificant (Fig. 2). The frequency of track

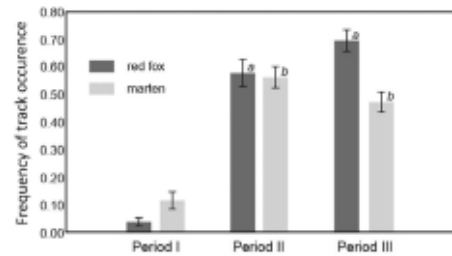


Figure 2 Frequency of track occurrence (i.e., the proportion of transects with confirmed presence of predators) of the red fox and the stone marten in the three research periods (I. 1976–1978 (Goszczyński, 1979), II. 2005–2008 and III. 2015–2021), assessed with the aid of snow tracking (number of tracking episodes was, respectively, 86, 240 and 252 in each period). Statistically similar mean values were marked with the same letter in the pairwise comparisons (between periods for a given species) with Bonferroni adjustments. Only data for the areas in which density estimations were performed in the three study periods (Fig. 1) were considered in the analysis.

occurrence of stone marten in the first period was higher than that of the fox (0.12) and showed almost a fivefold increase between the first and the second period (0.56 in the second period). In the last period, the track frequency was again lower, but the difference from the second period was statistically insignificant (Fig. 2).

Frequency of track occurrence of red fox was explained by all the variables and interactions included in the full model (Table S2). Track occurrence was dependent on habitat type (HABITAT), period of the study (PERIOD), but also transect length (LENGTH) and distance to the centre of the Warsaw City (DISTANCE). For both covariates (LENGTH and DISTANCE), the frequency of track occurrence increased along with the increase of the transect length or distance to city centre (Table S3). The distance to city centre (DISTANCE) was, however, dependent on the period of the study (PERIOD), as was shown in the interaction effect. The beta value of the coefficient for Period II was statistically higher than in Period III, i.e., the last period; also, the relationship between the frequency of fox tracks and the distance from the centre (DISTANCE) was weaker (Table S3).

Occupation of habitats by the red fox changed over time, i.e., between the study periods (Fig. 3). In the first period, this species was recorded only in forests and in riparian areas. No tracks were found in more human-dominated habitats (i.e., parks, cemeteries, allotment gardens or built-up areas). In the second period, the presence of the red fox was confirmed in all the studied habitats. Fox tracks were found again mainly in forests and riparian areas (where tracks were recorded most frequently), but also in all other studied habitats: allotment gardens, built-up areas, cemeteries and parks. In the last period (PERIOD III), the frequency of track occurrence was generally similar to that in the second period (Fig. 3). However, the

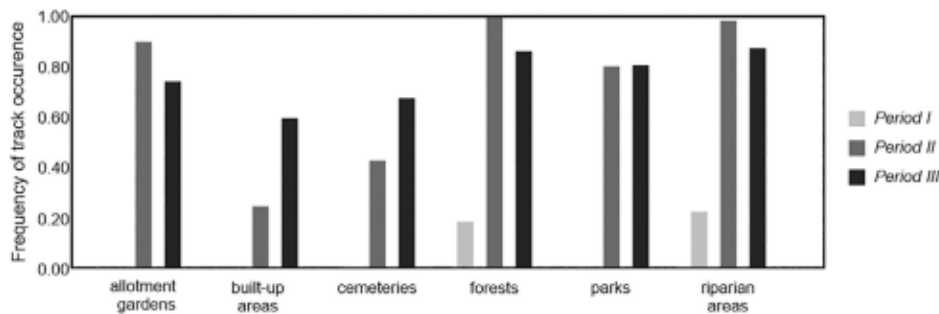


Figure 3 Habitat use by the red fox in Warsaw (marginal means in the generalized linear model) in the three research periods: I. 1976–1978 (Goszczyński, 1979), II. 2005–2008 and III. 2015–2021. Frequency of track occurrence (i.e., proportion of transects with the confirmed presence of predators) based on snow tracking on transects (the total transect lengths were respectively 151.9, 189.7 and 655.9 km in each period; number of tracking episodes was respectively 93, 298 and 469 in each period).

most distinct effect was the increase in track occurrence frequency between periods II and III in two habitat types: built-up areas and cemeteries (Fig. 3, Table S3).

The track occurrence frequency of stone marten presented generally similar patterns to that of the red fox. The model with all variables and interactions except for the presence of fox (FOX) was ranked highest (Table S2). A similar model for red fox effect of PERIOD and HABITAT, but also DISTANCE and LENGTH was observed. Also, the distance to the city centre and the track length positively influenced the frequency of track occurrence, but the main effect of DISTANCE was statistically not significant (Table S4). The distance to city centre (DISTANCE) was also dependent on the study period (PERIOD), as was shown in the interaction effect. The beta value of the coefficient in Period II was, however, statistically lower than in Period III, i.e., in the last period the relationship between the frequency of marten tracks and the distance from the centre (DISTANCE) was stronger (Table S4). Red fox presence did not influence stone marten presence.

Occupation of habitats by the stone marten changed over time, i.e., between the three study periods (Fig. 4). In the first period, this species was recorded in four of six habitat types: cemeteries, forests, parks and riparian. In second and third periods, the stone marten was recorded in all habitat types, but a statistically significant increase in the frequency of track occurrence was observed only for cemeteries (Fig. 4, Table S4). In general, the frequency of track occurrence of stone marten was lower than that of red fox in most natural and seminatural habitats (forests, parks, riparian) (Fig. 4).

Discussion

In the last 50 years, red fox and stone marten colonized the whole Warsaw area, inhabiting all urban habitats. We have shown that, in accordance with previous studies (Goszczyński, 1979; Jackowiak et al., 2021) and our expectations, in the

first study period these predators mostly occurred in areas of natural greenery and their density was very low. This seems to confirm the assumptions of the urban island hypothesis (UIH), namely that predators that are actively colonizing a city solely inhabit their natural habitat at first (Gloor et al., 2001). Then, after some adaptation time, the population should rapidly increase and other city areas (particularly human-modified ones) are colonized (Evans et al., 2010; Gloor et al., 2001; Wandeler et al., 2003). Indeed, in the two subsequent study periods, the density of both predators increased and they appeared in almost all city habitats. On the other hand, our data seems to support the population pressure hypothesis PPH (Gloor et al., 2001). The increase in the density of the red fox which we recorded in the second study period (i.e. the beginning of the 21st century) coincided with rabies epizootic eradication due to anti-rabies vaccination across the whole country (Flis & Rataj, 2018). This has caused the fox population to increase in Poland in recent decades (Goszczyński et al., 2008; Gryz & Krauze-Gryz, 2017; Panek & Bresiński, 2002). Moreover, the development of urban fox populations in continental Europe took place mostly between the 1960s and the 1980s, which correlates well with the disappearance of rabies (Delcourt et al., 2022). The first urban fox populations occurred in rabies-free countries (Goddard et al., 2012; Hudson et al., 2017), with generally large fox populations (Mathews et al., 2018; Stobo-Wilson et al., 2022). Even in Great Britain, where urban fox populations were first observed, they primarily colonized urban areas in regions where rural populations were bigger and they did not appear in many cities and towns until the 1980s (Wilkinson & Smith, 2001). Also, urban foxes are not totally separated from rural ones as urban populations can be regularly supplemented by extra-urban migrants (Harris & Trehwella, 1988; Wandeler et al., 2003). The degree of city inhabitation by these two predators was different in the first period. Despite its low population density, the stone marten

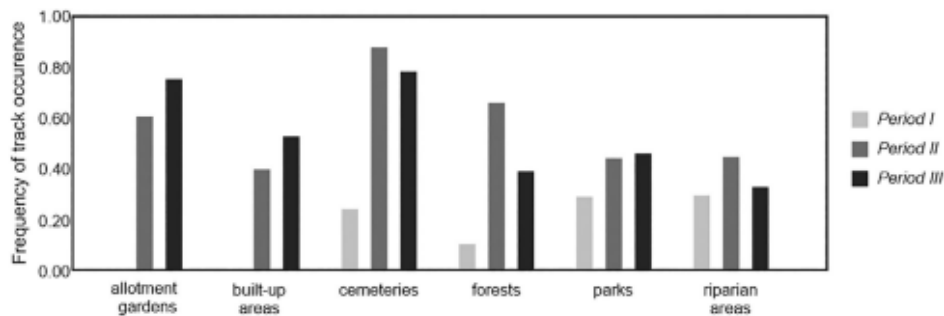


Figure 4 Habitat use by the stone marten in Warsaw (marginal means in the generalized linear model) in the three research periods: I. 1976–1978 (Goszczyński, 1979), II. 2005–2008 and III. 2015–2021. Frequency of track occurrence (i.e., the proportion of transects with the confirmed presence of predators) based on snow tracking on transects (the total transect lengths were, respectively, 151.9, 189.7 and 655.9 km in each period; number of tracking episodes were, respectively, 93, 298 and 469 in each period).

appeared in a wider city area and in a higher number of habitats than the red fox. It is possible that both species' colonization of Warsaw started at different times. Stone marten could have colonized urban areas earlier than fox (Dudaś et al., 2014). This species is better adapted to human-modified areas (Dudaś et al., 2014) and uses human-modified areas more often and more willingly (Wereszczuk & Zalewski, 2015). The space use of urban stone martens suggests a connection between inter- and extra-urban populations (Herr et al., 2009).

The high frequency of occurrence of red fox tracks in natural habitats in Warsaw points to their avoidance of people and explains their relatively low density across the whole city. In contrast, in one of the first studies of urban foxes carried in Bristol, UK, fox densities were much higher than in natural areas and foxes had already been recorded in built-up areas (Harris, 1981). Possibly, in our case we recorded the moment when foxes started to spread across the city, while in the UK the population was already well developed. Nevertheless, in the UK almost 20 years later the species density was over four times greater (Baker et al., 2001), which suggests that the Warsaw population may also develop further. Such a colonization process of a city that starts from natural (forest) habitats has not been described in other studies.

In the last period, the frequency of fox track occurrence remained highest in forests. Although foxes avoid densely built-up areas (Dudaś et al., 2014; Kimmig et al., 2020), the typical urban fox habitat preference includes sparsely built-up areas, parklands, allotments, industrial land, or railway areas (e.g. Baker et al., 2001; Gloor, 2002; Kolb, 1985). Other habitats were rarely penetrated by foxes, for which there could be two main reasons. First, red foxes may carry rabies (in the last 2 years, there were 140 confirmed rabies cases in Warsaw and in its closest vicinity (Mazovian Voivodeship Veterinary Inspectorate, 2022)). Due to fear of rabies, foxes that get close to humans are driven away rather than offered food. Second, access to allotment or residential gardens in Warsaw may be limited due to high levels of human activity in such areas,

numerous dogs and the small size of these gardens. In Wrocław, in south-western Poland, foxes mostly tend to inhabit areas where human population density is lowest (Dudaś et al., 2014), which indicates avoidance of humans. Also small gardens partitioned by numerous fences affect foxes' home range size and its utilization (Tolhurst et al., 2020).

In the 1970s, the stone marten inhabited only forests, parks and cemeteries, but in the second period it colonized all habitat types. The frequency of occurrence of marten tracks was clearly highest in cemeteries. This species was already found in all Warsaw cemeteries, which were checked for the presence of the stone marten in 2007/2008 (Jasińska & Goszczyński, 2011). Cemeteries may be characterized by very high abundance of small rodents (Babińska-Werka et al., 1979), an important food source for martens (Posuszny et al., 2007). In the third period, the stone marten seemed to use available habitats in a similar proportion as in the second period. Its occurrence was still highest in cemeteries, yet differences between the intensity of use of various habitats were smaller. Interestingly, during the third period, human-modified areas (allotment gardens, built-up areas, cemeteries) were much intensively used by stone marten than more-natural ones. Allotment gardens may offer hideouts as human presence there is limited to the daytime and warm months. At the same time, the numerous fruit plants in these gardens are important for martens in summer-autumn and may serve as a plentiful food source (Posuszny et al., 2007). Built-up areas, which offer a lot of potential shelters and are frequently used by martens in urban areas (Herr et al., 2010), were also used, yet less frequently than the two aforementioned habitats. Stone martens are treated as pests, thus they are heavily persecuted and driven away from buildings using various measures. This may potentially reduce the availability of buildings to martens and inhibit further population growth.

Interestingly, both species showed different habitat use in Warsaw. The red foxes' tracks were much easier to record in more natural habitats and at a greater distance from the city

centre, while the stone marten population density was higher in human-modified habitats and they were more often found in areas closer to the city centre. Similar results were obtained in another Polish city, Wrocław, where red foxes were recorded closer to the city borders than expected, while martens were found to live closer to the city centre and in much more anthropogenic habitats than foxes (Duduś et al., 2014). Foxes' avoidance of central city areas is also known from other cities (Harris & Rayner, 1986; Robinson & Marks, 2001; Tsukada et al., 2000) and was also observed in Warsaw during our recent study (Jackowiak et al., 2021). Moreover, the stone marten seems to be better adapted to urban living as it uses urban resources more effectively, especially anthropogenic shelters (Bateman & Fleming, 2012; Duduś et al., 2014; Herr et al., 2010).

The potential competition between both these predator species is not without significance. Although our research did not find a statistically significant effect of foxes on the occurrence of marten tracks, this may be the result of the influence of the period effect (change of the frequency of track occurrence with time) and other more important variables in the model (e.g., distance to city centre). These two species' avoidance of each other has been reported by a previous study (Hernandez-Puentes et al., 2022). Usually, due to intraguild predation, the red fox negatively affects martens (Lindström et al., 1995; Storch et al., 1990) and stone martens' avoidance of foxes has been observed (Hernandez-Puentes et al., 2022). Also in the city of Wrocław, the risk of intraguild predation significantly affected the stone marten's habitat selection (Duduś et al., 2014).

Conclusion

In this study we have documented a long-term process of development of urban populations of two medium-sized carnivores: red fox and stone marten. The driving factors behind the population growth of these two species seemed to be different. The urban population of the red fox increased more dynamically: this species first colonized Warsaw's natural habitats and gradually inhabited those that are more transformed by human activity, but it is still most abundant in less human-affected habitats. The main factor responsible for the population growth was possibly an increase of the national red fox population thanks to anti-rabies vaccinations. The stone marten was present in the city centre from the very beginning of the study and its population increased much less dynamically. It is difficult to predict the development of these two populations in the future. They may adjust to changing conditions thanks to their behavioural plasticity, thus spreading further across the city and increasing in density. On the other hand, the human-driven processes that are changing the city (like decreasing availability of green areas due to property development, demolition or extensive modernisation of buildings) but also the negative attitudes of Warsaw citizens (fear of rabies and property damage) may be too challenging for the studied predators. Monitoring of urban predator populations is critical to prevent human-wildlife conflict and to prevent epizootics and the spread of zoonotic diseases.

Acknowledgements

We would like to thank Marta Jobda, who helped with the fieldwork. We dedicate this paper to the pioneer of medium-sized carnivore research in Warsaw and central Poland, the late professor Jacek Goszczyński, who initiated this research.

Author contributions

D.K.-G., J.G., K.D.J. conceived the idea and set up the study framework, M.J. further developed the study scope. D.K.-G., M.J., J.G. and K.D.J. did the field work. M.J. prepared the data for analysis. D.K. held the statistical analysis and prepared figures. D.K.-G. and M.J. led the writing. D.K., J.G. and K.D.J. reviewed the manuscript. All authors contributed significantly to the revision of the draft and gave final approval for publication.

Conflict of interest

All authors agree with the contents of the manuscript and approved the submitted version of the manuscript. No conflict of interest to be declared.

Data availability statement

Data can be obtained on request from the author.

References

- Adkins, C. A., & Stott, P. (1998). Home ranges, movements and habitat associations of red foxes *Vulpes vulpes* in suburban Toronto, Ontario, Canada. *Journal of Zoology*, **244**, 335–346.
- Alvey, A. A. (2006). Promoting and preserving biodiversity in the urban forest. *Urban Forestry & Urban Greening*, **5**, 195–201.
- Babińska-Werka, J., Gliwicz, J., & Goszczyński, J. (1979). Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. II. Habitats of the striped-field mouse in town. *Acta Theriologica*, **24**, 405–415.
- Baker, P., Newman, T., & Harris, S. (2001). Bristol's foxes – 40 years of change. *British Wildlife*, **12**, 411–417.
- Baker, P. J., Funk, S. M., Bruford, M. W., & Harris, S. (2004). Polygyny in a red fox population: Implications for the evolution of group living in canids? *Behavioral Ecology*, **15**, 766–778.
- Baker, P. J., Funk, S. M., Harris, S., & White, P. C. (2000). Flexible spatial organization of urban foxes, *Vulpes vulpes*, before and during an outbreak of sarcoptic mange. *Animal Behaviour*, **59**, 127–146.
- Baker, P. J., Robertson, C. P., Funk, S. M., & Harris, S. (1998). Potential fitness benefits of group living in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Animal Behaviour*, **56**, 1411–1424.
- Balestrieri, A., Mosini, A., Fonda, F., Piana, M., Tirozzi, P., Ruiz-González, A., Capelli, E., Vergara, M., Chueca, L. J.,

- Chiatante, G., & Movalli, C. (2021). Spatial ecology of the stone marten in an alpine area: Combining camera-trapping and genetic surveys. *Mammal Research*, **66**, 267–279.
- Bateman, P. W., & Fleming, P. A. (2012). Big city life: Carnivores in urban environments. *Journal of Zoology*, **287**, 1–23.
- Bissonette, J. A., & Broekhuizen, S. (1995). *Martes* populations as indicators of habitat spatial patterns: The need for a multiscale approach. In W. Z. Lidicker (Ed.), *Landscape approaches in mammalian ecology and conservation* (pp. 95–121). University of Minnesota Press.
- Brosset, A. (1975). Régime alimentaire d'une population suburbaine de renards au cours d'un cycle annuel. *Revue d'Ecologie (La Terre et La Vie)*, **1**, 20–30.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach* (2nd ed.). Springer.
- Cavallini, P. (1992). The stone marten *Martes foina* in Siena, Italy. *Small Carnivore Conservation*, **7**, 7.
- Christensen, H. V. (1985). Urban fox population in Oslo. *Revue d'Ecologie (La Terre et La Vie)*, **40**, 185–186.
- Cignini, B., & Riga, F. (1997). Red fox sightings in Rome. *Hystrix, The Italian Journal of Mammalogy*, **9**, 71–74.
- Contesse, P., Hegglin, D., Gloor, S., Bontadina, F., & Deplazes, P. (2004). The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) in the city of Zurich, Switzerland. *Mammalian Biology*, **69**, 81–95.
- Delcourt, J., Brochier, B., Delvaux, D., Vangeluwe, D., & Poncin, P. (2022). Fox *Vulpes vulpes* population trends in Western Europe during and after the eradication of rabies. *Mammal Review*, **52**, 343–359.
- Doncaster, C. P., & Macdonald, D. W. (1991). Drifting territoriality in the red fox *Vulpes vulpes*. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 423–439.
- Dudaś, L., Zalewski, A., Koziol, O., Jakubiec, Z., & Król, N. (2014). Habitat selection by two predators in an urban area: The stone marten and red fox in Wrocław (SW Poland). *Mammalian Biology*, **79**, 71–76.
- Evans, K. L., Hatchwell, B. J., Parnell, M., & Gaston, K. J. (2010). A conceptual framework for the colonisation of urban areas: The blackbird *Turdus merula* as a case study. *Biological Reviews*, **85**, 643–667.
- Flis, M., & Rataj, B. (2018). Epizootic situation of rabies after 16 years of prophylactic vaccination of free-living foxes in Poland. *Życie Weterynaryjne*, **93**, 312–314.
- Francis, R. A., & Chadwick, M. A. (2012). What makes a species synurbic? *Applied Geography*, **32**, 514–521.
- Gloor, S. (2002). *The rise of urban foxes (Vulpes vulpes) in Switzerland and ecological and parasitological aspects of a population in the recently colonised city of Zurich*. PhD thesis, University of Zurich.
- Gloor, S., Bontadina, F., Hegglin, D., Deplazes, P., & Breitenmoser, U. (2001). The rise of urban fox populations in Switzerland. *Mammalian Biology*, **66**, 155–164.
- Goddard, A. D., Donaldson, N. M., Horton, D. L., Kosmider, R., Kelly, L. A., Sayers, A. R., Breed, A. C., Freuling, C. M., Müller, T., Shaw, S. E., Hallgren, G., Fooks, A. R., & Snary, E. L. (2012). A quantitative release assessment for the noncommercial movement of companion animals: Risk of rabies reintroduction to the United Kingdom. *Risk Analysis*, **32**, 1769–1783.
- Gosselink, T. E., van Deelen, T. R., Warner, R. E., & Joselyn, M. G. (2003). Temporal habitat partitioning and spatial use of coyotes and red foxes in east-central Illinois. *Journal of Wildlife Management*, **67**, 90–103.
- Goszczyński, J. (1979). Penetration of mammals over urban green spaces in Warsaw. *Acta Theriologica*, **24**, 417–419.
- Goszczyński, J. (1989). Spatial distribution of red foxes *Vulpes vulpes* in winter. *Acta Theriologica*, **34**, 361–372.
- Goszczyński, J., Misiorska, M., & Juszko, S. (2008). Changes in the density and spatial distribution of red fox dens and cub numbers in central Poland following rabies vaccination. *Acta Theriologica*, **53**, 121–127.
- Goszczyński, J., Posłuszny, M., Pilot, M., & Gralak, B. (2007). Patterns of winter locomotion and foraging in two sympatric marten species: *Martes martes* and *Martes foina*. *Canadian Journal of Zoology*, **85**, 239–249.
- Gryz, J., & Krauze-Gryz, D. (2017). Dynamics of red fox population in Białowieża primeval Forest in the years 1981–2016. *Sylvan*, **161**, 328–333.
- Gryz, J., & Krauze-Gryz, D. (2018). Influence of habitat urbanisation on time of breeding and productivity of tawny owl (*Strix aluco*). *Polish Journal of Ecology*, **66**, 153–161.
- Harris, S. (1981). An estimation of the number of foxes (*Vulpes vulpes*) in the city of Bristol, and some possible factors affecting their distribution. *Journal of Applied Ecology*, **18**, 455–465.
- Harris, S., & Rayner, J. M. V. (1986). Urban fox (*Vulpes vulpes*) population estimates and habitat requirements in several British cities. *Journal of Animal Ecology*, **55**, 575–591.
- Harris, S., & Trehwella, W. J. (1988). An analysis of some of the factors affecting dispersal in an urban fox (*Vulpes vulpes*) population. *Journal of Applied Ecology*, **25**, 409–422.
- Hernandez-Puentes, C., Torre, I., & Vilella, M. (2022). Spatio-temporal interactions within a Mediterranean community of mesocarnivores. *Mammalian Biology*, **102**, 357–373.
- Herr, J. (2008). *Ecology and behaviour of urban stone martens (Martes foina) in Luxembourg*. PhD thesis, University of Sussex.
- Herr, J., Schley, L., Engel, E., & Roper, T. J. (2010). Den preferences and denning behaviour in urban stone martens (*Martes foina*). *Mammalian Biology*, **75**, 138–145.
- Herr, J., Schley, L., & Roper, T. J. (2009). Socio-spatial organization of urban stone martens. *Journal of Zoology*, **277**, 54–62.
- Herrmann, M. (2004). *Steinmarder in unterschiedlichen Lebensräumen – Ressourcen, räumliche und soziale Organisation* (1st ed.). Laurenti.
- Heydon, M. J., Reynolds, J. C., & Short, M. J. (2000). Variation in abundance of foxes (*Vulpes vulpes*) between three regions

- of rural Britain, in relation to landscape and other variables. *Journal of Zoology*, **251**, 253–264.
- Hudson, E. G., Brookes, V. J., & Ward, M. P. (2017). Assessing the risk of a canine rabies incursion in northern Australia. *Frontiers in Veterinary Science*, **4**, 141.
- Iossa, G., Soulsbury, C. D., Baker, P. J., Edwards, K. J., & Harris, S. (2009). Behavioral changes associated with a population density decline in the facultatively social red fox. *Behavioral Ecology*, **20**, 385–395.
- Jackowiak, M., Gryz, J., Jasińska, K., Brach, M., Bolibok, L., Kowal, P., & Krauze Gryz, D. (2021). Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976–2019. *Scientific Reports*, **11**, 13931.
- Jasińska, K., & Goszczyński, J. (2011). The occurrence of mammals in Warsaw cemeteries. In P. Indykiewicz, L. Jerzak, J. Böhner, & B. Kavanagh (Eds.), *Urban Fauna. Studies of animal biology, ecology and conservation in European cities* (pp. 533–542). Uniwersytet Przyrodniczo-Technologiczny.
- Jasińska, K. D., Jackowiak, M., Gryz, J., Bijak, S., Szyk, K., & Krauze-Gryz, D. (2021). Habitat-related differences in winter presence and spring–summer activity of roe deer in Warsaw. *Forests*, **12**, 970.
- Jobda, M., & Goszczyński, J. (2011). Synurbization processes in the Warszawa population of stone martens. In P. Indykiewicz, L. Jerzak, J. Böhner, & B. Kavanagh (Eds.), *Urban Fauna. Studies of animal biology, ecology and conservation in European cities* (pp. 543–552). Uniwersytet Przyrodniczo-Technologiczny.
- Kauhala, K., Holmala, K., Lammers, W., & Schregel, J. (2006). Home ranges and densities of medium-sized carnivores in south-east Finland, with special reference to rabies spread. *Acta Theriologica*, **51**, 1–13.
- Keuling, O., Greiser, G., Grauer, A., Strauß, E., Bartel–Steinbach, M., Klein, R., Wenzelides, L., & Winter, A. (2011). The German wildlife information system (WILD): Population densities and den use of red foxes (*Vulpes vulpes*) and badgers (*Meles meles*) during 2003–2007 in Germany. *European Journal of Wildlife Research*, **57**, 95–105.
- Kimmig, S. E., Beninde, J., Brandt, M., Schleimer, A., Kramer-Schadt, S., Hofer, H., Bömer, K., Schulze, C., Wittstatt, U., Heddergott, M., Halczyk, T., Staubach, C., & Frantz, A. C. (2020). Beyond the landscape: Resistance modelling infers physical and behavioural gene flow barriers to a mobile carnivore across a metropolitan area. *Molecular Ecology*, **29**, 466–484.
- Kobryn, H. T., Swinhoe, E. J., Bateman, P. W., Adams, P. J., Shephard, J. M., & Fleming, P. A. (2023). Foxes at your front door? Habitat selection and home range estimation of suburban red foxes (*Vulpes vulpes*). *Urban Ecosystems*, **26**, 1–17.
- Kojala, I., Helle, P., Heikkinen, S., Lindén, H., Paasivaara, A., & Wikman, M. (2014). Tracks in snow and population size estimation: The wolf *Canis lupus* in Finland. *Wildlife Biology*, **20**, 279–284.
- Kolb, H. H. (1984). Factors affecting the movements of dog foxes in Edinburgh. *Journal of Applied Ecology*, **21**, 161–173.
- Kolb, H. H. (1985). Habitat use by foxes in Edinburgh. *Revue d'Ecologie (La Terre et La Vie)*, **40**, 139–143.
- Krauze-Gryz, D., & Gryz, J. (2023). Den-dwelling carnivores in Central Poland: Long-term trends in abundance and productivity. *Diversity*, **15**, 32.
- Lachat Feller, N. (1993). *Eco-éthologie de la fouine (Martes foina Erxleben, 1777) dans le Jura suisse*. PhD thesis, Université de Neuchâtel.
- Lesiński, G., Gryz, J., Krauze-Gryz, D., & Stolarz, P. (2021). Population increase and synurbization of the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* in some wooded areas of Warsaw agglomeration, Poland, in the years 1983–2018. *Urban Ecosystems*, **24**, 481–489.
- Lindström, E. R., Brainerd, S. M., Helldin, J. O., & Overskaug, K. (1995). Pine marten — Red fox interactions: A case of intraguild predation? *Annales Zoologici Fennici*, **32**, 123–130.
- Luniak, M., Kozłowski, P., & Nowicki, W. (1997). Magpie *Pica pica* in Warsaw—Abundance, distribution and changes in its population. *Acta Ornithologica*, **32**, 77–86.
- Marks, C. A., & Bloomfield, T. E. (1999). Distribution and density estimates for urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Melbourne: Implications for rabies control. *Wildlife Research*, **26**, 763–775.
- Marks, C. A., & Bloomfield, T. E. (2006). Home-range size and selection of natal den and diurnal shelter sites by urban red foxes (*Vulpes vulpes*) in Melbourne. *Wildlife Research*, **33**, 339–347.
- Mathews, F., Kubsiewicz, L. M., Gurnell, J., Harrower, C. A., McDonald, R. A., & Shore, R. F. (2018). *A review of the population and conservation status of British mammals: Technical summary. A report by the mammal society under contract to Natural England, Natural Resources Wales and Scottish Natural Heritage*. Natural England.
- Nicht, M. (1969). Ein Beitrag zum Vorkommen des Steinmarders, *Martes foina* (Erxleben 1770), in der Großstadt (Magdeburg). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, **15**, 1–6.
- Page, R. J. C. (1981). Dispersal and population density of the fox (*Vulpes vulpes*) in an area of London. *Journal of Zoology*, **194**, 485–491.
- Pagh, S. (2008). The history of urban foxes in Aarhus and Copenhagen, Denmark. *Lutra*, **51**, 51–55.
- Palomares, F., & Caro, T. M. (1999). Interspecific killing among mammalian carnivores. *The American Naturalist*, **153**, 492–508.
- Panek, M., & Bresiński, W. (2002). Red fox *Vulpes vulpes* density and habitat use in a rural area of western Poland in the end of 1990s, compared with the turn of 1970s. *Acta Theriologica*, **47**, 433–442.
- Pelikan, J., Zejda, J., & Homolka, M. (1983). Mammals in the urban agglomeration of Brno. *Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemoslovacae Brno*, **17**, 1–49.
- Posłuszny, M., Pilot, M., Goszczyński, J., & Gralak, B. (2007). Diet of sympatric pine marten (*Martes martes*) and stone marten (*Martes foina*) identified by genotyping of DNA from faeces. *Annales Zoologici Fennici*, **44**, 269–284.

- Powell, R. A. (1994). Structure and spacing of *Martes* populations. In S. Buskirk, A. S. Harestad, M. G. Raphael, & R. A. Powell (Eds.), *Martens, sables and fishers – biology and conservation* (pp. 101–121). Cornell University Press.
- Ritzel, K., & Gallo, T. (2020). Behavior change in urban mammals: A systematic review. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **8**, 576665.
- Robinson, N. A., & Marks, C. A. (2001). Genetic structure and dispersal of red foxes (*Vulpes vulpes*) in urban Melbourne. *Australian Journal of Zoology*, **49**, 589–601.
- Romanowski, J. (2007). Vistula River valley as the ecological corridor for mammals. *Polish Journal of Ecology*, **55**, 805–819.
- Scott, D. M., Berg, M. J., Tolhurst, B. A., Chauvenet, A. L., Smith, G. C., Neves, K., Lochhead, J., & Baker, P. J. (2014). Changes in the distribution of red foxes (*Vulpes vulpes*) in urban areas in Great Britain: Findings and limitations of a media-driven nationwide survey. *PLoS One*, **9**, e99059.
- Shochat, E., Warren, P. S., Faeth, S. H., McIntyre, N. E., & Hope, D. (2006). From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 186–191.
- Sidorovich, V. E. (1999). How to identify mustelid tracks. *Small Carnivore Conservation*, **20**, 22–27.
- Sidorovich, V. E., Sidorovich, A. A., & Izotova, I. V. (2006). Variations in the diet and population density of the red fox *Vulpes vulpes* in the mixed woodlands of northern Belarus. *Mammalian Biology*, **71**, 74–89.
- Soulsbury, C. D., Baker, P. J., Iossa, G., & Harris, S. (2010). Red foxes (*Vulpes vulpes*). In S. D. Gehrt, S. P. D. Riley, & B. L. Cypher (Eds.), *Urban carnivores. Ecology, conflict and conservation* (pp. 63–75). The Johns Hopkins University Press.
- Statistical Office in Warsaw. (2023). *Statistical yearbook of Warsaw*. Central Statistical Office.
- Stobo-Wilson, A. M., Murphy, B. P., Legge, S. M., Caceres-Escobar, H., Chapple, D. G., Crawford, H. M., Dawson, S. J., Dickman, C. R., Doherty, T. S., Fleming, P. A., Garnett, S. T., Gentle, M., Newsome, T. M., Palmer, R., Rees, M. W., Ritchie, E. G., Speed, J., Stuart, J.-M., Suarez-Castro, A. F., ... Woinarski, J. C. Z. (2022). Counting the bodies: Estimating the numbers and spatial variation of Australian reptiles, birds and mammals killed by two invasive mesopredators. *Diversity and Distributions*, **28**, 976–991.
- Storch, I., Lindström, E., & de Jonghe, J. (1990). Diet and habitat selection of the pine marten in relation to competition with the red fox. *Acta Theriologica*, **35**, 311–320.
- Sudnik-Wójcikowska, B., & Galera, H. (2011). Warsaw. In J. G. Kelcey & N. Müller (Eds.), *Plants and habitats of European cities* (pp. 499–545). Springer.
- Teagle, W. G. (1967). The fox in the London suburbs. *London Naturalist*, **46**, 44–68.
- Tolhurst, B. A., Baker, R. J., Cagnacci, F., & Scott, D. M. (2020). Spatial aspects of gardens drive ranging in urban foxes (*Vulpes vulpes*): The resource dispersion hypothesis revisited. *Animals*, **10**, 1167.
- Tóth, M., Bárány, A., & Kis, R. (2009). An evaluation of stone marten (*Martes foina*) records in the city of Budapest, Hungary. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **55**, 199–209.
- Tsukada, H., Morishima, Y., Nonaka, N., Oku, Y., & Kamiya, M. (2000). Preliminary study of the role of red foxes in *Echinococcus multilocularis* transmission in the urban area of Sapporo, Japan. *Parasitology*, **120**, 423–428.
- Virgós, E., & Casanovas, J. (1998). Distribution patterns of the stone marten (*Martes foina* Erxleben, 1777) in Mediterranean mountains of central Spain. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, **63**, 193–199.
- Virgós, E., & Garcia, F. J. (2002). Patch occupancy by stone martens *Martes foina* in fragmented landscapes of central Spain: The role of fragment size, isolation and habitat structure. *Acta Oecologica*, **23**, 231–237.
- Vuorisalo, T., Talvitie, K., Kauhala, K., Bläuer, A., & Lahtinen, R. (2014). Urban red foxes (*Vulpes vulpes* L.) in Finland: A historical perspective. *Landscape and Urban Planning*, **124**, 109–117.
- Walecki, A. (1881). Fauna zwierząt ssących Warszawy i jej stosunek do fauny całego kraju. *Pamiętnik Fizyograficzny*, **1**, 268–291.
- Wandeler, P., Funk, S. M., Lurgiader, C. R., Gloor, S., & Breitenmoser, U. (2003). The city-fox phenomenon: Genetic consequences of a recent colonization of urban habitat. *Molecular Ecology*, **12**, 647–656.
- Webb, C. C., Baker, P. J., & Harris, S. (2004). Faecal density counts for monitoring changes in red fox numbers in rural Britain. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 768–779.
- Wereszczak, A., & Zalewski, A. (2015). Spatial niche segregation of sympatric stone marten and pine marten—avoidance of competition or selection of optimal habitat? *PLoS One*, **10**, e0139852.
- White, J. G., Gubiani, R., Smallman, N., Snell, K., & Morton, A. (2006). Home range, habitat selection and diet of foxes (*Vulpes vulpes*) in a semi-urban riparian environment. *Wildlife Research*, **33**, 175–180.
- Wilkinson, D., & Smith, G. C. (2001). A preliminary survey for changes in urban fox (*Vulpes vulpes*) densities in England and Wales, and implications for rabies control. *Mammal Review*, **31**, 107–110.

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Table S1. The red fox and the stone marten density in various habitats in three study periods in Warsaw.

Table S2. Ranking of the models (the five highest ranked and null model) explaining presence of tracks of the red fox and the stone marten in three study periods (ΔAIC – AIC differences, ω_i – Akaike weights, *Rank* – rank of the models based on AIC values; bolded text in the row indicates chosen model).

Table S3. Effects of habitat type (HABITAT), period of the study (PERIOD), distance to the central point in Warsaw, i.e. The Palace of Culture and Science (DISTANCE), transect length (LENGTH) and interactions: HABITAT*PERIOD and DISTANCE*PERIOD on the red fox track presence generalized linear binary model; *reference category.

Table S4. Effects of habitat type (HABITAT), period of the study (PERIOD), distance to the central point in Warsaw, i.e.

The Palace of Culture and Science (DISTANCE), transect length (LENGTH) and interactions: HABITAT*PERIOD and DISTANCE*PERIOD on the stone marten track presence generalized linear binary model; *redundant category. Variable FOX was excluded from the model during model selection procedure.

An absolute predator density assessment

We based the statistical analysis on track frequency and not on track density to minimize the error that occurs when calculating the density of predators based on the presented assumptions. However, in this Supplementary material 1, we provide an assessment of both predators density in each period in the whole city and in specified habitats.

Methods

An absolute density of the two carnivores in Warsaw were calculated by using FMP (Formozov-Malyshov-Pereleshin) formula (Stephens et al., 2006), which was proved to be useful and reliable method of animal density estimation, resistant to specific movement pattern (Keeping & Pelletier, 2014). The formula based on tracking index and has a form:

$$D (N \text{ ind./100 ha}) = 1.57 \times (N \text{ tracks/km/24 hrs})/DMD,$$

where D stands for density, 1.57 is a constant value and DMD indicates the daily movement distance. 1.57, in original $\pi/2$, is an average length of animal track within a square of side = 1, in assumption that each square side is crossing once. The DMD values were 13.8 km for foxes and 6.8 km as calculated for central Poland by Goszczyński (1989).

Results

The density of both predator species varied between the study periods, as well as between habitats in each study period. The lowest density of red fox and stone marten was noted in period I, when it was about 0.1 (± 0.1) ind./km² for both species. Red fox density increased to 0.6 (± 0.5) ind./km² during period II and to 0.9 (± 0.4) ind./km² during period III. In the same time, marten density increased to 0.6 (± 0.9) ind./km² in period II and decreased to 0.3 (± 0.4) ind./km² in period III.

The red fox density increased in period II in each habitat, with the highest values in allotment gardens, forests and riparian areas (1.2-1.4 ind./km²) and the lowest in built-up areas and parks (0.1-0.4 ind./km²). In period III, they remained stable in most of habitats, but they noticeably decreased in allotment gardens (to 0.5 ind./km²) and increased in ruderal areas (to 1.3 ind./km²). Stone marten density remained stable or increased in all habitats, with the most rapid growth in allotment gardens and cemeteries (to 1.2 and 2.5 ind./km² respectively). Marten densities in period III were stable in comparison with period II, but they decreased in allotment gardens and cemeteries (Table S1).

Table S1. The red fox and the stone marten density in various habitats in three study periods in Warsaw.

habitat	period I (1976-1978)		period II (2005-2008)		period III (2015-2021)	
	red fox	stone marten	red fox	stone marten	red fox	stone marten
allotment gardens	-	-	1.2	1.2	0.5	0.8
built-up areas	-	-	0.1	0.2	0.4	0.3

cemeteries	-	0.1	0.6	2.5	0.4	1.2
forests	0.2	0.2	1.4	0.2	1.2	0.2
open areas	-	-	-	-	1.0	0.1
parks	-	0.2	0.4	0.2	0.5	0.3
riparian	0.2	0.1	1.4	0.2	1.5	0.4
ruderals	-	-	0.8	0.4	1.3	0.2
overall	0.1	0.1	0.6	0.6	0.9	0.3
(±SD)	(±0.1)	(±0.1)	(±0.5)	(±0.9)	(±0.1)	(±0.4)

References

- Goszczinski, J. (1989). Spatial distribution of red foxes *Vulpes vulpes* in winter. *Acta Theriologica*, 34, 361–372.
- Keeping, D., & Pelletier, R. (2014). Animal density and track counts: understanding the nature of observations based on animal movements. *PLoS One*, 9, e96598.
- Stephens, P. A., Zaumyslova, O. Y., Miquelle, D. G., Myslenkov, A. I., & Hayward, G. D. (2006). Estimating population density from indirect sign: track counts and the Formozov-Malyshov-Derezhnii formula. *Animal Conservation*, 9, 339–348.

Supplementary material 2

Table S2. Ranking of the models (the five highest ranked and null model) explaining presence of tracks of the red fox and the stone marten in three study periods (ΔAIC - AIC differences, ω_i - Akaike weights, *Rank* - rank of the models based on AIC values; bolded text in the row indicates chosen model).

<i>MODEL</i>	<i>ΔAIC</i>	<i>ω_i</i>	<i>Rank</i>
<i>Red fox</i>			
HABITAT + PERIOD + DISTNCE + LENGTH + HABITAT*PERIOD + DISTNCE*PERIOD	0.0	0.69	1
HABITAT + PERIOD + DISTNCE + LENGTH + HABITAT*PERIOD	1.6	0.31	2
HABITAT + PERIOD + DISTNCE + LENGTH	15.4	0.00	3
HABITAT + PERIOD + DISTNCE + LENGTH + DISTNCE*PERIOD	16.3	0.00	4
HABITAT + PERIOD + LENGTH + HABITAT*PERIOD	27.0	0.00	5
<i>Null model</i>	443.3	0.00	25
<i>Stone marten</i>			
HABITAT + PERIOD + DISTNCE + LENGTH + HABITAT*PERIOD + DISTNCE*PERIOD	0.0	0.89	1
HABITAT + PERIOD + LENGTH + HABITAT*PERIOD	5.6	0.05	2
HABITAT + PERIOD + DISTNCE + LENGTH + DISTNCE*PERIOD	7.1	0.03	3
HABITAT + PERIOD + DISTNCE + LENGTH + HABITAT*PERIOD	7.6	0.02	4
HABITAT + PERIOD + LENGTH	10.0	0.01	5
<i>Null model</i>	197.5	0.00	25

Supplementary material 3

Table S3. Effects of habitat type (HABITAT), period of the study (PERIOD), distance to the central point in Warsaw, i.e. The Palace of Culture and Science (DISTANCE), transect length (LENGTH) and interactions: HABITAT*PERIOD and DISTANCE*PERIOD on the red fox track presence generalized linear binary model; * reference category.

Source	<i>B</i>	<i>SE</i>	<i>Chi</i> ²	<i>p</i>
Intercept	-0.612	0.743	0.68	0.410
HABITAT (allotment gardens)	-1.876	0.792	1.22	0.269
HABITAT (built-up areas)	-1.555	0.692	5.05	0.025
HABITAT (cemeteries)	-1.181	0.754	2.45	0.117
HABITAT (forests)	-0.098	0.758	0.02	0.897
HABITAT (parks)	-0.504	0.715	0.50	0.481
HABITAT (riparian)	0*			
PERIOD (I)	-3.717	1.462	6.46	0.011
PERIOD (II)	1.216	1.311	0.86	0.354
PERIOD (III)	0*			
DISTANCE	0.133	0.043	9.52	0.002
LENGTH	1.435	0.184	60.86	<0.001
HABITAT (allotment gardens) * PERIOD (I)	-20.909	21510.2	0.00	0.999
HABITAT (allotment gardens) * PERIOD (II)	-1.514	1.402	1.17	0.280
HABITAT (allotment gardens) * PERIOD (III)	0*			
HABITAT (built-up areas) * PERIOD (I)	-19.524	49794.1	0.00	1.000
HABITAT (built-up areas) * PERIOD (II)	-4.111	1.367	9.05	0.003
HABITAT (built-up areas) * PERIOD (III)	0*			
HABITAT (cemeteries) * PERIOD (I)	-20.424	22083.9	0.00	0.999
HABITAT (cemeteries) * PERIOD (II)	-3.667	1.376	7.108	0.008
HABITAT (cemeteries) * PERIOD (III)	0*			
HABITAT (forests) * PERIOD (I)	-0.221	1.167	0.04	0.850
HABITAT (forests) * PERIOD (II)	17.493	16613.7	0.00	0.999
HABITAT (forests) * PERIOD (III)	0*			
HABITAT (parks) * PERIOD (I)	-21.192	12083.4	0.00	0.999
HABITAT (parks) * PERIOD (II)	-2.654	1.324	4.08	0.043
HABITAT (parks) * PERIOD (III)	0*			
HABITAT (riparian) * PERIOD (<i>all periods</i>)	0*			
DISTANCE * PERIOD (I)	0.092	0.155	0.36	0.551
DISTANCE * PERIOD (II)	0.213	0.094	5.17	0.023
DISTANCE * PERIOD (III)	0*			

Supplementary material 4

Table S4. Effects of habitat type (HABITAT), period of the study (PERIOD), distance to the central point in Warsaw, i.e. The Palace of Culture and Science (DISTANCE), transect length (LENGTH) and interactions: HABITAT*PERIOD and DISTANCE*PERIOD on the stone marten track presence generalized linear binary model; * redundant category. Variable FOX was excluded from the model during model selection procedure.

Source	B	SE	Chi ²	p
Intercept	-2.071	0.603	17.79	<0.001
HABITAT (allotment gardens)	1.842	0.684	7.26	0.007
HABITAT (built-up areas)	0.839	0.558	2.26	0.133
HABITAT (cemeteries)	2.003	0.637	9.90	0.002
HABITAT (forests)	0.261	0.575	0.21	0.650
HABITAT (parks)	0.561	0.578	0.94	0.332
HABITAT (riparian)	0*			
PERIOD (I)	-0.765	1.209	0.40	0.527
PERIOD (II)	1.922	0.861	4.98	0.026
PERIOD (III)	0*			
DISTANCE	0.049	0.037	1.78	0.182
LENGTH	0.896	0.114	61.97	<0.001
HABITAT (allotment gardens) * PERIOD (I)	-23.728	21801.6	0.00	0.999
HABITAT (allotment gardens) * PERIOD (II)	-1.189	0.988	1.45	0.229
HABITAT (allotment gardens) * PERIOD (III)	0*			
HABITAT (built-up areas) * PERIOD (I)	-22.134	51482.4	0.00	1.000
HABITAT (built-up areas) * PERIOD (II)	-1.035	0.845	1.50	0.220
HABITAT (built-up areas) * PERIOD (III)	0*			
HABITAT (cemeteries) * PERIOD (I)	-2.282	1.155	3.90	0.048
HABITAT (cemeteries) * PERIOD (II)	0.199	0.965	0.043	0.836
HABITAT (cemeteries) * PERIOD (III)	0*			
HABITAT (forests) * PERIOD (I)	-1.557	1.042	2.23	0.135
HABITAT (forests) * PERIOD (II)	0.629	1.044	0.36	0.547
HABITAT (forests) * PERIOD (III)	0*			
HABITAT (parks) * PERIOD (I)	-0.577	1.083	0.28	0.594
HABITAT (parks) * PERIOD (II)	-0.566	0.861	0.43	0.511
HABITAT (parks) * PERIOD (III)	0*			
HABITAT (riparian) * PERIOD (<i>all periods</i>)	0*			
DISTANCE * PERIOD (I)	0.089	0.135	0.43	0.509
DISTANCE * PERIOD (II)	-0.216	0.068	10.16	0.001
DISTANCE * PERIOD (III)	0*			

Publikacja 3: **Jackowiak M.**, Jasińska K. D., Gryz J., Szyc K., Krauze-Gryz D. City snacks and country hunts – diet of urban red foxes on the basis of three methods of assessment.

1 City snacks and country hunts – diet of urban red foxes on the basis of three methods of
2 assessment

3

4

5 Mateusz Jackowiak^{1,2*}, Karolina D. Jasińska², Jakub Gryz³, Katarzyna Szyc⁴, Dagny Krauze-
6 Gryz²

7

8 ¹Department of Environmental Research, Institute of Environmental Protection–National
9 Research Institute, Słowicza 32, 02-170 Warsaw

10 ²Department of Forest Zoology and Wildlife Management, Institute of Forest Sciences, Warsaw
11 University of Life Sciences–SGGW, Nowoursynowska 166, 02-787 Warsaw

12 ³Department of Forest Ecology, Forest Research Institute, Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

13 ⁴Department of Forest Management, Dendrometry and Forest Economics, Institute of Forest
14 Sciences, Warsaw University of Life Sciences–SGGW, Nowoursynowska 166, 02-787 Warsaw

15

16 *correspondence to: mateusz.jackowiak@ios.edu.pl

17

18

19

20

21 **Abstract**

22 The red fox (*Vulpes vulpes*) is an opportunistic mesopredator, common in urban areas across
23 the globe. Urban foxes utilize diversified food sources, with a particular preference for
24 anthropogenic food, yet the impact of urban habitat structure on fox diet is unknown. The aim
25 of this study was to 1. assess the fox diet in Warsaw by comparing three methods of assessment:
26 scat analysis, registration of prey remains at den sites and registration of food carried by foxes
27 by camera traps, and 2. to evaluate impact of habitat characteristics (habitat structure, distance
28 to city centre) on fox food composition. To investigate the differences in the share of the food
29 types in the fox diet between methods and habitat characteristics, canonical correspondence
30 analysis (CCA) was used. Fox diet differed depending on the method used, although
31 anthropogenic food, mammals, and birds were identified to be the most important food sources
32 in each method. Mammals were the most important type of food in scat analysis, birds in camera
33 trapping, while anthropogenic food was the most popular in the registration of food remains at
34 den sites. The fox diet was supplemented by carrion and, revealed mostly in scat analysis,
35 invertebrates, and seeds or fruits. The method was the only factor that significantly shaped the
36 fox diet in Warsaw and was responsible for about 25% of the observed variance. Scat analysis
37 was the best method to detect the small volume food (small mammals, invertebrates, fruits),
38 while the other two methods were better for the detection of birds, anthropogenic food, or bigger
39 mammals. However, camera traps allow for better detection of small mammals than food
40 remains registration at dens. None of the habitat characteristics impacted the diet of urban red
41 foxes, which indicates high homogeneity of fox food composition in the city. It can probably
42 be explained by the high availability of mammals and birds in each part of the city and similar
43 habitat surroundings of monitored den sites.

44 **Keywords:** *Vulpes vulpes*, diet composition, scat analysis, faecal analysis, camera traps, food
45 carrying behaviour

46 Introduction

47 The red fox *Vulpes vulpes* is the most widespread mesopredator in the world, inhabiting
48 numerous habitats, from subtropical to circumpolar zone (Larivière & Pasitschniak-Arts, 1996).
49 One of the crucial factors causing such wide distribution is fox opportunistic foraging, enabling
50 it to utilize highly variable food sources (Díaz-Ruiz et al., 2013; Soe et al., 2017; Castañeda et
51 al., 2022). In general, the red fox diet depends mostly on habitat offer, i.e., diversified food
52 availability and prey fluctuations (e.g., Goszczyński, 1986; Cavallini & Volpi, 1996; Leckie et
53 al., 1998; Jędrzejewski & Jędrzejewska, 1992; Sidorovich et al., 2006; Hartová-Nentvichová et
54 al., 2010; Kidawa & Kowalczyk, 2011), but it is also seasonally variable (Soe et al., 2017), or
55 changes with the predator's age (Lindström, 1994; Panzacchi et al., 2008; Kidawa &
56 Kowalczyk, 2011; Lanszki et al., 2023). It shows a great variation on a global scale in relation
57 to geographical location, climate conditions, or human impact in accordance with the fox
58 generalist foraging pattern (Castañeda et al., 2022), although some feeding specialization
59 among individuals can also occur (Kidawa & Kowalczyk, 2011; Scholz et al., 2020).

60 According to many studies, the fox diet was dominated by small mammals (especially
61 rodents), supplemented by medium-sized mammals (mostly lagomorphs), birds, and carrion of
62 ungulates (Goszczyński, 1974; Jędrzejewski & Jędrzejewska, 1992; Lanszki, 2005; Sidorovich
63 et al., 2006; Kidawa & Kowalczyk, 2011). A share of other prey than small mammals typically
64 increases with decreasing rodent availability (Goszczyński, 1986; Jędrzejewski &
65 Jędrzejewska, 1992; Weber, 1996), although, in some areas, lagomorphs and birds can be a
66 staple prey (Kolb & Hewson, 1979; Díaz-Ruiz et al., 2013). Carrion can also play an important
67 role in the fox diet, especially during the cold seasons (Jędrzejewski & Jędrzejewska, 1992;
68 Cagnacci et al., 2003; Sidorovich et al., 2006). Also, locally important components of fox diet
69 can be fruits or invertebrates (Papageorgiu et al., 1988; Cavallini & Lovari, 1991; Serafini &
70 Lovari, 1993; Padial et al., 2002; Bakaloudis et al., 2015), domestic mammals or birds (Kolb &

71 Hewson, 1979; Jankowiak et al., 2008), and anthropogenic food (Panek & Budny, 2017;
72 Reshamwala et al., 2018).

73 Among the wide range of habitats, urban areas tend to be one of the most recently
74 colonized but willingly utilized by red foxes. Development of urban foxes populations started
75 in the 1930s in British (Teagle, 1967) and Australian cities (Marks & Bloomfield, 1999), and
76 till today, foxes have colonized numerous cities in Europe (Cignini & Riga, 1997; Gloor et al.,
77 2001; Plumer et al., 2014; Jackowiak et al., 2021), Asia (Tsukada et al., 2000; Uraguchi et al.,
78 2009) or North America (Adkins & Stott, 1998; Lewis et al., 1999). Stable food sources are the
79 most important factors that allow foxes to colonize cities and reach very high population
80 numbers (Harris, 1981). Well-developed populations of urban foxes relied mostly on
81 anthropogenic food with the particular importance of scavenged meat and bread (Harris, 1981;
82 Doncaster et al., 1990; Saunders et al., 1993; Contesse et al., 2004), but this food source did not
83 always play a major role (White et al., 2006). Access to scavenged food was pointed to as a key
84 factor in the usefulness of urban habitats for foxes (Harris & Rayner, 1986). Also, food
85 supplemented by humans was also significant (Baker et al., 2004; Contesse et al., 2004). The
86 share of mammals and birds was highly diversified in different locations (Harris, 1981;
87 Doncaster et al., 1990; Saunders et al., 1993; Contesse et al., 2004; White et al., 2006). Other
88 food types (i.e., invertebrates, earthworms, fruit) are generally less important. However, their
89 occurrence in the urban fox diet was variable and they often played a considerable role (Harris,
90 1981; Doncaster et al., 1990; Saunders et al., 1993; Contesse et al., 2004; White et al., 2006).

91 Although urban foxes utilize mostly anthropogenic food, their diet varies across the
92 cities (Harris, 1981; Doncaster et al., 1990; Contesse et al., 2004; White et al., 2006). Urban
93 habitats are not homogeneous but consist of a number of different areas, from natural to strongly
94 human-modified (Bateman & Fleming, 2012). As a food generalist, the red fox will respond to
95 this highly variable habitat offer (Diaz-Ruiz et al., 2013; Soe et al., 2017; Castañeda et al.,

96 2020). Therefore, food composition of foxes inhabiting different areas of the same city should
97 also be diversified.

98 The red fox diet assessments in urban and non-urban areas were mostly based on fecal
99 or stomach content analysis (e. g. Goszczyński, 1986; Jedrzejewski & Jedrzejewska, 1992;
100 Contesse et al., 2004; Sidorovich et al., 2006 White et al., 2006). These methods allow for the
101 estimation of the frequency of food type occurrence and counting its biomass content in a
102 carnivore diet (Goszczyński, 1974; Ferreras & Fernandez-de-Simon, 2019). Compared with
103 prey remains collection near den sites, they allow the detection of several elusive food types,
104 like fruits, invertebrates, or small vertebrate species (Goszczyński, 1995). On the other hand,
105 they are time-consuming, stomach analysis is invasive; also, a big sample is typically needed
106 as many stomachs can be empty (Harris, 1981; Contesse et al., 2004). In turn, sample collection
107 for scat analysis can be difficult in urban areas due to possible confusion with scats of domestic
108 carnivores. Moreover, stomach content analysis tends to underestimate the share of small
109 mammals and fruits in the diet, as in the case of scat analysis and large mammal share
110 (Castañeda et al., 2022). Registration of prey carried by red foxes (related to food provision for
111 cubs) by camera traps to assess diet composition can be a fast, simple, suitable for wide use and
112 non-invasive method of assessment (e.g., Wagnon & Serfass, 2017; Windell et al., 2019).

113 The aim of this study was to compare three methods of the red fox diet assessment –
114 scat analysis, registration of food remains at den sites, and food carried by foxes registration in
115 camera trapping. We suspected that diet assessment based on type of food carried by red foxes
116 recorded by camera traps can give a more accurate estimation between food types which can
117 be over- or underestimated in other methods. It can ensure similar insight into the red fox diet
118 composition like the other two methods, but can also give better recognition of small-sized prey
119 than registration of food remains at den sites. This method can also be particularly useful in
120 urban habitats, where highly digestible food like anthropogenic origin meat or bread is probably

121 a significant part of the fox diet, and it is hard to detect in scat analysis. Foxes in Warsaw
122 willingly use a variety of habitats, from natural greenery like forests to built-up areas (Krauze-
123 Gryz et al., 2024; Jackowiak et al., 2025), so we assumed that their foraging patterns could also
124 reflect habitat heterogeneity. Thus, we wanted to check if the food composition of the urban
125 red foxes in Warsaw will change with habitat composition around the den site or its distance
126 from the city centre. We expected that red foxes inhabiting more natural green areas in outer
127 city districts would mostly use natural food (i.e., small vertebrates). In contrast, those who
128 inhabit more transformed areas would readily use anthropogenic food. We also expected that
129 the share of more natural food in the fox diet would increase with an increasing distance to the
130 city centre.

131 **Materials & Methods**

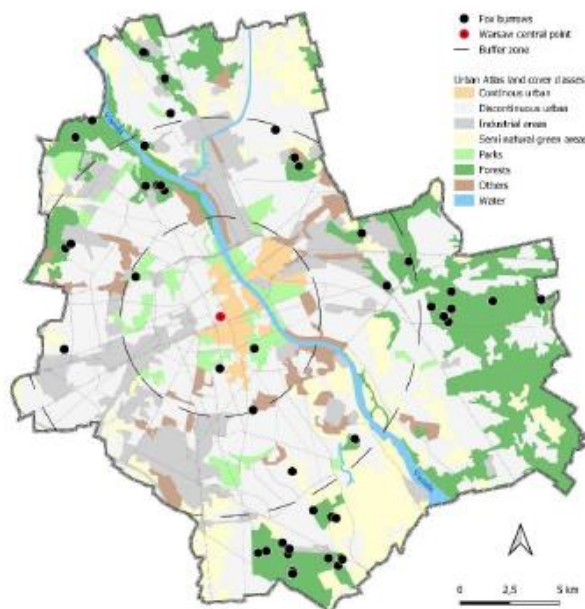
132 **Study area**

133 The research was performed in Warsaw (52° 13' 47" N 21° 00' 42" E), Poland's capital
134 city, which is the largest (517 km²) and the most populous (1,862,000 inhabitants, 3,599
135 inhabitants/km²) city in the country (Zegar et al., 2023). Warsaw is situated at an altitude of
136 around 113 m above sea level, with an annual rainfall of about 500 mm and an average annual
137 temperature of 7.7 °C.

138 The Vistula River flows through the city from south to north. In the city centre, the left
139 bank of the river is highly human-modified, while along the right bank, riparian forests,
140 included in the Nature 2000 network and constituting an important ecological corridor, have
141 been preserved.

142 Warsaw is divided into 18 districts and dominated by built-up areas, with densely built
143 areas limited only to the city centre and inner districts. Most of the city is covered by sparsely
144 built-up areas associated with residential and roadside vegetation, allotment gardens, home

145 gardens, bigger green spaces like parks, squares (mostly in internal districts), and cemeteries,
 146 botanical and zoological gardens, old city fortifications, open areas or agricultural land
 147 (pastures, meadows, orchards). Moreover, natural greenery like riparian forests along the
 148 Vistula and smaller watercourses, nature reserves, and forests are important green areas. Forests
 149 account for about 15% of the city area and are located mainly in peripheral districts near the
 150 city borders (Fig. 1). A high proportion of diversified green areas and their dispersion within
 151 the city make Warsaw easily penetrable for many mammal and bird species. City green areas
 152 can also be important refuges for numerous animal species (e.g., Gryz et al., 2017; Lesiński et
 153 al., 2021; Jasińska et al., 2021; Gryz & Krauze-Gryz, 2022; Zawadzki et al., 2022).



154
 155 Fig. 1. Distribution of red fox den sites in Warsaw, where diet assessment was conducted in the
 156 years 2018-2021. The Palace of Culture and Science was assumed as the most central point of
 157 the city.

158 Urban foxes of Warsaw

159 The urban fox population in Warsaw was probably established in the 1970s
160 (Goszczyński, 1979). Foxes started to spread across the city in the first decade of the 21st
161 century (Jackowiak et al., 2021), and since then, their density has increased in each urban habitat
162 type (Krauze-Gryz et al., 2024). Foxes in Warsaw mostly use more natural habitats, like forests
163 (including riparian), for rearing cubs (Jackowiak et al., 2025) and reach the highest density there
164 (Krauze-Gryz et al., 2024). Warsaw foxes also live in social groups of up to five adult
165 individuals, produce bigger litters, and start to breed earlier than their rural counterparts
166 (Jackowiak et al., 2025).

167 Material collection and preparation

168 The study was conducted in the whole area of Warsaw in 2018-2021. Three methods
169 were used in parallel for diet assessment of urban foxes: 1. scat analysis, 2. records of food
170 remains at den sites, and 3. registration of food carried by foxes by camera trapping at den sites.

171 *Scats collection and analysis*

172 Scats were collected near natal den sites, which were located in Warsaw during research
173 about fox social organization and reproduction (see Jackowiak et al., 2025) and were analysed
174 based on the methodology of Goszczyński (1974). In a laboratory, scats were separately placed
175 in beakers soaked in a solution of water and detergent for 24 hours and washed with water over
176 a 1.0-mm sieve to separate any undigested remains from digested amorphous matter. The
177 remnants were placed on Petri dishes and dried at 60°C for 24 hours, and after that, the remnants
178 were identified. The number of individuals of each species was recognized on the basis of the
179 presence of certain body parts. If only hair without any bones were present in the scat, we
180 assumed it was single individual.

181 Mammal species/genera were identified based on teeth and skull bones (Pucek, 1984)
182 or by hair microscopic morphology and cross sections (Dziurdzik, 1973; De Marinis & Agnelli,
183 1993; Teerink, 2003). Other food remains (mammal bones other than skulls, bird, reptile, or
184 amphibian remains, plant seeds) were determined with the use of Yalden's (2009) guide and
185 comparative collection of the Department of Forest Zoology and Wildlife Management of
186 Warsaw University of Life Sciences.

187 *Food remains registration at den sites*

188 Food remains were collected at den sites from February to August during regular
189 controls of monitored and occupied den sites (once or twice per month, on average, 10 to 15
190 controls per den site during the season). All found food remains were collected and identified:
191 mammals based on Pucek's (1984) identification key and birds based on Brown et al. (2002)
192 identification guide. All recorded food remains were removed from the den site to exclude
193 double-counting.

194 *Camera trapping at den sites*

195 To register the food carried by foxes, several types of camera traps have been used –
196 mainly Reconyx™ Hyperfire™ PC800, PC850, PC900, and a few PC90. Moreover, a few
197 Browning® Spec Ops Advantage and Dark Ops Apex devices were also used. Camera traps
198 took three photos in a series, with no interval between series. Camera traps were mounted near
199 the entrance of breeding dens (Jackowiak et al., 2025). They were usually placed on trees up to
200 50 centimeters above the ground. Data were collected since March, when foxes started to renew
201 dens for breeding, and ended in July or August, when juvenile dispersion began and dens were
202 abandoned. At the time, camera traps were regularly inspected to change batteries and memory
203 cards or to correct their placement, alternatively to be moved to another den site if the den was

204 recognized as non-occupied. Camera trap photos were collected from 30 den sites in total. Food
205 items brought to the den were recorded and identified.

206 Data analysis

207 Diet composition assessment

208 Only food items that could be detected by at least two of the used methods were
209 considered. For this reason, earthworms, which can locally be an important component of fox
210 diet (Doncaster et al., 1990; Reynolds & Aebischer, 1991), were excluded from analysis. Any
211 prey items were identified to the lowest possible taxonomic level (families for vertebrates, or
212 to order for invertebrates). Other remains were grouped as anthropogenic food, eggs, or
213 fruit/vegetables. Big-sized mammals (i.e., adult ungulates and dogs), unlikely to be hunted by
214 foxes, were classified as carrion. Prey items that were impossible to identify were grouped as
215 'unidentifiable'. Detailed food composition was included in Appendix 1.

216 In order to perform comparisons between methods, division of food types was limited
217 to the main categories: mammals, birds, amphibians, fish, carrion, invertebrates, seeds and
218 fruits, unspecified plant material, eggs, anthropogenic, and unidentifiable. Additionally,
219 mammals were grouped according to their size into 'big' (hare size or bigger, with the exception
220 of adult ungulates or dogs, which were classified as carrion), 'medium' (rat size), or 'small'
221 (mouse size or smaller). Similarly, birds were also grouped as 'big', 'medium', and 'small',
222 which respectively corresponded to pigeon size (wood pigeon *Columba palumbus* or bigger),
223 thrush size, or sparrow size (or smaller). Anthropogenic food was divided into subcategories
224 'bread', 'meat', and 'other anthropogenic'. The percentage share of each food type among all
225 registered food items was counted for each method. In scat analysis, the frequency of food type
226 occurrence in collected scats was also estimated.

227 Den sites' spatial characteristics

228 Den sites were classified according to their distance from the city centre (assumed as
229 the Palace of Culture and Science) to three distance classes: > 5 km (class I), 5 to < 10 km (class
230 II) and > 10 km (class III). Moreover, circular buffer zones with a radius of 500 meters around
231 den sites were established. Within the buffer zone, habitats were classified into one of the eight
232 generalized Urban Atlas land cover classes (continuous urban fabric, discontinuous urban
233 fabric, industrial areas, semi-natural green areas, parks, forests, others, water). Habitats were
234 then grouped as 'natural habitat' (semi-natural green areas, forests, others) offering more
235 natural habitat for foxes, and 'human-modified habitat' (continuous/discontinuous urban fabric,
236 industrial areas, parks) containing strongly anthropogenic habitat types of the urban area. Based
237 on 'human-modified habitat' share in buffer zones, they were divided into three groups,
238 containing respectively <25%, 26-50%, and >50% of human-modified habitat. All spatial
239 analyses were performed using the QGIS package (v. 3.10).

240 Statistical analysis

241 To compare the results of the diet assessment between methods, the chi-square
242 contingency test was used. As the number of observations for each method was different, the
243 number of observations among food categories was calculated per 100 observations and
244 compared. Comparison was performed for the main categories with mammals, birds, and
245 anthropogenic food divided into subcategories. Due to multiple comparisons, the Bonferroni
246 correction was used. The results of diet assessment, as the frequency of occurrence of various
247 food types, were then compared between distance classes and groups with variable human-
248 modified habitat share. Statistical tests were performed using PAST software v. 4.05 (Hammer
249 et al., 2001).

250 To investigate the differences in the share of the food types between the three methods
251 of the red fox diet assessment, in relation to three distance classes and three classes of share of
252 human-modified habitat around den sites, canonical correspondence analysis (CCA) was used.

253 The food items were all pooled into five main food categories: small mammals, other mammals
254 (including big, medium, and unspecified size mammals and ungulate carrion), birds,
255 anthropogenic, and others (other vertebrates, invertebrates, fruits, etc.). The share of main food
256 categories was calculated for each den site, separately for each method of assessment, and for
257 each year. The share of main food categories was used as a response variable. Three separate
258 CCAs were made for explanatory variables: method of assessment, distance classes, and groups
259 with a variable share of human-modified habitat in the circular buffer zone around the den site.
260 The year of data collection and den site were included in the analysis as covariates. To test the
261 statistical significance of differences in diet composition between methods, distance classes,
262 and human-modified habitat share, a Monte Carlo test (with 499 permutations) was used. CCA
263 was performed by using Canoco 5 software (ter Braak & Smilauer, 2012).

264 Results

265 Diet comparison

266 Overall, 312 food items in 142 scat samples, 391 food remains at den sites, and 750 food
267 items carried by foxes were recorded.

268 The most frequent food in scats was mammals (39% of scat samples, N=142) and seeds
269 or fruits (32%). Other frequent food (anthropogenic food, birds, invertebrates, or unspecified
270 plant material) occurred in 20% to 29% of scat samples. Carrion was present in about 10% of
271 scats, while the rest of the food types occurred with a frequency lower than 5%.

272 The fox diet differed significantly between methods ($\chi^2=170.36$, $df=36$, $P<0.0001$).
273 Nevertheless, all three methods identified anthropogenic food, birds, and mammals as the main
274 food sources for foxes in Warsaw, but their share was diversified among the methods. In turn,
275 invertebrates and seeds or fruits were frequently recorded only in scats compared to other
276 methods (Table 1).

277 In scat analysis, mammals were the most important food source (20%, N=312), while
 278 in other two methods its importance was lower, being the second food source for foxes in
 279 camera trapping (22%, N=750) and third in food remains at den sites (14%, N=391). However,
 280 different mammalian species were identified with different methods, e.g., small mammals
 281 (mostly rodents of genus *Apodemus*, *Microtus*, bank vole *Myodes glareolus* and European mole
 282 *Talpa europaea*) were mostly recorded in scats and among prey recorded with camera traps
 283 (approx. 15% of prey items), while they accounted for only 3% of food remains found at den
 284 sites (Table 1).

285 Birds, especially pigeons Columbidae, corvids Corvidae and pheasants *Phasianus*
 286 *colchicus* were more often recorded by camera traps or among prey remains at dens (33% and
 287 20%, respectively) but less frequently in scats (13%). Similarly anthropogenic food was mostly
 288 recorded at den sites (42% of food items) while rarely found in scats (11%) (Table 1).

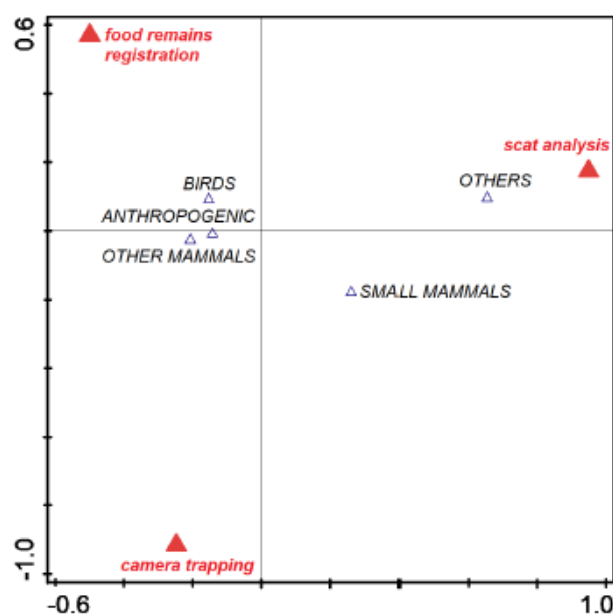
289 All the methods recorded carrion of ungulates with similar frequency (5 to 7%). Scat
 290 analysis indicated a much higher share of invertebrates and seeds or fruits (14% and 19%) than
 291 food remains registration at den sites (both below 0.5%) or camera trapping (0.1% and 1.6%)
 292 (Table 1).

293 Table 1. Percentage share of food items in the red fox diet, assessed by using three different
 294 methods, in diet of urban foxes from Warsaw in 2018-2021

food type	method of assessment		
	food remains	food carrying	
	registration at den sites	registration by camera traps	scat analysis
mammals	14.3	21.7	19.9
small	3.1	14.5	15.4

	medium	2.3	4.4	1.0
	big	6.1	2.3	3.5
	unspecified	2.8	0.5	-
birds		33.2	20.1	13.1
	small	0.8	4.3	3.8
	medium	3.8	3.5	3.5
	big	25.6	10.3	5.1
	unspecified	3.1	2.1	0.6
amphibians		0.5	-	-
fishes		1.5	0.9	0.3
invertebrates		0.3	0.1	13.8
carion		6.9	6.4	4.8
seeds and fruits		0.3	1.6	19.2
unspecified plant		-	-	11.5
material				
eggs		1.0	-	1.6
anthropogenic		41.9	31.2	10.6
	bread	5.4	8.3	-
	meat	13.3	5.6	4.8
	other	23.3	17.3	5.8
unidentifiable		-	17.9	5.1
Total n of food items		391	750	312

296 The CCA revealed that method of assessment significantly explained 25.09% of
 297 observed variation in fox diet composition ($F=14.9$, $P=0.002$) (Fig. 2). Invertebrates or seeds
 298 and fruits (included in the category 'other') were recorded when using scat analysis. Small
 299 mammals were noted more frequent in scat analysis and during camera trapping than during
 300 registration of food remains at den sites. Other two factors, distance from the city centre and
 301 human modified habitat share around den site were non-significant ($F=1.0$, $P=0.300$ and $F=1.4$,
 302 $P=0.070$ respectively).



303
 304 Fig. 2. Biplot from canonical correspondence analysis showing influence of method of diet
 305 assessment (food remains registration, food carrying registration by camera traps and scat
 306 analysis) on assessed diet composition of red foxes.

307 Discussion

Worldwide fox distribution and its habitat plasticity results in a high diversity in selection of potential food sources. Probably each study on fox foraging reveals a highly variable diet composition of this mesocarnivore (e. g. Jędrzejewski & Jędrzejewska, 1992; Cavallini & Volpi, 1996; Contesse et al., 2004; Kidawa & Kowalczyk, 2011; Sidorovich et al., 2015). In our study, reported foraging patterns showed a number of similarities to the fox diet estimated in other locations and habitats. Regardless of the method of assessment, dozens of different prey and food types were detected in the fox diet in Warsaw, although they differed in frequency of occurrence and their contribution to biomass consumed by foxes. Foxes from Warsaw relied mostly on mammals, birds, and anthropogenic food, similarly to other urban and non-urban habitats. As assumed, the three methods showed various diet composition, yet with similar groups being important. Nevertheless, some of the food categories were more likely to be recorded with some of the methods (e.g., seeds or fruits and invertebrates in scat analysis or some anthropogenic food in camera trapping). Neither habitat composition around the fox den nor distance to the city centre affected diet composition, which shows that the red fox diet was rather homogeneous across the city area.

High share of mammals in the fox diet is in line with other studies (e.g., Goszczyński, 1974; Goszczyński, 1986; Jędrzejewski & Jędrzejewska, 1992; Lanszki, 2005; Sidorovich et al., 2006; Sidorovich et al., 2015). Also, birds can be locally important food sources for non-urban foxes (Kolb & Hewson, 1979; Goszczyński, 1986; Cavallini & Volpi, 1996) or suburban ones (Castañeda et al., 2020), but often they are only a small part of consumed biomass, despite their quite frequent occurrence (Jędrzejewski & Jędrzejewska, 1992; Kidawa & Kowalczyk, 2011). In urban habitats, the share of birds seems to be diversified, ranging from a few percent (Doncaster et al., 1990; Contesse et al., 2004) to several dozen percent (Harris, 1981). Other important food sources for urban foxes in Warsaw were also carrion, fish, and (revealed mostly in scat analysis) fruits or seeds, and invertebrates. Fish occurrence in the fox diet was limited,

333 but their presence is interesting because it is unknown whether they come from hunting or were
334 taken as carrion, although fox fishing behaviour was reported (Tobajas & Díaz-Ruiz, 2022).
335 Carrion of big mammals can be very important in mountainous (Borkowski, 1994; Cagnacci et
336 al., 2003) or forest habitats (Jędrzejewski & Jędrzejewska, 1992) or when it becomes more
337 available (Helldin & Danielsson, 2007), and can be more common in cubs' diet (Lindström,
338 1994; Kidawa & Kowalczyk, 2011). In Warsaw, its share was close to that reported from other
339 parts of Central Poland (Goszczyński, 1986).

340 The high share of anthropogenic food in fox diet was expected, as its high utilization is
341 typical for urban foxes (Harris, 1981; Doncaster et al., 1990; Contesse et al., 2004). Although
342 it was slightly lower than in other studies (e.g., Contesse et al., 2004), it still constituted a
343 significant part of the Warsaw fox diet. Moreover, those were often meat remains, as revealed
344 also in other studies (Harris, 1981; Contesse et al., 2004). This type of food could be attractive
345 to generalist predators, which willingly choose anthropogenic food when available (Panek &
346 Budny, 2017).

347 The share of anthropogenic food varied among methods of assessment. Anthropogenic
348 food is variable and can be classified differently (cf. Harris, 1981; Contesse et al., 2004; Kidawa
349 & Kowalczyk, 2011; Panek & Budny, 2017). Remnants of anthropogenic food, like foils,
350 packages, or cans, can be very persistent, so they are easily recorded during food remains
351 registration. However, estimation of real volume and input of such food can be problematic.
352 Camera trapping allows a better assessment of the amount and content of anthropogenic food
353 items delivered. In turn, in scats, anthropogenic food will often go undetected, especially highly
354 digestible food types like bread or meat. All of those can lead to under- or overestimation of
355 anthropogenic food input in the fox diet. In Warsaw, the scale of providing food for foxes by
356 city dwellers is supposed to be rather low when compared to, e.g., Great Britain (Baker et al.,

333 but their presence is interesting because it is unknown whether they come from hunting or were
334 taken as carrion, although fox fishing behaviour was reported (Tobajas & Díaz-Ruiz, 2022).
335 Carrion of big mammals can be very important in mountainous (Borkowski, 1994; Cagnacci et
336 al., 2003) or forest habitats (Jędrzejewski & Jędrzejewska, 1992) or when it becomes more
337 available (Helldin & Danielsson, 2007), and can be more common in cubs' diet (Lindström,
338 1994; Kidawa & Kowalczyk, 2011). In Warsaw, its share was close to that reported from other
339 parts of Central Poland (Goszczyński, 1986).

340 The high share of anthropogenic food in fox diet was expected, as its high utilization is
341 typical for urban foxes (Harris, 1981; Doncaster et al., 1990; Contesse et al., 2004). Although
342 it was slightly lower than in other studies (e.g., Contesse et al., 2004), it still constituted a
343 significant part of the Warsaw fox diet. Moreover, those were often meat remains, as revealed
344 also in other studies (Harris, 1981; Contesse et al., 2004). This type of food could be attractive
345 to generalist predators, which willingly choose anthropogenic food when available (Panek &
346 Budny, 2017).

347 The share of anthropogenic food varied among methods of assessment. Anthropogenic
348 food is variable and can be classified differently (cf. Harris, 1981; Contesse et al., 2004; Kidawa
349 & Kowalczyk, 2011; Panek & Budny, 2017). Remnants of anthropogenic food, like foils,
350 packages, or cans, can be very persistent, so they are easily recorded during food remains
351 registration. However, estimation of real volume and input of such food can be problematic.
352 Camera trapping allows a better assessment of the amount and content of anthropogenic food
353 items delivered. In turn, in scats, anthropogenic food will often go undetected, especially highly
354 digestible food types like bread or meat. All of those can lead to under- or overestimation of
355 anthropogenic food input in the fox diet. In Warsaw, the scale of providing food for foxes by
356 city dwellers is supposed to be rather low when compared to, e.g., Great Britain (Baker et al.,

2004), although it can be expected that foxes can benefit from the food provided for feral cats *Felis catus*, as in Zurich (Contesse et al., 2004).

In general, high share of mammals revealed by each of the methods applied was untypical for urban red foxes (Harris, 1981; Doncaster et al., 1990; Saunders et al., 1993; Contesse et al., 2004). However, Warsaw foxes are most often recorded in more natural habitats (Krauze-Gryz et al., 2024), which can also make the fox diet more 'natural'. However, the share of some mammalian prey was diversified among methods. For example, in scat analysis and camera trapping, a high occurrence of small mammals, mostly rodents from the *Apodemus* genus, was observed. In extra-urban areas foxes prefer rodents from the *Microtus* genus (Goszczyński, 1974; Goszczyński, 1986; Jędrzejewski & Jędrzejewska, 1992; Lanszki, 2005; Sidorovich et al., 2006; Sidorovich et al., 2015), but in conditions of their lower availability, the share of other rodents and medium-size mammals in the diet increased (Goszczyński, 1986). The high frequency of *Apodemus* species reflects very high densities of the two mouse species in Warsaw. The city was first colonized by the field striped mouse *Apodemus agrarius* (Andrzejewski et al., 1978), which in recent decades was outcompeted by yellow-necked mice in many green areas of Warsaw (Lesiński et al., 2021). Their numbers and wide occurrence can make them a perfect prey for the red fox.

We found no impact of distance to the city centre or the share of human-modified habitat in buffer zones around den sites on the diet composition of red foxes. Foxes' diet seemed to be homogeneous across the city, independent of the location of den sites and the spatial characteristics of areas around den sites. On the contrary, foxes in Zurich showed variation in diet composition dependent on part of the city – they tended to eat more anthropogenic food in areas closer to the city centre and more natural food in the suburbs (Contesse et al., 2004). Lack of variation in food composition among Warsaw foxes can be a result of the location of den sites – over 90% of fox dens in Warsaw were located in more natural habitats like urban forests,

382 parks, or ruderal areas with shrub cover (Jackowiak et al., 2025). These areas of natural or
383 cultivated greenery are inhabited by numerous species of birds (Luniak, 2001) or mammals
384 (Andrzejewski et al., 1978; Goszczyński, 1979; Gryz et al., 2017; Lesiński et al., 2021). Similar
385 habitat surroundings of den sites across the city, with probably comparable availability of
386 natural and anthropogenic food sources, may result in a lack of differences in the food
387 composition of foxes from different parts of the city.

388 The results of the comparison of the methods were, in general, compatible with our
389 predictions. The results from food remains registration and scat analysis differed the most, with
390 the biggest variation in food types of small size, mostly fruits and invertebrates, or food types,
391 which were hard to detect in scat analysis, like some anthropogenic food. The frequency of
392 small-sized food occurrence was underestimated in food remains registration in comparison
393 with scats analysis, although food remains sometimes allowed for easier identification of some
394 prey than other methods. For example, birds were easier to identify on the basis of food remains
395 at den sites than from scats, thanks to the presence of undamaged feathers. Moreover, bird share
396 tends to be underestimated in scat analysis-based methods (Reynolds & Aebischer, 1991),
397 which can probably also be observed in our study, where bird share was the lowest in the results
398 of scat analysis. On the other hand, scat analysis gave a better opportunity to estimate the input
399 of small mammals in fox diet, but their share in scats tends to be overestimated (Castañeda et
400 al., 2022). In contrast, camera trapping was a much more versatile method, allowing for better
401 detection of small mammals and birds than the other two methods, as well as better recognition
402 of anthropogenic food input in fox diet. One of the best examples of camera trapping usefulness
403 is the estimation of bread in fox diet, a very often food component in fox diet (Harris, 1981;
404 Saunders et al., 1993; Contesse et al., 2004). Registration of bread delivered by foxes reveals
405 the real importance of this food type and may allow an estimate of the volume of consumed
406 bread (Fig. 5). Moreover, camera traps may help to assess biomass of other food components

407 (including prey items) giving more reliable values than those based on food occurrence
 408 frequency (Reynolds & Aebischer, 1991; Klare et al., 2011). Camera trapping can also be a
 409 noteworthy alternative to scat analysis, as correction factors used during eaten biomass
 410 calculation can cause potential problems for the estimation of carnivores' diet (Reynolds &
 411 Aebischer, 1991; Soe et al., 2017), while during camera trapping we are able to assess the exact
 412 size of food items.



413
 414 Fig. 3. Camera traps can give a good insight into fox feeding habits, presenting a high
 415 accordance with prey remains collection at den sites. As an example, a photo of a peacock (*Pavo*
 416 *cristatus*) remains (A) found in one of Warsaw's parks, and a camera trap photo of a fox
 417 bringing the rest of the peacock corpse to the den (B). Moreover, camera traps can allow for a
 418 better assessment of the actual volume of consumed food. As an example, bread foil found at
 419 the den site (C), and a fox with the same foil, revealing the real package content (D).

420 On the other hand, a disadvantage of camera trapping for diet assessment is
421 underestimation of small size food share, like invertebrates or fruits, which potentially can
422 appear frequently in fox diet (e.g., Macdonald, 1980; Harris, 1981; Doncaster et al., 1990; Díaz-
423 Ruiz et al., 2013; Castañeda et al., 2020). Ignoring these food sources can lead to significant
424 bias (Reynolds & Aebischer, 1991), however, despite their frequent appearance, they constitute
425 only a small part of fox diet (Kolb & Hewson, 1979; Contesse et al., 2004; Hartová-
426 Nentvichová et al., 2010) and their input among consumed biomass is typically low (e.g.,
427 Contesse et al., 2004). Yet, the inability to detect seasonal and year-to-year changes in their
428 share in the fox diet can be a significant disadvantage. The other problem is a high share of
429 unidentified food items and/or misidentification of some food in low-quality photos
430 (particularly at night), including the wrong classification of some prey as food. A good example
431 is the European mole *Talpa europaea*, which was frequently noted in camera trapping, while
432 usually its role as a food for foxes is limited (Kolb & Hewson, 1979; Goszczyński, 1986;
433 Jędrzejewski & Jędrzejewska, 1992; Leckie et al., 1998; Kidawa & Kowalczyk, 2011). It was
434 suspected that numerous remains of moles at den sites were provided by adult foxes or caught
435 by cubs for playing (Goszczyński, 1995).

436 Our study confirmed generalist foraging of foxes in Warsaw, although their food
437 selection differed from most of the described urban foxes' diet by a high content of natural prey
438 like mammals and birds. It may indicate that easily accessible anthropogenic food sources
439 cannot be the only reason for foxes inhabiting urban areas, and the fox diet can be dependent
440 on specified city conditions. We also found no differences between the diet of foxes from
441 various locations in the city – similar habitat characteristics in which den sites were located
442 may be the reason for foxes' homogeneous diet across the city. The factor generating significant
443 differences in the composition of the fox diet was the way of its determination, which revealed
444 the advantages and disadvantages of each of the methods used. Scat analysis allows for the

445 effective determination and recognition of a number of food types, especially very important
446 for foxes, small mammals, but also fruits and invertebrates, which were hard to detect by other
447 methods. On the other hand, scat analysis can overestimate the input of such food types in the
448 fox diet and is insensitive to detecting highly digestible food. Food remains registration can
449 give an opportunity to better identify and estimate some food types, like birds or anthropogenic
450 food, but is completely not useful in detecting small-sized food items. Camera trapping can
451 allow for a better detection of small prey among fox food than in food remains registration, and
452 simultaneously can give a better recognition of big mammals, birds, or anthropogenic food
453 input in fox diet than scat analysis. Yet still, a significant disadvantage of camera trapping is an
454 underestimation of the share of such food as invertebrates or fruits, what can be a significant
455 limitation of this method. Camera trapping can also provide a big sample size in quite a short
456 time, but it does not always lead to appropriate classification of some prey as food, and a
457 considerable part of food items can remain unrecognized. The last problem can be at least
458 partially solved by using devices with high-quality photos, faster trigger speed, or a dual-flash
459 system (PIR with white flash) to take polychromatic photos at night (Rovero et al., 2013),
460 making this method promising to use in diet assessment.

461 Acknowledgements

462 We would like to thank Karolina Jankowska for her invaluable help during field studies
463 and laboratory work. We also would like to thank Elżbieta Jancewicz for her help in the
464 identification of small mammal skulls and bones, and Bartłomiej Woźniak and Patryk Rowiński
465 for their involvement in the identification of bird skulls and feathers.

466 References

Adkins, C. A., & Stott, P. (1998). Home ranges, movements and habitat associations of red foxes *Vulpes vulpes* in suburban Toronto, Ontario, Canada. *Journal of Zoology*, **244**, 335–346.

Andrzejewski, R., Babińska-Werka, J., Gliwicz, J., & Goszczyński, J. (1978). Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient. *Acta Theriologica*, **23**, 341–358.

Bakaloudis, D., Bontzorlos, V., Vlachos, C., Papakosta, M., Chatzinikos, E., Braziotis, S., & Kontsiotis, V. (2015). Factors affecting the diet of the red fox (*Vulpes vulpes*) in a heterogeneous Mediterranean landscape. *Turkish Journal of Zoology*, **39**, 1151–1159.

Baker, P., Funk, S., Harris, S., Newman, T., Saunders, G., & White, P. (2004). *The impact of human attitudes on the social and spatial organization of urban foxes (Vulpes vulpes) before and after an outbreak of sarcoptic mange*. In: 4th International Symposium on Urban Wildlife Conservation, Tucson, May 1999 (pp. 153–163).

Bateman, P. W., & Fleming, P. A. (2012). Big city life: carnivores in urban environments. *Journal of Zoology*, **287**, 1–23.

Borkowski, J. (1994). Food composition of red fox in the Tatra National Park. *Acta Theriologica*, **39**, 209–214.

Brown, R., Ferguson, J., Lawrence, M., & Lees, D. (2002). *Tracks & Signs of the Birds of Britain & Europe* (2nd ed.). Christopher Helm London.

Cagnacci, F., Lovari, S., & Meriggi, A. (2003). Carrion dependence and food habits of the red fox in an Alpine area. *Italian Journal of Zoology*, **70**, 31–38.

Castañeda, I., Doherty, T. S., Fleming, P. A., Stobo-Wilson, A. M., Woinarski, J. C., & Newsome, T. M. (2022). Variation in red fox *Vulpes vulpes* diet in five continents. *Mammal Review*, **52**, 328–342.

491 Castañeda, I., Zarzoso-Lacoste, D., & Bonnaud, E. (2020). Feeding behaviour of red fox and
 492 domestic cat populations in suburban areas in the south of Paris. *Urban Ecosystems*, **23**,
 493 731–743.

494 Cavallini, P., & Lovari, S. (1991). Environmental factors influencing the use of habitat in the
 495 red fox, *Vulpes vulpes*. *Journal of Zoology*, **223**, 323–339.

496 Cavallini, P., & Volpi, T. (1996). Variation in the diet of the red fox in a Mediterranean area.
 497 *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, **51**, 173–189.

498 Cignini, B., & Riga, F. (1997). Red fox sightings in Rome. *Hystrix, the Italian Journal of*
 499 *Mammalogy*, **9**, 71–74.

500 Contesse, P., Hegglin, D., Gloor, S., Bontadina, F., & Deplazes, P. (2004). The diet of urban
 501 foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of anthropogenic food in the city of Zurich,
 502 Switzerland. *Mammalian Biology*, **69**, 81–95.

503 De Marinis, A. M., & Agnelli, P. (1993). Guide to the microscope analysis of Italian mammals
 504 hairs: Insectivora, Rodentia and Lagomorpha. *Italian Journal of Zoology*, **60**, 225–232.

505 Díaz-Ruiz, F., Delibes-Mateos, M., García-Moreno, J. L., María López-Martín, J., Ferreira, C.,
 506 & Ferreras, P. (2013). Biogeographical patterns in the diet of an opportunistic predator: the
 507 red fox *Vulpes vulpes* in the Iberian Peninsula. *Mammal Review*, **43**, 59–70.

508 Doncaster, C. P., Dickman, C. R., & Macdonald, D. W. (1990). Feeding ecology of red foxes
 509 (*Vulpes vulpes*) in the city of Oxford, England. *Journal of Mammalogy*, **71**, 188–194.

510 Dziurdzik, B. (1973). Key to the identification of hairs of mammals from Poland. *Acta*
 511 *Zoologica Cracoviensia*, **18**, 73–113.

512 Fairley, J. S., Ward, D. P., & Smal, C. M. (1987). Correction factors and mink faeces. *The Irish*
 513 *Naturalists' Journal*, **22**, 334–336.

514 Ferreras, P., & Fernandez-de-Simon, J. (2019). Correction factors for estimating food
 515 consumption by red fox *Vulpes vulpes* from scats. *Wildlife Biology*, **2019**, 1–9.

516 Gloor S, Bontadina F, Hegglin D, Deplazes P, & Breitenmoser U (2001). The rise of urban fox
517 populations in Switzerland. *Mammalian Biology*, 66, 155–164.

518 Goszczyński, J. (1995). *Lis. Monografia przyrodniczo-łowiecka* (1st ed.). Warsaw, Poland.
519 Oikos Oficyna Wydawnicza.

520 Goszczyński, J. (1974). Studies on the food of foxes. *Acta Theriologica*, 19, 1–18.

521 Goszczyński, J. (1979). Penetration of mammals over urban green spaces in Warsaw. *Acta*
522 *Therologica*, 24, 419–423.

523 Goszczyński, J. (1986). Diet of foxes and martens in central Poland. *Acta Theriologica*, 31,
524 491–506.

525 Goszczyński, J., & Wasilewski, M. (1992). Predation of foxes on a hare population in central
526 Poland. *Acta Theriologica*, 37, 329–338.

527 Gryz, J., Lesiński, G., Krauze-Gryz, D., & Stolarz, P. (2017). Woodland reserves within an
528 urban agglomeration as important refuges for small mammals. *Folia Forestalia Polonica,*
529 *series A – Forestry*, 59, 3–13.

530 Hammer, O., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software
531 Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 9.

532 Harris, S. (1981). The food of suburban foxes (*Vulpes vulpes*), with special reference to London.
533 *Mammal Review*, 11, 151–168.

534 Harris, S., & Rayner, J. M. (1986). Urban fox (*Vulpes vulpes*) population estimates and habitat
535 requirements in several British cities. *Journal of Animal Ecology*, 55, 575–591.

536 Hartová-Nentvichová, M., Šálek, M., Červený, J., & Koubek, P. (2010). Variation in the diet
537 of the red fox (*Vulpes vulpes*) in mountain habitats: effects of altitude and season.
538 *Mammalian Biology*, 75, 334–340.

539 Helldin, J. O., & Danielsson, A. V. (2007). Changes in red fox *Vulpes vulpes* diet due to
540 colonisation by lynx *Lynx lynx*. *Wildlife Biology*, 13, 475–480.

541 Jackowiak, M., Gryz, J., Jasińska, K., Brach, M., Bolibok, L., Kowal, P., & Krauze-Gryz, D.
 542 (2021). Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976–2019.
 543 *Scientific Reports*, **11**, 13931.
 544 Jackowiak, M., Jasińska, K. D., Gryz, J., Guzowska, E., Szyc, K., & Krauze-Gryz, D. (2025).
 545 Is it beneficial to be a city dweller? Impacts of urban conditions on red fox reproduction.
 546 *Journal of Zoology*, **325**, 155–165.
 547 Jankowiak, L., Antczak, M., & Tryjanowski, P. (2008). Habitat use, food and the importance
 548 of poultry in the diet of the red fox *Vulpes vulpes* in extensive farmland in Poland. *World*
 549 *Applied Sciences Journal*, **4**, 886–890.
 550 Jasińska, K. D., Jackowiak, M., Gryz, J., Bijak, S., Szyc, K., & Krauze-Gryz, D. (2021).
 551 Habitat-related differences in winter presence and spring—Summer activity of roe deer in
 552 Warsaw. *Forests*, **12**, 970.
 553 Jędrzejewski, W., & Jędrzejewska, B. (1992). Foraging and diet of the red fox *Vulpes vulpes* in
 554 relation to variable food resources in Białowieża National Park, Poland. *Ecography*, **15**,
 555 212–220.
 556 Kidawa, D., & Kowalczyk, R. (2011). The effects of sex, age, season and habitat on diet of the
 557 red fox *Vulpes vulpes* in northeastern Poland. *Acta Theriologica*, **56**, 209–218.
 558 Klare, U., Kamler, J. F., & Macdonald, D. W. (2011). A comparison and critique of different
 559 scat-analysis methods for determining carnivore diet. *Mammal Review*, **41**, 294–312.
 560 Kolb, H. H., & Hewson, R. (1979). Variation in the diet of foxes in Scotland. *Acta Theriologica*,
 561 **24**, 69–83.
 562 Krauze-Gryz, D., Jackowiak, M., Klich, D., Gryz, J., & Jasińska, K. D. (2024). Following urban
 563 predators—long-term snow-tracking data reveal changes in their abundance and habitat use.
 564 *Journal of Zoology*, **323**, 213–224.

565 Lanszki, J. (2005). Diet composition of red fox during rearing in a moor: a case study. *Folia*
566 *Zoologica*, **54**, 213–216.

567 Lanszki, J., Bende, Z., Nagyapáti, N., Lanszki, Z., & Pongrácz, P. (2023). Optimal prey for red
568 fox cubs—An example of dual optimizing foraging strategy in foxes from a dynamic
569 wetland habitat. *Ecology and Evolution*, **13**, e10033.

570 Larivière, S., & Pasitschniak-Arts, M. (1996). *Vulpes vulpes*. *Mammalian Species*, **537**, 1–11.

571 Leckie, F. M., Thirgood, S. J., May, R., & Redpath, S. M. (1998). Variation in the diet of red
572 foxes on Scottish moorland in relation to prey abundance. *Ecography*, **21**, 599–604.

573 Lesiński, G., Gryz, J., Krauze-Gryz, D., & Stolarz, P. (2021). Population increase and
574 synurbization of the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* in some wooded areas of
575 Warsaw agglomeration, Poland, in the years 1983–2018. *Urban Ecosystems*, **24**, 481–489.

576 Lewis, J. C., Sallee, K. L., & Golightly, R. T. (1999). Introduction and range expansion of
577 nonnative red foxes (*Vulpes vulpes*) in California. *The American Midland Naturalist*, **142**,
578 372–381.

579 Lindström, E. R. (1994). Large prey for small cubs-on crucial resources of a boreal red fox
580 population. *Ecography*, **17**, 17–22.

581 Lockie J. D. (1959). The estimation of the food of foxes. *Journal of Wildlife Management*, **23**,
582 224–227.

583 Luniak, M., Kozłowski, P., Nowicki, W., & Plit, J. (2001). *Birds of Warsaw 1962–2000*.
584 Warsaw, Poland. Instytut Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania PAN.

585 Macdonald, D. W. (1980). The red fox, *Vulpes vulpes*, as a predator upon earthworms,
586 *Lumbricus terrestris*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **52**, 171–200.

587 Marks, C. A., & Bloomfield, T. E. (1999). Distribution and density estimates for urban foxes
588 (*Vulpes vulpes*) in Melbourne: implications for rabies control. *Wildlife Research*, **26**, 763–
589 775.

590 Padial, J. M., Avila, E., & Sanchez, J. M. (2002). Feeding habits and overlap among red fox
591 (*Vulpes vulpes*) and stone marten (*Martes foina*) in two Mediterranean mountain habitats.
592 *Mammalian Biology*, **67**, 137–146.

593 Panek, M., & Budny, M. (2017). Variation in the feeding pattern of red foxes in relation to
594 changes in anthropogenic resource availability in a rural habitat of western Poland.
595 *Mammalian Biology*, **82**, 1–7.

596 Panzacchi, M., Linnell, J. D., Serrao, G., Eie, S., Odden, M., Odden, J., & Andersen, R. (2008).
597 Evaluation of the importance of roe deer fawns in the spring–summer diet of red foxes in
598 southeastern Norway. *Ecological Research*, **23**, 889–896.

599 Papageorgiou, N. K., Sepougaris, A., Christopoulou, O. G., Vlachos, C. G., & Petamidis, J. S.
600 (1988). Food habits of the red fox in Greece. *Acta Theriologica*, **33**, 313–324.

601 Plumer, L., Davison, J., & Saarma, U. (2014). Rapid urbanization of red foxes in Estonia:
602 distribution, behaviour, attacks on domestic animals, and health-risks related to zoonotic
603 diseases. *PLoS ONE*, **9**, e115124.

604 Pucek, Z. (1984). *Key to Identification of Mammals of Poland* (2nd ed.). Warsaw, Poland. PWN
605 – Polish Scientific Publishers.

606 Reshamwala, H. S., Shrotriya, S., Bora, B., Lyngdoh, S., Dirzo, R., & Habib, B. (2018).
607 Anthropogenic food subsidies change the pattern of red fox diet and occurrence across
608 Trans-Himalayas, India. *Journal of Arid Environments*, **150**, 15–20.

609 Reynolds, J. C., & Aebischer, N. J. (1991). Comparison and quantification of carnivore diet by
610 faecal analysis: a critique, with recommendations, based on a study of the fox *Vulpes*
611 *vulpes*. *Mammal Review*, **21**, 97–122.

612 Rovero, F., Zimmermann, F., Berzi, D., & Meek, P. (2013). "Which camera trap type and how
613 many do I need?" A review of camera features and study designs for a range of wildlife
614 research applications. *Hystrix: The Italian Journal of Mammalogy*, **24**, 148–156.

615 Saunders, G., White, P. C. L., Harris, S., & Rayner, J. M. V. (1993). Urban foxes (*Vulpes*
616 *vulpes*): food acquisition, time and energy budgeting of a generalized predator. *Symposia*
617 *of the Zoological Society of London*, **65**, 215–234.

618 Scholz, C., Firozpoor, J., Kramer-Schadt, S., Gras, P., Schulze, C., Kimmig, S. E., Voight, C.
619 C., & Ortmann, S. (2020). Individual dietary specialization in a generalist predator: A
620 stable isotope analysis of urban and rural red foxes. *Ecology and Evolution*, **10**, 8855–8870.

621 Serafini, P., & Lovari, S. (1993). Food habits and trophic niche overlap of the red fox and the
622 stone marten in a Mediterranean rural area. *Acta Theriologica*, **38**, 233–244.

623 Sidorovich, A. A., Sidorovich, V. E., Yanovskiy, A. A., & Solovej, I. A. (2015). Diet of red fox
624 (*Vulpes vulpes* L.) cubs in relation to species litter distribution in Central Western Belarus.
625 *Zoology and Ecology*, **25**, 8–18.

626 Sidorovich, V. E., Sidorovich, A. A., & Izotova, I. V. (2006). Variations in the diet and
627 population density of the red fox *Vulpes vulpes* in the mixed woodlands of northern
628 Belarus. *Mammalian Biology*, **71**, 74–89.

629 Soe, E., Davison, J., Süld, K., Valdmann, H., Laurimaa, L., & Saarma, U. (2017). Europe-wide
630 biogeographical patterns in the diet of an ecologically and epidemiologically important
631 mesopredator, the red fox *Vulpes vulpes*: a quantitative review. *Mammal Review*, **47**, 198–
632 211.

633 Zegar, T., Cacko, A., & Stepień, G. (2023). *Statistical yearbook of Warsaw*. Warsaw, Poland.
634 Statistical Office in Warsaw.

635 Teagle, W. G. (1967). The fox in the London suburbs. *London Naturalist*, **46**, 44–68.

636 Teerink, B. J. (2003). *Hair of West European mammals: atlas and identification key*.
637 Cambridge, UK. Cambridge University Press.

638 ter Braak, C. J. F. & Smilauer P. (2012). *Canoco reference manual and user's guide: software*
639 *for ordination, version 5.0*. Ithaca, USA. Microcomputer Power.

640 Tobajas, J., & Diaz-Ruiz, F. (2022). Fishing behavior in the red fox: Opportunistic-caching
641 behavior or surplus killing?. *Ecology*, **103**, e3814.

642 Tsukada, H., Morishima, Y., Nonaka, N., Oku, Y., & Kamiya, M. (2000). Preliminary study of
643 the role of red foxes in *Echinococcus multilocularis* transmission in the urban area of
644 Sapporo, Japan. *Parasitology*, **120**, 423–428.

645 Uraguchi, K., Yamamura, K., & Saitoh, T. (2009). Estimating number of families for an urban
646 fox population by using two public data sets. *Population Ecology*, **51**, 271–277.

647 Wagnon, C. J., & Serfass, T. L. (2017). Use of camera traps provides insight into the feeding
648 ecology of red foxes (*Vulpes vulpes*). *The Canadian Field-Naturalist*, **131**, 19–22.

649 Weber, J. M. (1996). Food selection by adult red foxes *Vulpes vulpes* during a water vole
650 decline. *Wildlife Biology*, **2**, 283–288.

651 White, J. G., Gubiani, R., Smallman, N., Snell, K., & Morton, A. (2006). Home range, habitat
652 selection and diet of foxes (*Vulpes vulpes*) in a semi-urban riparian environment. *Wildlife*
653 *Research*, **33**, 175–180.

654 Windell, R. M., Lewis, J. S., Gramza, A. R., & Crooks, K. R. (2019). Carnivore carrying
655 behavior as documented with wildlife camera traps. *Western North American Naturalist*,
656 **79**, 471–480.

657 Yalden, D. W. (2009). *The analysis of owl pellets* (4th ed.). Southampton, UK: The Mammal
658 Society.

659 Zawadzki, G., Jackowiak, M., & Zawadzka, D. (2022). Ravens breeding in Warsaw in the 21th
660 century. *International Studies on Sparrows*, **44**, 28–30.

Table A1.1. Diet of urban foxes in Warsaw. on the basis of frequency of food types occurrence, revealed in scat analysis method.

food type	N of occurrence	% of occurrence
MAMMALS	62	20.9
rodents	43	14.5
<i>Apodemus flavicollis</i> or <i>sylvaticus</i>	19	6.4
<i>Arvicola amphibius</i>	1	0.3
<i>Microtus</i> sp.	12	4.1
<i>Myodes glareolus</i>	4	1.4
<i>Ondatra zibethicus</i>	3	1.0
<i>Rattus</i> sp.	1	0.3
unidentified	3	1.0
other	19	6.4
<i>Erinaceus roumanicus</i>	3	1.0
<i>Lepus europaeus</i>	5	1.7
<i>Neomys</i> sp.	1	0.3
<i>Sorex</i> sp.	2	0.7
<i>Talpa europaea</i>	7	2.4
unidentified	1	0.3
BIRDS	41	13.9
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	1	0.3
<i>Turdus merula</i>	1	0.3
unidentified Columbidae	4	1.4
unidentified Corvidae	2	0.7
unidentified Fringillidae	1	0.3
unidentified	32	10.8
FISHES	1	0.3
unidentified	1	0.3
INVERTEBRATES	43	14.5
insects	37	12.5
<i>Carabus auronitens</i>	2	0.7
<i>Carabus</i> sp.	2	0.7
<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i>	2	0.7
<i>Melolontha melolontha</i>	1	0.3
unidentified Coleoptera	17	5.7
unidentified	13	4.4
myriapods	1	0.3
unidentified	1	0.3
gastropods	5	1.7
<i>Cepaea</i> sp.	5	1.7
CARRION	15	5.1
<i>Canis familiaris</i>	3	1.0
<i>Capreolus capreolus</i>	8	2.7
<i>Sus scrofa</i>	4	1.4
SEEDS AND FRUITS	60	20.3
fruits	38	12.8
apple	5	1.7
bird cherry	2	0.7
cherry	8	2.7
chokeberry	2	0.7
grapes	2	0.7
pear	5	1.7
raspberry	1	0.3
other	13	4.4

	seeds	22	7.4
corn		2	0.7
oat		3	1.0
sunflower		2	0.7
wheat		4	1.4
other		11	3.7
UNSPECIFIED PLANT MATERIAL		36	12.2
EGGS		5	1.7
unidentified		5	1.7
ANTHROPOGENIC		33	11.1
foils and packages		14	4.7
meat		15	5.1
other		4	1.4
N of occurrence in total		296	
unidentifiable food items		16	

Table A1.2. Diet of urban foxes in Warsaw, on the basis of frequency of food types occurrence, revealed in food remains registration method. All food items have been identified

food type		N of occurrence	% of occurrence
MAMMALS		56	14.3
	rodents	10	2.6
<i>Apodemus agrarius</i>		1	0.3
<i>Apodemus flavicollis</i>		1	0.3
<i>Rattus sp.</i>		3	0.8
<i>Ondatra zibethicus</i>		1	0.3
<i>Sciurus vulgaris</i>		2	0.5
unidentified		2	0.5
	other	35	8.9
<i>Canis familiaris</i>		1	0.3
<i>Erinaceus roumanicus</i>		6	1.5
<i>Felis catus</i>		12	3.1
<i>Lepus europaeus</i>		4	1.0
<i>Sus scrofa</i>		4	1.0
<i>Talpa europaea</i>		8	2.0
unidentified		11	2.8
BIRDS		130	33.2
	Anatidae	10	2.6
<i>Aix galericulata</i>		4	1.0
<i>Anas platyrhynchos</i>		4	1.0
<i>Anas sp. f. domestica</i>		1	0.3
<i>Cygnus olor</i>		1	0.3
	Columbidae	44	11.3
<i>Columba livia f. urbana</i>		1	0.3
<i>Columba livia f. domestica</i>		1	0.3
<i>Columba palumbus</i>		4	1.0
<i>Streptopelia decaocto</i>		2	0.5
unidentified		36	9.2
	Corvidae	21	5.4
<i>Corvus cornix</i>		3	0.8
<i>Corvus frugilegus</i>		3	0.8

<i>Garrulus glandarius</i>	6	1.5
<i>Pica pica</i>	3	0.8
unidentified	6	1.5
Turdidae	10	2.6
<i>Turdus merula</i>	9	2.3
<i>Turdus philomelos</i>	1	0.3
Phasianidae	20	5.1
<i>Gallus gallus domesticus</i>	10	2.6
<i>Pavo cristatus</i>	2	0.5
<i>Phasianus colchicus</i>	8	2.0
other	25	6.6
<i>Buteo buteo</i>	1	0.3
<i>Chroicocephalus ridibundus</i>	1	0.3
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	2	0.5
<i>Curruca curruca</i>	1	0.3
<i>Dendrocopos major</i>	2	0.5
<i>Parus major</i>	1	0.3
<i>Scolopax rusticola</i>	1	0.3
<i>Strix aluco</i>	3	0.8
unidentified	13	3.3
AMPHIBIANS	2	0.5
<i>Bufo bufo</i>	2	0.5
FISHES	6	1.5
<i>Cyprinus carpio</i>	5	1.3
unidentified	1	0.3
INVERTEBRATES	1	0.3
insects	1	0.3
<i>Carabus auronitens</i>	1	0.3
CARRION	27	6.9
<i>Canis familiaris</i>	5	1.3
<i>Capreolus capreolus</i>	7	1.8
<i>Felis catus</i>	1	0.3
<i>Sus scrofa</i>	14	3.6
FRUITS	1	0.3
apples	1	0.3
EGGS	4	1.0
Phasianidae	3	0.8
Turdidae	1	0.3
ANTHROPOGENIC	164	41.9
bread	2	0.5
bread foils and packages	19	4.9
fat products packages	7	1.8
fruits and vegetables packages	6	1.5
meat	13	3.3
meat and fish packages	39	10.0
milk products packages	20	5.1
other foils and packages	46	11.8
other anthropogenic	1	0.3
snacks and candies packages	11	2.8

N of occurrence in total		391
Table A1.3. Diet of urban foxes in Warsaw. on the basis of frequency of food types occurrence, revealed in food carrying registration by camera traps method.		
food type	N of occurrence	% of occurrence
MAMMALS	163	26.5
rodents	81	13.1
<i>Apodemus</i> sp.	13	2.1
<i>Rattus</i> sp.	9	1.5
<i>Microtus</i> sp.	1	0.2
<i>Arvicola amphibius</i>	3	0.5
<i>Ondatra zibethicus</i>	1	0.2
<i>Sciurus vulgaris</i>	9	1.5
unidentified	45	7.3
other	82	13.1
<i>Capreolus capreolus</i>	4	0.6
<i>Erinaceus roumanicus</i>	4	0.6
<i>Felis catus</i>	4	0.6
<i>Lepus europaeus</i>	4	0.6
<i>Sorex</i> sp.	2	0.3
<i>Talpa europaea</i>	34	5.5
unidentified	30	4.9
BIRDS	151	24.5
Columbidae	30	4.9
<i>Columba livia</i> f. <i>urbana</i>	1	0.2
<i>Streptopelia decaocto</i>	1	0.2
unidentified	28	4.5
Corvidae	10	1.6
<i>Corvus cornix</i>	4	0.6
<i>Corvus frugilegus</i>	2	0.3
<i>Corvus monedula</i>	2	0.3
unidentified	2	0.3
Phasianidae	9	1.5
<i>Gallus gallus domesticus</i>	4	0.6
<i>Pavo cristatus</i>	1	0.2
<i>Phasianus colchicus</i>	2	0.3
unidentified	2	0.3
other	102	16.6
<i>Anas platyrhynchos</i>	3	0.5
<i>Fringilla coelebs</i>	1	0.2
<i>Scolopax rusticola</i>	1	0.2
<i>Strix aluco</i>	1	0.2
<i>Turdus merula</i>	2	0.3
unidentified Fringillidae	1	0.2
unidentified Passeridae	1	0.2
unidentified Picidae	1	0.2
unidentified	91	14.8
FISHES	7	1.1
unidentified	7	1.1
INVERTEBRATES	1	0.2
gastropods	1	0.2
unidentified	1	0.2
CARRION	48	7.8

<i>Capreolus capreolus</i>	6	1.0
<i>Sus scrofa</i>	7	1.1
birds	1	0.2
unidentified	34	5.5
FUNGI	2	0.3
<i>Calvatia gigantea</i>	1	0.2
unidentified	1	0.2
FRUITS	10	1.6
apples	6	1.0
other	4	0.6
ANTHROPOGENIC	234	38.0
bread	62	10.1
foils and packages	90	14.6
meat	42	6.8
unidentified	40	6.5
N of occurrence in total	616	
unidentifiable food items	134	

Publikacja 4: **Jackowiak M.**, Jasińska K. D., Gryz J., Guzowska E., Szyk K., Krauze-Gryz D. 2025. Is it beneficial to be a city dweller? Impact of urban conditions on the red fox reproduction. *Journal of Zoology* 325: 155-165.

ORIGINAL RESEARCH

Is it beneficial to be a city dweller? Impacts of urban conditions on red fox reproduction

M. Jackowiak^{1,2} , K. D. Jasińska² , J. Gryz³ , E. Guzowska⁴ , K. Szyk² & D. Krauze-Gryz² 

¹Institute of Environmental Protection-National Research Institute, Warsaw, Poland

²Institute of Forest Sciences, Warsaw University of Life Sciences, Warsaw, Poland

³Forest Research Institute, Raszyn, Poland

⁴Faculty of Forestry, Warsaw University of Life Sciences, Warsaw, Poland

Keywords

group size; litter size; social system; timing of reproduction; urban carnivores; *Vulpes vulpes*; urban ecology; camera trapping.

Correspondence

Mateusz Jackowiak, Institute of Environmental Protection-National Research Institute, 32 Słowicza St., Warsaw 02-170, Poland. Tel: (+48) 22 375 05 32
Email: mateusz.jackowiak@ios.edu.pl

Editor: Hazel Nichols

Associate Editor: Lorinda Hart

Received 16 March 2024; revised 15 September 2024; accepted 11 October 2024

doi:10.1111/jzo.13234

Abstract

Various species inhabit cities around the world, and numerous changes in their biology can be observed. Among them, changes in the time of reproduction or productivity are often recorded in urban populations. Firstly, we compared selected reproductive features (i.e., litter size and time of breeding) of two red fox (*Vulpes vulpes*) populations, one living in the city of Warsaw and the other inhabiting a forest-field mosaic in Central Poland. Secondly, we investigated fox reproductive and social behaviour in an extensive camera trap study in Warsaw (2018–2021). By means of generalized linear mixed effects models, we identified which factors (fox social group size, share of natural food, and level of urbanization, created by using principal components analysis for habitat and landscape variables) affected the reproduction and/or social group size of urban foxes. We found that urban foxes started breeding about 2 weeks earlier than their rural counterparts and produced bigger litters (3.98 vs. 3.48 cubs). Opposite to rural foxes where only pairs of adult foxes were reported, in the urban population, social groups were observed with a mean number of 2.37 individuals. Interestingly, none of the studied factors affected group size or litter size in urban foxes, while breeding time was influenced by the level of urbanization and share of natural food. Earlier reproduction in urban areas is fairly frequently observed and may be attributed to altered environmental conditions in urban habitats, while higher productivity is probably a consequence of higher food availability.

Introduction

The red fox *Vulpes vulpes* is one of the most widespread mesocarnivores in the world (Larivière & Pasitschniak-Arts, 1996) and a widespread mammal inhabiting numerous cities in Europe, Australia, and North America (Soulsbury et al., 2010). Foxes benefit from an increased availability of food in urban habitats (Contesse et al., 2004), which results in smaller home ranges and higher population density (Baker et al., 1998, 2000, 2001; Iossa et al., 2009). Such changes impact the ecology and behaviour of urban foxes (e.g. Adkins & Stott, 1998; Baker et al., 2007; Doncaster & Macdonald, 1991; Kobryn et al., 2023; Stepkovich et al., 2019; Tolhurst et al., 2020).

A high abundance of foxes in urban areas is possible, i.e., due to their flexible social and mating system (Baker et al., 2000; Baker, Funk, Bruford, et al., 2004; Cavallini, 1996; Iossa et al., 2009). Typically, red foxes live just in pairs. Still,

in cities, they can form social groups (of up to 10 ind., Cavallini, 1996), where the mating pair is accompanied by mainly related, but sometimes unrelated subordinate females and males (Iossa et al., 2009; Macdonald, 1979). Due to the effective utilization of food sources, extensive social groups in cities benefit from easily accessible and temporarily stable anthropogenic food (Contesse et al., 2004). Although surplus resources may support the inclusion of juveniles into social groups (Lindström, 1989), the reasons for groups forming by non-cooperating carnivores are unknown.

Increased population density can negatively impact mean litter size (Goszczyński et al., 2008; Marlow et al., 2016; Pagh et al., 2018) and number of vixens rearing cubs (Lindström, 1989). In turn, when groups were bigger and population density higher, foxes were more likely to rear multiple litters per group (Baker, Funk, Bruford, et al., 2004; Macdonald, 1979). It is debatable if higher productivity can lead to a faster increase in fox numbers in urban habitats (i.e., because

of higher cubs and juveniles mortality, e.g. Baker et al., 2007, although mortality can be counterbalanced by productivity increase, see Harris & Smith, 1987). Yet, as a consequence of sociality, alloparental care can be a significant advantage of living in a bigger group (Baker et al., 1998; Macdonald, 1979, 1980). As a result, it can be expected that a bigger group size and the presence of 'helpers' (Macdonald, 1979) can promote bigger litter size through increased survival of cubs.

Predictable and stable food sources can enable higher productivity of fox populations (e.g. Goszczyński, 1989; Kolb & Hewson, 1980; Krauze-Gryz & Gryz, 2023). In cities, anthropogenic food is stable and definitely exceeds the needs of the existing population (Baker, Funk, Harris, et al., 2004; Contesse et al., 2004), so its impact on litter size can play a similar role as the availability of rodents in non-urban habitats (Lindström, 1988).

Increased year-round food resources in urban conditions may also result in changes to the onset and duration of a breeding season (Lowry et al., 2013). For urban mammals or birds, the timing of reproduction may be different from their rural counterparts (Lowry et al., 2013), taking place earlier or for a more extended period (Beck & Heinsohn, 2006; Beliniak et al., 2022; Gryz & Krauze-Gryz, 2018; Partecke et al., 2004; Solonen, 2014). Seasonal reproduction of vertebrate species is mainly regulated by photoperiod (Bronson, 2009), and a possible explanation for changes in breeding time can be light pollution in urban areas (Partecke et al., 2005). Also, milder winter conditions due to an urban heat island effect (Błażejczyk et al., 2014) may enable animals to breed earlier (Beliniak et al., 2022; Solonen et al., 2016). So far, differences in time of reproduction between rural and urban populations have not been observed for red foxes (Harris & Smith, 1987).

Urban areas are not homogenous but resemble a patchwork of various habitats, with diversified levels of key resources or other factors, and thus, different usefulness to be inhabited by urban carnivores (Bateman & Fleming, 2012). Varying access to anthropogenic food may affect population density (Marks & Bloomfield, 1999), consequently affecting breeding parameters. Also, thermal and artificial light conditions will vary across the city and in the gradient of anthropogenic pressure (Błażejczyk et al., 2014; Schirmer et al., 2019).

Although Warsaw has been colonized by foxes for a few decades (Goszczyński, 1979; Jackowski et al., 2021) and predators have spread in every urban habitat, their occurrence remains the highest in areas of natural greenery (Jackowski et al., 2021; Krauze-Gryz et al., 2024). Such habitat selectivity is untypical for most urban foxes, who usually favour residential areas or cultivated greenery (e.g. Gloor, 2002; Kobryn et al., 2023; Kolb, 1985; Newman et al., 2003).

Our first aim was to compare selected breeding parameters (litter size and timing of reproduction) of foxes from Warsaw with a typical rural population inhabiting field and forest mosaic (Goszczyński et al., 2008; Krauze-Gryz & Gryz, 2023). Secondly, we searched for factors that affected litter size, time of reproduction, and group size of Warsaw foxes. As urban space is highly diversified, we expected that habitat composition (and access to natural vs. anthropogenic food) would be an important factor affecting breeding

parameters. We aimed to test how urbanization level (expressed as habitat type combined with artificial light intensity and urban heat island indices) and share of natural food in a diet affected litter and group size and time of reproduction of urban foxes. We supposed that light pollution can be crucial in cueing reproduction season. We assumed that litter size could also depend on social group size as the latter potentially affects the frequency of food delivery for cubs (i.e. food carrying events).

Materials and methods

Study area

Urban area

The research was conducted in Warsaw (52°13'47" N 21°00'42" E), the largest (517 km²) and the most populous (1 862 000 inhabitants, 3599 inhabitants/km²) city of Poland (Zegar, Cucko & Stepień, 2023).

The Vistula River flows through Warsaw, dividing the city into two parts. The left bank of the river is characterized by a high degree of anthropogenic transformation, while natural riparian forests have been preserved along the right bank.

Most of the city is covered by built-up areas, associated with small, cultivated greenery, while natural greenery like forests and nature reserves account for up to 20% of the city area and are located mainly on the outskirts. Including all types of green areas, their share in the city surface can be estimated at even 63% (Luniak et al., 1997).

Rural area

The research was conducted in Central Poland, in the area of the Experimental Forest Station of Warsaw University of Life Sciences, in the vicinity of the village of Rogów (51°48'59" N 19°52'48" E), about 90 km from Warsaw. This study area covered 9,441 ha of field and forest mosaic habitat. The forests accounted for approx. 17% of the area.

Field studies

Den location and breeding performance

Urban area

First, we collected all possible data on den sites known up to 2017, mainly included in master theses of students from Warsaw University of Life Sciences (Strzelecki, 2016; Zamojska, 2013), but also gathered from employees of the Municipal Forests of Warsaw, the Warsaw Greenery Management, representatives of the Polish Allotment Federation in Warsaw and managers of selected objects like airports, zoological garden, some sport facilities, heat and power plants, sewage treatment plants and more extensive industrial facilities. Also, Warsaw citizens were surveyed directly and via social media (mainly on nature-connected groups). The presence of all indicated den sites was verified during fieldwork.

In parallel, between 2017 and 2021, we conducted fieldwork throughout the year (intensified in late winter and early spring). We searched for den sites in selected city areas individually or in groups of three to six people. Den search was carried out in areas like forests, riversides, open spaces, parks, and built-up areas, where access was possible. In the areas where access was somewhat restricted (e.g. allotment gardens, some built-up or industrial areas and railway areas), we primarily based on reports from citizens/employees, which we verified in the field. Additionally, railway areas were checked while travelling by train through Warsaw. Each found den site got its code and was geolocated using a GPS device – Garmin GPSMAP® 62sc (with positioning precision ± 3 m).

All known den sites were checked each year and intensively monitored (from the end of February/beginning of March to August/September) and during four research seasons (between 2018 and 2021). Each den site was initially checked in late February/early March for signs of den renewing by foxes. All known dens were also rechecked at the beginning of April in case they started to be used later during the breeding period. Next, in March, dens with signs of fox utilization were checked two to three times, while not-utilized dens were checked only once.

Den sites in which litter occurrence was expected, were monitored with camera traps (Reconyx™ Hyperfire™ PC800, PC900, PC850, Reconyx Inc., Holmen, WI, USA, Browning® Spec Ops Advantage, Dark Ops Apex, Prometheus Group, Birmingham, AL, USA). About 30 den sites were monitored simultaneously. Each device was programmed in trail cam mode with a photo-taking function in series of three and with no interval between photo series. Each camera trap was mounted in March on a tree at 20–50 cm height and adjusted to get the best view of a den. If no significant fox activity was observed by the time of the next den check, the camera trap was removed and placed at the other den site. Since the second half of April, the number of visits at each den site was limited to one per month so as not to disturb fox residents.

Rural areas

We searched for natal dens in Rogów between 2011 and 2017 (Krauze-Gryz & Gryz, 2023). At first, we checked all sites known from previous studies (Goszczyński et al., 2008; Goszczyński & Skoczyska, 1996; Goszczyński & Wójtowicz, 2001; Juszko, 2005). We also interviewed local hunters, foresters, farmers, and scientists. Each spring (March–April), all forest complexes, mid-field woodlots, parks, and cemeteries were checked to locate all dens in the study area. All potential reproductive sites found were recorded on a GPS receiver (Garmin 62sc). The preliminary identification of natal dens was based on the presence of animal tracks/prey remains. Next, to check if the shelters were inhabited and used for breeding, we monitored them from early March to mid-July with 28 Reconyx camera traps (Reconyx™ Hyperfire™ PC90, PC800, PC850, PC900, Reconyx Inc.). If no cubs were recorded in a den with clear signs of animal presence, neighbouring dens were also checked in case juveniles were carried by a female (Goszczyński et al., 2008). If the number of cubs was clearly estimated, we moved the camera traps to new

localities to observe as many dens as possible. Each den was observed with camera traps for at least a month (Krauze-Gryz & Gryz, 2023).

Data collection and analysis

Fox reproduction and social organization

The time of the cubs' birth was estimated based on their age assessment in collected camera-trap photos. The age of fox cubs was assessed based on their morphology and fur coloration and specified sequence of their changes, with an accuracy of about 4–7 days (Goszczyński, 1995; Harris, 1978). Considering the estimated age of cubs and assuming that they first step outside the den at about 4 weeks after birth (Soulsbury et al., 2008), we estimated the probable time of birth (assigned to 5-day periods, starting from the 54th day of the year). The number of collected records when it was possible to assess the birth time was 28 in the urban area and 13 in the rural area.

Litter size was assessed based on the number of cubs that appeared in the camera-trap photos (litter size at emergence). However, if any of the cubs bore identification marks enabling its clear identification and were not seen in a photo with the highest cubs number, they were added to the obtained maximum number of cubs. Moreover, reports from urban citizens and our direct observations of fox litters during den site monitoring (14 cases in total) were collected to assess litter size. In the rural area, apart from camera trapping, we also conducted direct observations of reproduction sites using thermovision cameras (Bullard TacSight) or IR noctovision binoculars (Yukon NVB Pro 2,5×42) to assess litter size (Krauze-Gryz & Gryz, 2023). The number of litters for which we obtained their size was 56 in the urban area (Table S1) and 130 in the rural area (Krauze-Gryz & Gryz, 2023).

The assessment of social group size in urban areas (according to the definition of Dornig & Harris, 2019a) was conducted by counting fully grown (over 12 months old) resident foxes that appeared in photos. To identify individuals appearing in photos, we used the methodology presented by Sarmiento et al. (2009) and Dornig and Harris (2019b), based on using specific morphological features of individuals. Among the most important were body size and condition, fur coloration and condition, tail shape, head shape and coloration (with particular reference to muzzle and ears), shape and length of black 'socks' on legs and presence of injuries and scars (especially as a result of mange symptoms). Due to the fact, that a small number of our camera traps took colour photos at night, and this would have significantly increased the possibility of individual recognition (Dornig & Harris, 2019b), for each social group, the minimal number of fully identified adult individuals was used as a group size. To verify the method, two authors (MJ and EG) independently analysed data from seven camera traps (each from a different den site) and assessed social group size; the same number of recognized individuals was obtained by both authors. As shown in Krauze-Gryz and Gryz (2023), the group size in our rural area size never exceeded two fully grown foxes.

For each monitored den site with confirmed litter presence in an urban area, we also used camera traps to register food-carrying behaviour and estimate the carrying rate (Wagnon & Serfass, 2017; Windell et al., 2019). Food carrying events were noted (from the date of camera trap installation to the end of July), and carrying items were recognized and classified as 'natural' (like mammals, birds, or carrion) or 'non-natural' (any food of anthropogenic origin). If a food item was unrecognizable, it was classified as 'unidentifiable'. Carrying rates were counted by demerging the number of food-carrying events per the number of days of camera-trap exposition (i.e., camera-trap days). Additionally, for each monitored natal den site, the share of each food group in the whole number of registered food items was counted.

Spatial analysis

Den sites locations in Warsaw (urban areas) were classified into one of the habitat types (based on the character of the direct surrounding of a given den): built-up areas, cemeteries, forests, industrial areas, old city fortifications, open areas, parks, railway areas and riversides, others. For each den site, its distance to the city centre (to the Palace of Culture and Science) was assessed.

An average urban fox home range is usually between 50 to 100 ha (Soulsbury et al., 2010); thus, we adopted a radius of 500 m around each natal den (referring to approx. 75 ha circular home range), in which habitat structure was studied. In each buffer zone, habitats were classified into one of the generalized Corine Land Cover classes and grouped into three subgroups labelled 'buildings', 'semi-natural green areas', and 'forests'. Buildings (continuous and discontinuous urban fabric), assumingly, provided mostly anthropogenic food. Semi-natural green areas (semi-natural green areas, parks, allotment gardens, industrial areas) and forests (forests, according to Corine Land Cover) were assumed to provide more natural food sources. For each den, the share of each habitat subgroup was calculated. All spatial analyses were performed using the QGIS package (v. 3.10). For each natal den site, the level of artificial light was assigned on the basis of data from the website lightpollutionmap.info, and the urban heat island effect (UHI-index) was assessed on the basis of Błażejczyk et al. (2014).

Statistical analysis

Differences in the mean birth time between urban and rural areas were analysed using Student's *t*-test. In turn, litter size and social group size data did not follow a normal distribution (Shapiro-Wilk test, $W = 0.95$, $P = 0.023$; $W = 0.84$, $P < 0.001$; respectively), so the Mann-Whitney test was used. For the time of birth, the middle day of each assigned 5-day period was taken (i.e., 56th for the 54–58th day of the year period and similarly for the consecutive periods).

To obtain a measure of urbanization from each den location in Warsaw, we used a principal component analysis (PCA) with varimax rotation (Morton & Altschul, 2019) of habitat and other landscape variables (share of forests and semi-natural green areas, distance to the city centre, level of artificial light

and the urban heat island effect). Based on the Kaiser-Meyer-Olkin test, we removed the share of buildings from PCA, as it gained a lower than 0.5 value (Kaiser, 1974). A scree test and parallel analysis (Fig. S1) were used to determine the number of components to extract (Morton & Altschul, 2019).

To investigate factors influencing date of birth, social group, and litter size for foxes who lived in Warsaw, generalized linear mixed-effect models (GLMMs) with Poisson distribution were fitted. First, we analysed Pearson's correlation between two pairs of variables not used in PCA: group size and carrying rate ($r = 0.22$, $t = 1.18$, d.f. = 27, $P = 0.250$) and natural and non-natural type of food ($r = -0.76$, $t = -5.10$, d.f. = 19, $P < 0.001$) (Figs S2 and S3). As correlation was confirmed between the natural and non-natural types of food, we used only natural type in built models. For the day of birth and group size, we fitted models using natural food and habitat (PCA) as explanatory variables. To avoid overfitting the model for litter size, we built two models—one using natural food and habitat (PCA) as explanatory variables and the second one using animal-related variables (size of social group and carrying rate) as explanatory variables. For each model, we used den code (each den has its own code, which did not change overall years of research) as a random effect.

All analyses were performed using R (v.4.3.0, R Core Team, 2023). We used the 'psych' package (Revelle, 2024) to conduct PCA and the 'lme4' package (Bates et al., 2015) to carry out GLMMs.

Results

Principal component analysis of habitat and landscape variables

PCA of our habitat and landscape measures revealed one component and explained 80% of the variance (Table 1). This component was characterized by item loadings related to lower levels of forest cover and higher levels of urbanization-related factors (i.e., share of semi-natural green areas, artificial light, and urban heat island effect). It was labelled 'Urbanization'.

Den sites utilization and distribution in the urban area

From October 2017 to the end of 2021, 254 red fox den sites were found in Warsaw, of which 19.3% were used as natal

Table 1 Principal component analysis of habitat and landscape variables

Item	Varimax-rotated component (PC1)
Distance to the city centre	−0.92
Share of forests in 500 m buffer	−0.90
Share of semi-natural green areas in 500 m buffer	0.79
Level of artificial light	0.96
Urban heat island effect	0.89

dens. The majority of dens (76%) were located in forests (Table S2).

Comparison of urban and rural fox reproduction

Foxes living in Warsaw produced slightly bigger litters (mean $\pm$ se being 3.98 ± 0.21 , $N = 56$, min = 1, max = 7) than their rural conspecifics (3.48 ± 0.08 , $N = 130$, min = 1, max = 6) (Mann-Whitney U test, $Z = 1.98$, $P = 0.048$). They also started to breed approximately 2 weeks earlier (i.e., the mean day of birth $\pm$ se being 76.4 ± 2.0 , $N = 28$) than rural foxes (91.3 ± 1.9 , $N = 13$) (t -test for equal means, $t = 5.28$, $P < 0.001$). Most cub births in Warsaw occurred between the 3rd and 22nd of March, with the peak between the 8th and 12th of March (Fig. 1).

Variation in breeding parameters and social group size in urban fox population

Litter size

We analysed 56 records of the litter size of red foxes living in Warsaw in the years 2018–2021. The mean litter size of urban foxes did not differ between those 4 years (Kruskal-Wallis test, $H = 6.53$, d.f. = 3, $P = 0.089$). Thus, we have not used the year as a variable in preparing a model. To fit a GLMM, we used only 44 observations, for which we had all the requested data. Among all factors affecting litter size, none of them was significant (Table 2).

Date of birth

To investigate factors affecting the date of birth of red foxes in Warsaw, we analysed 36 observations. Both factors (natural food and level of urbanization) potentially affecting the date of birth of urban foxes were significant in our analysis (Table 3).

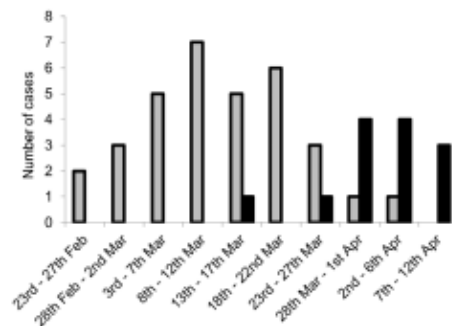


Figure 1 Distribution of estimated parturition time of red foxes in the urban area (light grey) and rural area (dark grey) in 2018–2021.

Table 2 Model output for the model investigating factors influencing litter size of the red fox in the urban area

Factors	Estimate	se	z value	P value
Animal-related variables				
Intercept	1.2830	0.2280	5.626	< 0.001
Group size	0.0865	0.0794	1.089	0.276
Carrying rate	-0.0109	0.0647	-0.168	0.866
Habitat and food variables				
Intercept	1.8465	0.3188	5.792	< 0.001
Natural food	-0.7804	0.6513	-1.198	0.231
Urbanization	0.0656	0.1588	0.413	0.680

The higher the share of natural food in foxes' diet the earlier day of birth (Fig. 2), but the higher the level of urbanization the later day of red foxes' birth (Fig. 3).

Size of social groups

We analysed 41 records of social group size of red foxes living in Warsaw in the years 2018–2021. The mean size of a social group (with se) was 2.37 ± 0.17 individuals, and it ranged between 1 and 5 in each of the four analysed years. The number of foxes in a group did not change between years (Kruskal-Wallis test, $H = 5.62$, d.f. = 3, $P = 0.132$). Among all the factors potentially affecting the size of social groups, none of them were significant (Table 4).

Discussion

In this extensive study of red fox reproductive behaviour and social organization, we confirmed that the two major breeding parameters of the red fox, i.e., time of birth and the litter size, tended to differ between urban and rural foxes. Moreover, as expected, some intra-specific variation in urban foxes was found, i.e., urbanization level or natural food share affected the time of birth. Mean litter size and social group size in the Warsaw fox population were stable during the whole research period, and none of the analysed factors influenced these parameters.

We found that Warsaw foxes started to breed about 2 weeks earlier than rural foxes in central Poland. Typically, the peak of red fox births in Poland occurs from the end of March to the beginning of April (Goszczyński, 1995; Jędrzejewska & Jędrzejewski, 1998). Although parturition in European foxes can appear between February and May (Cavallini & Santini, 1995), the actual birth peak correlates with an increasing latitude (e.g. Fairley, 1970; Walton & Mattisson, 2021; Zapata

Table 3 Model output for the model investigating factors influencing the date of birth of red foxes in the urban area

Factors	Estimate	se	z value	P value
Intercept	4.5238	0.0888	50.954	<0.001
Natural food	-0.4577	0.1766	-2.591	0.010
Urbanization	0.0956	0.0419	2.285	0.022

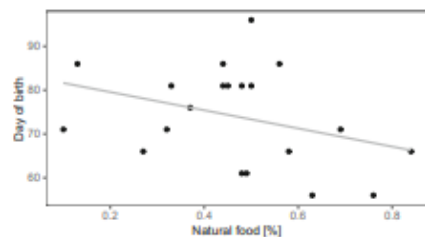


Figure 2 The influence of a share of natural food on the day of birth of the red fox in the urban area (Warsaw).

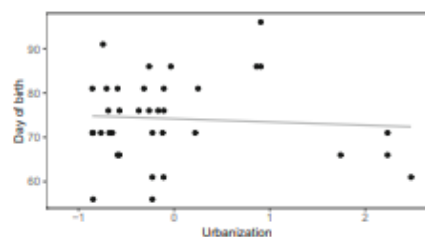


Figure 3 The influence of a level of urbanization on the day of birth of the red fox in the urban area (Warsaw).

Table 4 Model output for the model investigating factors influencing the size of social groups

Factors	Estimate	se	z value	P value
Intercept	0.9523	0.4209	2.263	0.024
Natural food	0.0415	0.8275	0.050	0.960
Urbanization	-0.0685	0.2009	-0.341	0.733

et al., 1997). In some other studied urban fox populations, the time of birth was compatible with the average time of births observed in the region (Harris & Smith, 1987). Also, no differences in the timing of reproduction were found between other species of urban and rural predators (Iossa et al., 2010). Only in the case of urban raccoons an extended breeding season (Hadidian et al., 2010) was suspected. However, such early reproduction was observed for several urban bird or mammal species (Beck & Heinsohn, 2006; Beliniak et al., 2022; Gryz & Krauze-Gryz, 2018; Partecke et al., 2004; Solonen, 2014), but the reasons of such phenomenon are unclear (Partecke et al., 2004).

As we showed in the case of Warsaw foxes, among factors that can possibly influence reproduction timing in red foxes are natural food supply and urbanization level. The impact of food availability is compatible with other studies (Cavallini & Santini, 1995; Kolb & Hewson, 1980). We can expect that

stable food sources in urban areas, including natural prey, limiting winter food shortages can lead to earlier reproduction. Also, habitat alteration level (i.e., urbanization level) can be important. The timing of reproduction in mammals is mainly driven by changes in photoperiod and its effector hormone secretion—melatonin (Bronson, 2009; Goldman, 1999; Nieminen et al., 2004). Indeed, light exposure could cause some birds to lay eggs earlier (Dominoni et al., 2013; Kempaers et al., 2010). Another important factor responsible for reproduction regulation is temperature. Ambient temperature, in combination with food availability, impacts energy balance in animals, and circannual changes in energy balance can cause seasonality in reproduction (Bronson, 2009). Urban habitats are characterized by increased mean ambient temperature, known as an urban heat island (UHI) phenomenon (Heisler & Brazel, 2010). Contrary to our expectations, the level of urbanization seemed to affect reproduction time positively, i.e. foxes that inhabited more altered urban habitats started to breed later. Yet, it can be concordant with the significance of natural prey in timing fox reproduction. As Warsaw areas of natural greenery are refuges for numerous rodents and bird species (Lesiński et al., 2017, 2021), potential prey for foxes, it is understandable that lower access to such areas limits prey availability and delays fox reproduction. Nevertheless, this result must be treated cautiously as the number of den sites located in more urbanized areas was rather low. Also, the impact of other conditions on urban mammal reproduction, like population age structure, milder climate, or physiological changes in urban populations, cannot be excluded.

The litter size of urban foxes was also slightly larger than the one recorded for rural foxes; the value was rather typical for this species (e.g. Baker et al., 2006; Cavallini & Santini, 1996; Goszczyński et al., 2008; Kauhala, 1996), but lower than usually observed in other cities (Harris & Smith, 1987; Marks & Bloomfield, 1999; Soulsbury et al., 2007). Fox litters are usually between three to five cubs (e.g. Baker et al., 2006; Cavallini & Santini, 1996; Fairley, 1970; Goszczyński et al., 2008; Kauhala, 1996; Krauze-Gryz & Gryz, 2023; Vos, 1994; Weber et al., 1999; Zapata et al., 1997). Typically no differences in mean litter size between urban and rural predators were recorded, or even urban litters tended to be smaller than in non-urban areas (Iossa et al., 2010). Only in the case of urban raccoons potentially bigger litters were recorded (Prange et al., 2003). Essential to obtain actual litter size value is the method of its estimation. Counting placental scars is thought to be more accurate (Harris, 1979; Lindström, 1981, 1994a), while direct and indirect observations (for example, through camera traps) can underestimate litter size, as about 15% of cubs in a litter die before first emergence of a den (Harris & Baker, 2001). However, the method of litter size assessment should not affect our conclusions, as we compared rural and urban foxes' productivity by using the same method. On the other hand, litter pooling is quite common among foxes (Baker et al., 1998; Baker, Funk, Bruford, et al., 2004). We did not observe such a phenomenon in our urban foxes, yet it cannot be excluded that, in some cases, the number of juveniles registered could come from a multiple (possibly double) litter.

Contrary to rural red foxes in Poland, where only a pair of adults was always observed (Krauze-Gryz & Gryz, 2023), Warsaw foxes formed bigger social groups of even five individuals. Although the average group size was quite small compared to social groups observed in other cities (Baker et al., 2000), their presence is novel for Poland. It is not fully clear why foxes form social groups. One of the possible explanations is the resource dispersion hypothesis (RDH), which states that if resources are dispersed in space or time but rich enough to cover the needs of more individuals than just home range resident pair, animals can join into groups, sharing the same space with minimal costs for each individual (Macdonald, 1983). In such a situation, the number of individuals sharing the same space depends on the average amount of resources and not the home range size (Macdonald, 1983). Yet, as urban habitats differ in access to resources and, consequently, fox population density, sociality can also be observed as a response to urban area structure and share of different habitats, offering various resource availability. However, we found no evidence that distance from the centre or share of anthropogenic habitat influenced social group size. If resources are dispersed and limited, high competitive pressure from neighbouring residents may drive forming bigger territories, favouring social group formation (Doncaster & Macdonald, 1992). In areas other than highly human-modified habitats (providing mostly anthropogenic food), food can be much limited and diversified in composition, size, and energy value, promoting bigger home ranges to ensure access to resources and causing intensified competition between foxes. This, in turn, would lead to the forming of bigger social groups for more effective territory defence. However, territorial defence was observed to be performed only by the dominant pair (White & Harris, 1994), which suggests another explanation for social group maintenance. In other urban carnivores, coyotes (*Canis latrans*) social system did not differ from that of the rural population, although groups could be potentially bigger in cities (Atwood, 2006) (coyotes also concentrate their activity mostly in natural habitat areas; see Gehrt et al., 2009). Similarly, kit foxes (*Vulpes macrotis*) tended to maintain bigger social groups in urban areas than in rural ones (Cypher, 2010), while generally solitary living and territorial raccoons (*Procyon lotor*) seem to show much social plasticity in cities, where concentrated food sources are accessible (Smith & Engeman, 2002).

Social group size did not impact cub numbers per group in Warsaw despite our initial expectations. Alloparental care of cubs was suspected to be important in shaping higher litter size, and 'helpers' impact would result in an increased amount of food delivered to cubs (Macdonald, 1979). In Zabel & Taggart's study (1989), alloparental care increased cubs' survival significantly. In our study, where mean litter size was counted mostly by observations of cubs instead of placental scar counts, subordinates' input in cubs' higher survival should be particularly visible. However, we did not find any relationship between adult and cub numbers, so we did not find any dependence between cub numbers and food carrying rate. The lack of such relationships is in accordance with an urban fox study from Bristol, where higher group size did not result in more

frequent food delivery (opposite, it resulted in a lower number of provisioning trips) (Baker et al., 1998). In the case of food carrying rate, it is probable that groupmates can react by increasing the volume of transported food rather than its amount (Lindström, 1994b) or providing cubs with high-energy food rather than easily accessible but not optimal prey (Lanszki et al., 2023). It can explain the lack of dependence between the number of food provision trips and the number of cubs, but it does not explain why the number of adults did not affect the number of observed cubs.

We did not find a significant relation between natural food supply and mean litter size. A positive influence of food availability on the litter size was documented for foxes (Goszczyński, 1989; Kolb & Hewson, 1980; Lindström, 1988). Supplemented food can influence fox individual development (Lindström, 1983), and the good body condition of mammalian carnivores can impact their breeding success (Boertje & Stephenson, 1992). Consequently, it is possible that annually stable food sources can potentially lead to higher nutrition, especially during winter, and result in better conditions during mating and gestation season. Lindström (1988) suggested that vivexens can, to some extent, predict future rodent supplies. Urban food sources (including natural prey) can be more unpredictable, as they are variable in time and space (in accordance with RDH assumptions, Macdonald, 1983), which may be why they did not lead to higher productivity in the fox population.

Differences in reproduction behaviour or social organization were observed between urban and rural populations of several carnivore species, with a tendency to higher reproductive success, better survivorship, and more frequent aggregation behaviour in urban carnivores (Bateman & Fleming, 2012). Our comparison of urban and rural fox populations revealed significant differences in both populations' reproduction time and productivity. The shift in the reproduction time of urban carnivore populations may be driven by numerous factors, including food availability, light pollution, urban heat island effect, and/or habitat usability, or a combination of these factors. Contrary to what was expected, higher urbanization levels delayed breeding in urban foxes. In turn, the availability of natural food turned out to be crucial for them to start to breed early. We did not confirm any of the studied factors to affect the number of cubs in a litter. This may be due to very high habitat heterogeneity and various habitat variables influencing each other and being variable in time and space. We thus conclude that an extensive study conducted over a rural-urban gradient is necessary to understand better what makes rural and urban foxes different.

Acknowledgements

We would like to express our gratitude to all students of Warsaw University of Life Sciences-SGGW, engaged in den sites searching and monitoring: Monika Owsianka, Paulina Pomarańska, Izabella Zapędowska, Jakub Hoser, Martyna Wirowska and Karolina Jankowska. We are also grateful to all Warsaw inhabitants and the Municipal Forest of Warsaw employees for each data on the den site location or litter observation. We

would like to give our special thanks to Mr. Józef Mierzwiński for his engagement in collecting data on foxes and their dens in Warsaw forests and Mr. Marek Suchodolski for his invaluable help with field studies in Kabaty Forest. We also would like to thank Reviewers: Carl D. Soulsbury and the second, anonymous Reviewer for their advice and comments which improved our work.

Funding

The research was partially financed by the Polish Ministry of Science and Higher Education with funds from the Institute of Forest Sciences, Warsaw University of Life Sciences (WULS), for the purpose of scientific research.

Author contributions

MJ, DK-G, JG and KDJ developed the study concept; MJ, JG and DK-G designed methodology; MJ, KDJ, JG, EG and DK-G collected the data; MJ cured data and prepared database; KS did spatial analysis; MJ and KDJ did formal analysis; MJ led the writing of the manuscript; KDJ, JG and DK-G reviewed and edited manuscript; MJ and JG provided resources; MJ acquired funds; DK-G supervised the project. All authors contributed significantly to the drafts and gave final approval for publication. All authors agreed with the contents of the manuscript and approved the submitted version of the manuscript.

Conflict of interest

No conflict of interest to be declared.

Data availability statement

All necessary data are included as supplementary material (Tables S1 and S2, Figs S1–S3).

References

- Adkins, C. A., & Stott, P. (1998). Home ranges, movements and habitat associations of red foxes *Vulpes vulpes* in suburban Toronto, Ontario, Canada. *Journal of Zoology*, **244**, 335–346.
- Atwood, T. C. (2006). The influence of habitat patch attributes on coyote group size and interaction in a fragmented landscape. *Canadian Journal of Zoology*, **84**, 80–87.
- Baker, P., Funk, S., Harris, S., Newman, T., Saunders, G., & White, P. (2004). *The impact of human attitudes on the social and spatial organization of urban foxes (Vulpes vulpes) before and after an outbreak of sarcoptic mange*. In 4th international symposium on urban wildlife conservation, Tucson, may 1999 (pp. 153–163).
- Baker, P., Furlong, M., Southern, S., & Harris, S. (2006). The potential impact of red fox *Vulpes vulpes* predation in agricultural landscapes in lowland Britain. *Wildlife Biology*, **12**, 39–50.
- Baker, P. J., Dowding, C. V., Molony, S. E., White, P. C. L., & Harris, S. (2007). Activity patterns of urban red foxes (*Vulpes vulpes*) reduce the risk of traffic-induced mortality. *Behavioral Ecology*, **18**, 716–724.
- Baker, P. J., Funk, S. M., Bruford, M. W., & Harris, S. (2004). Polygyny in a red fox population: Implications for the evolution of group living in canids? *Behavioral Ecology*, **15**, 766–778.
- Baker, P. J., Funk, S. M., Harris, S., & White, P. C. (2000). Flexible spatial organization of urban foxes, *Vulpes vulpes*, before and during an outbreak of sarcoptic mange. *Animal Behaviour*, **59**, 127–146.
- Baker, P. J., Newman, T., & Harris, S. (2001). Bristol's foxes—40 years of change. *British Wildlife*, **12**, 411–417.
- Baker, P. J., Robertson, C. P. J., Funk, S. M., & Harris, S. (1998). Potential fitness benefits of group living in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Animal Behaviour*, **56**, 1411–1424.
- Bateman, P. W., & Fleming, P. A. (2012). Big city life: Carnivores in urban environments. *Journal of Zoology*, **287**, 1–23.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**, 1–48.
- Beck, N. R., & Heinsohn, R. (2006). Group composition and reproductive success of cooperatively breeding white-winged choughs (*Corcorax melanorhamphos*) in urban and non-urban habitat. *Austral Ecology*, **31**, 588–596.
- Beliniak, A., Gryz, J., Klich, D., Jasińska, K., & Krauze-Gryz, D. (2022). Body condition and breeding of urban red squirrels: Comparison of two populations affected by different levels of urbanization. *Animals*, **12**, 3246.
- Błażejczyk, K., Kuchcik, M., Milewski, P., Dudek, W., Kręgisz, B., Błażejczyk, A., Szmyd, J., Degórska, B., & Pałczyński, C. M. (2014). *Miejska wyspa ciepła w Warszawie: uwarunkowania klimatyczne i urbanistyczne [Urban Heat Island in Warsaw: Climatic and urbanistic conditions]*. Wydawnictwo Akademickie SEDNO Spółka z o. o.
- Boertje, R., & Stephenson, R. (1992). Effects of ungulate availability on wolf reproductive potential in Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, **70**, 2441–2443.
- Bronson, F. H. (2009). Climate change and seasonal reproduction in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B: Biological Sciences*, **364**, 3331–3340.
- Cavallini, P. (1996). Variation in the social system of the red fox. *Ethology Ecology & Evolution*, **8**, 323–342.
- Cavallini, P., & Santini, S. (1995). Timing of reproduction in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **60**, 337–342.
- Cavallini, P., & Santini, S. (1996). Reproduction of the red fox *Vulpes vulpes* in Central Italy. *Annales Zoologici Fennici*, **33**, 267–274.
- Contesse, P., Hegglin, D., Gloor, S., Bontadina, F., & Deplazes, P. (2004). The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of anthropogenic food in the city of Zurich, Switzerland. *Mammalian Biology*, **69**, 81–95.

- Cypher, B. L. (2010). Kit foxes (*Vulpes vulpes*). In S. D. Gehrt, S. P. D. Riley, & B. L. Cypher (Eds.), *Urban carnivores: Ecology, conflict, and conservation* (pp. 48–61). Johns Hopkins University Press.
- Dominoni, D., Quetting, M., & Partecke, J. (2013). Artificial light at night advances avian reproductive physiology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **280**, 20123017.
- Doncaster, C. P., & Macdonald, D. W. (1991). Drifting territoriality in the red fox *Vulpes vulpes*. *The Journal of Animal Ecology*, **60**, 423–439.
- Doncaster, C. P., & Macdonald, D. W. (1992). Optimum group size for defending heterogeneous distributions of resources: A model applied to red foxes, *Vulpes vulpes*, in Oxford City. *Journal of Theoretical Biology*, **159**, 189–198.
- Dorning, J., & Harris, S. (2019a). Quantifying group size in the red fox: Impacts of definition, season and intrusion by non-residents. *Journal of Zoology*, **308**, 37–46.
- Dorning, J., & Harris, S. (2019b). The challenges of recognising individuals of species with few distinguishing features: Identifying red foxes *Vulpes vulpes* from camera trap photos. *PLoS One*, **14**, e0216531.
- Fairley, J. S. (1970). The food, reproduction, form, growth and development of the fox *Vulpes vulpes* (L.) in north-East Ireland. *Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B: Biological, Geological, and Chemical Science*, **69**, 103–137.
- Gehrt, S. D., Anchor, C., & White, A. L. (2009). Home range and landscape use of coyotes in a metropolitan landscape: Conflict or coexistence? *Journal of Mammalogy*, **90**, 1045–1057.
- Gloor, S. (2002). *The rise of urban foxes (Vulpes vulpes) in Switzerland and ecological and parasitological aspects of a population in the recently colonised city of Zurich*. PhD thesis, University of Zurich.
- Goldman, B. D. (1999). The Siberian hamster as a model for study of the mammalian photoperiodic mechanism. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, **460**, 155–164.
- Goszczyński, J. (1979). Penetration of mammals over urban green spaces in Warsaw. *Acta Theriologica*, **24**, 419–423.
- Goszczyński, J. (1989). Population dynamics of the red fox in central Poland. *Acta Theriologica*, **34**, 141–154.
- Goszczyński, J. (1995). *Lis. Monografia przyrodniczo-łowiecka*. Warsaw, Poland. OIKOS Oficyna Wydawnicza.
- Goszczyński, J., Misiorowska, M., & Juszko, S. (2008). Changes in the density and spatial distribution of red fox dens and cub numbers in central Poland following rabies vaccination. *Acta Theriologica*, **53**, 121–127.
- Goszczyński, J., & Skoczynska, J. (1996). Density estimation, family group size and recruitment in a badger population near Rogów (Central Poland). *Miscellanea Zoologica*, **19**(2), 27–33.
- Goszczyński, J., & Wójtowicz, I. (2001). Annual dynamics of den use by red foxes *Vulpes vulpes* and badgers *Meles meles* in central Poland. *Acta Theriologica*, **46**, 407–417.
- Gryz, J., & Krauze-Gryz, D. (2018). Influence of habitat urbanisation on time of breeding and productivity of tawny owl (*Strix aluco*). *Polish Journal of Ecology*, **66**, 153–161.
- Hadidian, J., Prange, S., Rosatte, R., Riley, S. P. D., & Gehrt, S. D. (2010). Raccoons (*Procyon lotor*). In S. D. Gehrt, S. P. D. Riley, & B. L. Cypher (Eds.), *Urban carnivores: Ecology, conflict, and conservation* (pp. 34–47). Johns Hopkins University Press.
- Harris, S. (1978). Age determination in the red fox (*Vulpes vulpes*) – An evaluation of technique efficiency as applied to a sample of suburban foxes. *Journal of Zoology*, **184**, 91–117.
- Harris, S. (1979). Age-related fertility and productivity in red foxes, *Vulpes vulpes*, in suburban London. *Journal of Zoology*, **187**, 195–199.
- Harris, S., & Baker, P. (2001). *Urban foxes*. Whittet Books.
- Harris, S., & Smith, G. C. (1987). Demography of two urban fox (*Vulpes vulpes*) populations. *Journal of Applied Ecology*, **24**, 75–86.
- Heisler, G. M., & Brazel, A. J. (2010). The urban physical environment: Temperature and urban heat islands. In J. Aitkenhead-Peterson & A. Volder (Eds.), *Urban ecosystem ecology: Agronomy monograph 55* (pp. 29–56). American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America.
- Iossa, G., Soulsbury, C. D., Baker, P. J., Edwards, K. J., & Harris, S. (2009). Behavioral changes associated with a population density decline in the facultatively social red fox. *Behavioral Ecology*, **20**, 385–395.
- Iossa, G., Soulsbury, C. D., Baker, P. J., & Harris, S. (2010). A taxonomic analysis of urban carnivore ecology. In S. D. Gehrt, S. P. D. Riley, & B. L. Cypher (Eds.), *Urban carnivores: Ecology, conflict, and conservation* (pp. 172–180). Johns Hopkins University Press.
- Jackowiak, M., Gryz, J., Jasińska, K., Brach, M., Bolibok, L., Kowal, P., & Krauze-Gryz, D. (2021). Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976–2019. *Scientific Reports*, **11**, 13931.
- Jędrzejewska, B., & Jędrzejewski, W. (1998). *Predation in vertebrate communities: The Białowieża primeval Forest as a case study* (vol. 135). Springer Berlin.
- Juszko, S. (2005). *The impact of predation on a brown hare mortality in central Poland*. Ph. D. thesis, Warsaw Agricultural University.
- Kaiser, H. F. (1974). An index of factorial simplicity. *Psychometrika*, **39**(1), 31–36.
- Kauhala, K. (1996). Reproductive strategies of the raccoon dog and the red fox in Finland. *Acta Theriologica*, **41**, 51–58.
- Kempnaers, B., Borgström, P., Loës, P., Schlicht, E., & Valcu, M. (2010). Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. *Current Biology*, **20**, 1735–1739.
- Kobryn, H. T., Swinhoe, E. J., Bateman, P. W., Adams, P. J., Shephard, J. M., & Fleming, P. A. (2023). Foxes at your front door? Habitat selection and home range estimation of

- suburban red foxes (*Vulpes vulpes*). *Urban Ecosystems*, **26**, 1–17.
- Kolb, H. H. (1985). Habitat use by foxes in Edinburgh. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, **40**, 139–143.
- Kolb, H. H., & Hewson, R. (1980). The diet and growth of fox cubs in two regions of Scotland. *Acta Theriologica*, **25**, 325–331.
- Krauze-Gryz, D., & Gryz, J. (2023). Den-dwelling carnivores in Central Poland: Long-term trends in abundance and productivity. *Diversity*, **15**, 32.
- Krauze-Gryz, D., Jackowiak, M., Klich, D., Gryz, J., & Jasińska, K. D. (2024). Following urban predators – Long-term snow-tracking data reveals changes in their abundance and habitat use. *Journal of Zoology*, **323**, 213–224.
- Lanski, J., Bende, Z., Nagypati, N., Lanszki, Z., & Pongrácz, P. (2023). Optimal prey for red fox cubs – An example of dual optimizing foraging strategy in foxes from a dynamic wetland habitat. *Ecology and Evolution*, **13**, e10033.
- Larivière, S., & Pasitschniak-Arts, M. (1996). *Vulpes vulpes*. *Mammalian Species*, **537**, 1–11.
- Lesiński, G., Gryz, J., & Krauze-Gryz, D. (2017). Which species of small mammals tolerate highly urbanized areas—the study in Warsaw agglomeration and surroundings. *Studia Ecologiae et Bioethicae*, **15**, 5–13.
- Lesiński, G., Gryz, J., Krauze-Gryz, D., & Stolarz, P. (2021). Population increase and synurbanization of the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* in some wooded areas of Warsaw agglomeration, Poland, in the years 1983–2018. *Urban Ecosystems*, **24**, 481–489.
- Lindström, E. (1981). Reliability of placental scar counts in the red fox (*Vulpes vulpes* L.) with special reference to fading of the scars. *Mammal Review*, **11**, 137–149.
- Lindström, E. (1983). Condition and growth of red foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to food supply. *Journal of Zoology*, **199**, 117–122.
- Lindström, E. (1988). Reproductive effort in the red fox, *Vulpes vulpes*, and future supply of a fluctuating prey. *Oikos*, **52**, 115–119.
- Lindström, E. (1989). Food limitation and social regulation in a red fox population. *Ecography*, **12**, 70–79.
- Lindström, E. R. (1994a). Placental scar counts in the red fox (*Vulpes vulpes* L.) revisited. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **59**, 169–173.
- Lindström, E. R. (1994b). Large prey for small cubs – On crucial resources of a boreal red fox population. *Ecography*, **17**, 17–22.
- Lowry, H., Lill, A., & Wong, B. B. (2013). Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biological Reviews*, **88**, 537–549.
- Luniak, M., Kozłowski, P., & Nowicki, W. (1997). Magpie *Pica pica* in Warsaw – Abundance, distribution and changes in its population. *Acta Ornithologica*, **32**, 77–86.
- Macdonald, D. W. (1979). 'Helpers' in fox society. *Nature*, **282**, 69–71.
- Macdonald, D. W. (1980). Social factors affecting reproduction amongst red foxes (*Vulpes vulpes* L., 1758). In E. Zimen (Ed.), *The red fox: Symposium on behaviour and ecology* (pp. 123–175). Springer.
- Macdonald, D. W. (1983). The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, **301**, 379–384.
- Marks, C. A., & Bloomfield, T. E. (1999). Distribution and density estimates for urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Melbourne: Implications for rabies control. *Wildlife Research*, **26**, 763–775.
- Marlow, N. J., Thomson, P. C., Rose, K., & Kok, N. E. (2016). Compensatory responses by a fox population to artificial density reduction in a rangeland area in Western Australia. *Conservation Science Western Australia*, **10**, 1–10.
- Morton, F. B., & Altschul, D. (2019). Data reduction analyses of animal behaviour: Avoiding Keiser's criterion and adopting more robust automated methods. *Animal Behaviour*, **149**, 89–95.
- Newman, T. J., Baker, P. J., Simcock, E., Saunders, G., White, P. C. L., & Harris, S. (2003). Changes in red fox habitat preference and rest site fidelity following a disease-induced population decline. *Acta Theriologica*, **48**, 79–91.
- Nieminen, P., Pykönen, T., Asikainen, J., Mononen, J., & Mustonen, A. M. (2004). Effects of fasting and exogenous melatonin on annual rhythms in the blue fox (*Alopex lagopus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **139**, 183–197.
- Pagh, S., Chriél, M., Madsen, A. B., Jensen, T.-L. W., Elmeros, M., Asferg, T., & Hansen, M. S. (2018). Increased reproductive output of Danish red fox females following an outbreak of canine distemper. *Canid Biology & Conservation*, **21**, 12–20.
- Partecke, J., Van't Hof, T., & Gwinner, E. (2004). Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): Result of phenotypic flexibility or genetic differences? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **271**, 1995–2001.
- Partecke, J., Van't Hof, T. J., & Gwinner, E. (2005). Underlying physiological control of reproduction in urban and forest-dwelling European blackbirds *Turdus merula*. *Journal of Avian Biology*, **36**, 295–305.
- Prange, S., Gehrt, S. D., & Wiggers, E. P. (2003). Demographic factors contributing to high raccoon densities in urban landscapes. *Journal of Wildlife Management*, **67**, 324–333.
- R Core Team (2023). *R: A Language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available online: <https://www.R-project.org>
- Revelle, W. (2024). *Psych: Procedures for psychological, psychometric, and personality research*. Northwestern University, Evanston, Illinois. R package version 2.4.3, <https://CRAN.R-project.org/package=psych>
- Sarmiento, P., Cruz, J., Eira, C., & Fonseca, C. (2009). Evaluation of camera trapping for estimating red fox abundance. *The Journal of Wildlife Management*, **73**, 1207–1212.

- ### Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Table S1. Registered reproduction cases of red fox in Warsaw in 2018–2021 with assessed litter size, social group size, cubs birth date, food carrying rate, share of natural food among carried food items and share of forests within 500-m radius buffer zone around den site. Food carrying rate is an average number of items brought by adults per camera trap-day. Only reproduction cases with known litter size and/or social group size were included in table. n/a, no data.

Table S2. List of located red fox dens sites in Warsaw in 2017–2021, classified to habitat type, with distance to the city centre and utilization during research period. Utilization status was as follow: natal – dens with at least one litter observed during research period; temporarily occupied – dens regularly renewed by foxes during research period; non-occupied – dens with no visible signs of fox presence during research period.

Figure S1. Parallel Analysis Scree Plot for the PCA of habitat and landscape variables ($n = 46$).

Figure S2. Correlation between fox social group size and food carrying rate.

Figure S3. Correlation between natural and anthropogenic type of food, estimated on the basis of food carrying behaviour registration.

Table S1. Registered reproduction cases of red fox in Warsaw in 2018-2021 with assessed litter size, social group size, cubs birth date, food carrying rate, share of natural food among carried food items and share of forests within 500-meter radius buffer zone around den site. Food carrying rate is an average number of items brought by adults per camera trap-day. Only reproduction cases with known litter size and/or social group size were included in table. n/a – no data

city district	den site	year	litter size	social group size	birth date (days of the year)	food carrying rate	share of natural food	share of forests within 500-meter radius buffer zone
Białoleka	BK-HD-06/N	2018	1	1	13.03.-17.03. (74-78)	0.02	0.00	0.76
Bielany	BL-LM-01/N	2018	4	3	28.03.-01.04. (89-93)	0.04	0.00	1.00
Mokotów	MK-RK-01/N	2018	4	3	03.03.-07.03. (64-68)	0.03	0.00	0.00
Mokotów	unknown	2018	4	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Rembertów	unknown	2018	4	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Śródmieście	SD-LK-05/N	2018	4	1	08.03.-12.03. (69-73)	n/a	n/a	0.00
Targówek	TG-LB-04/N	2018	1	1	08.03.-12.03. (69-73)	n/a	n/a	0.90
Ursynów	UR-LK-07/N	2018	4	1	23.02.-27.02. (54-58)	0.37	0.76	0.49
Wawer	WW-LS-12/N	2018	3	2	03.03.-07.03. (64-68)	n/a	n/a	1.00
Wilanów	unknown	2018	3 or 4	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Wola	WL-CZ-01/N	2018	n/a	2	28.02.-02.03. (59-63)	n/a	n/a	0.00
Białoleka	BK-HD-08/N	2019	3	3	13.03.-17.03. (74-78)	0.76	0.37	0.58
Białoleka	unknown	2019	3	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a

Mokotów	MK-RK-01/N	2019	2	2	n/a	n/a	n/a	0.00
Praga Południe	PD-OG-02/N	2019	5	2	23.03.-27.03. (84-88)	0.05	0.00	0.48
Śródmieście	SD-LK-05/N	2019	3	3	03.03.-07.03. (64-68)	1.09	0.84	0.00
Targówek	TG-LB-07/N	2019	6	2	02.04.-06.04. (94-98)	0.33	0.50	0.44
Ursynów	unknown	2019	2	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Ursynów	unknown	2019	4	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Ursynów	UR-LK-02/N	2019	7	5	23.02.-27.02. (54-58)	0.29	0.63	1.00
Ursynów	UR-LK-03/N	2019	3	2	03.03.-07.03. (64-68)	0.14	0.58	0.91
Ursynów	UR-LK-04/N	2019	3	2	18.03.-22.03. (79-83)	n/a	n/a	0.57
Ursynów	UR-LK-15/N	2019	3 or 4	3	13.03.-17.03. (74-78)	n/a	n/a	0.64
Ursynów	UR-LK-24/N	2019	3	1	08.03.-12.03. (69-73)	n/a	n/a	1.00
Ursynów	UR-LK-26/N	2019	2	n/a	n/a	n/a	n/a	0.75
Ursynów	UR-LN-04/N	2019	3 or 4	2	13.03.-17.03. (74-78)	n/a	n/a	0.46
Ursynów	UR-LN-05/N	2019	7	3	08.03.-12.03. (69-73)	0.02	0.00	0.63
Wawer	WW-LS-11/N	2019	4	2	08.03.-12.03. (69-73)	n/a	n/a	1.00
Wawer	WW-LS-15/N	2019	2	1	n/a	n/a	n/a	0.70
Wawer	WW-LS-16/N	2019	3	2	n/a	n/a	n/a	1.00

Wesoła	WS-HP-01/N	2019	4	n/a	n/a	n/a	n/a	1.00
Wesoła	WS-HP-03/N	2019	3	n/a	n/a	n/a	n/a	1.00
Wesoła	unknown	2019	4 or 5	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Białołęka	BK-HD-08/N	2020	6	2	23.03.-27.03. (84-88)	0.34	0.13	0.58
Bielany	BL-LB-13/N	2020	4	4	28.02.-02.03. (59-63)	0.29	0.49	0.93
Mokotów	MK-RK-01/N	2020	2	n/a	n/a	n/a	n/a	0.00
Praga Południe	unknown	2020	7	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Rembertów	RM-RK-10/N	2020	4	2	03.03.-07.03. (64-68)	0.21	0.27	0.99
Śródmieście	SD-LK-05/N	2020	2	2	n/a	n/a	n/a	0.00
Targówek	TG-LB-04/N	2020	6	4	18.03.-22.03. (79-83)	0.42	0.44	0.90
Ursynów	UR-LK-03/N	2020	2	2	18.03.-22.03. (79-83)	1.72	0.50	0.91
Ursynów	UR-LK-07/N	2020	5	2	28.02.-02.03. (59-63)	4.20	0.48	0.49
Ursynów	UR-LK-16/N	2020	6	2	08.03.-12.03. (69-73)	2.50	0.10	1.00
Ursynów	UR-LK-18/N	2020	3	3	18.03.-22.03. (79-83)	0.72	0.45	1.00
Ursynów	UR-LN-04/N	2020	2	2	18.03.-22.03. (79-83)	0.38	0.48	0.46
Ursynów	unknown	2020	7	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Wawer	unknown	2020	4	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a

Wilanów	WN-RM-02/N	2020	6	1	13.03.-17.03. (74-78)	0.40	0.00	0.50
Praga Południe	PD-OG-02/N	2021	n/a	3	n/a	0.48	0.48	0.48
Targówek	TG-LB-07/N	2021	5	2	23.03.-27.03. (84-88)	0.40	0.44	0.44
Ursynów	UR-LK-17/N	2021	6	3	18.03.-22.03. (79-83)	0.38	0.33	1.00
Ursynów	UR-LK-35/N	2021	5	5	08.03.-12.03. (69-73)	6.29	0.32	0.80
Ursynów	UR-LK-47/N	2021	3	2	08.03.-12.03. (69-73)	1.35	0.69	0.87
Ursynów	UR-LK-49/N	2021	5	5	08.03.-12.03. (69-73)	0.11	n/a	0.48
Wawer	unknown	2021	4	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Wesoła	unknown	2021	5	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a

Table A3.1. List of located red fox den sites in Warsaw in 2017-2021, classified to habitat type, with distance to the city centre and utilization during research period. Utilization status was as follow: natal – dens with at least one litter observed during research period; temporarily occupied – dens regularly renewed by foxes during research period; non-occupied – dens with no visible signs of fox presence during research period¶

den	district	habitat	distance to city centre	utilization status	
BK-HD-01/N	Białoleka	forest area	11.89	non-occupied	✖
BK-HD-02/N	Białoleka	forest area	12.18	temporarily occupied	✖
BK-HD-03/N	Białoleka	forest area	12.18	natal	✖
BK-HD-04/N	Białoleka	forest area	12.20	non-occupied	✖
BK-HD-05/N	Białoleka	forest area	12.21	temporarily occupied	✖
BK-HD-06/N	Białoleka	forest area	12.27	natal	✖
BK-HD-07/N	Białoleka	forest area	12.53	non-occupied	✖
BK-HD-08/N	Białoleka	forest area	13.73	natal	✖
BK-HD-09/N	Białoleka	forest area	13.75	temporarily occupied	✖
BK-HD-10/N	Białoleka	forest area	12.33	non-occupied	✖
BK-HD-11/N	Białoleka	forest area	14.19	non-occupied	✖
BK-HD-12/N	Białoleka	forest area	12.03	temporarily occupied	✖
BK-HD-13/N	Białoleka	forest area	13.79	temporarily occupied	✖
BK-HD-14/N	Białoleka	forest area	13.99	non-occupied	✖
BK-MS-01/N	Białoleka	riverside	9.36	temporarily occupied	✖
BK-PW-01/N	Białoleka	other	10.49	natal	✖
BK-PW-02/N	Białoleka	other	10.54	temporarily occupied	✖
BL-LB-01/N	Bielany	forest area	6.83	-	✖
BL-LB-02/N	Bielany	forest area	7.55	non-occupied	✖
BL-LB-03/N	Bielany	forest area	8.23	non-occupied	✖
BL-LB-04/N	Bielany	forest area	8.36	non-occupied	✖
BL-LB-05/N	Bielany	forest area	8.39	temporarily occupied	✖
BL-LB-06/N	Bielany	forest area	7.32	natal	✖
BL-LB-07/N	Bielany	riverside	8.46	-	✖
BL-LB-08/N	Bielany	forest area	7.29	non-occupied	✖
BL-LB-09/N	Bielany	forest area	7.91	non-occupied	✖
BL-LB-10/N	Bielany	forest area	7.06	temporarily occupied	✖
BL-LB-11/N	Bielany	forest area	7.25	temporarily occupied	✖
BL-LB-12/N	Bielany	forest area	7.01	non-occupied	✖
BL-LB-13/N	Bielany	forest area	6.9	natal	✖
BL-LB-14/N	Bielany	forest area	7.08	temporarily occupied	✖
BL-LB-15/N	Bielany	forest area	7.23	temporarily occupied	✖
BL-LB-16/N	Bielany	forest area	7.96	non-occupied	✖
BL-LM-01/N	Bielany	forest area	11.56	natal	✖
BL-LM-02/N	Bielany	forest area	11.50	non-occupied	✖
BL-LM-03/N	Bielany	forest area	11.70	non-occupied	✖
BL-LM-04/N	Bielany	forest area	11.47	non-occupied	✖
BL-LM-05/N	Bielany	forest area	11.80	non-occupied	✖
BL-LM-06/N	Bielany	forest area	11.48	non-occupied	✖
BL-LM-07/N	Bielany	forest area	11.48	non-occupied	✖

BL-LM-08/N	Bielany	forest area	11.68	non-occupied	✖
BL-LM-09/N	Bielany	forest area	11.64	non-occupied	✖
BL-LM-10/N	Bielany	forest area	12.05	temporarily-occupied	✖
BL-PM-01/N	Bielany	forest area	11.74	non-occupied	✖
BL-PM-02/N	Bielany	forest area	11.75	temporarily-occupied	✖
BL-PM-03/N	Bielany	forest area	11.80	temporarily-occupied	✖
BL-PM-04/N	Bielany	forest area	11.71	non-occupied	✖
BL-PM-05/N	Bielany	forest area	10.79	temporarily-occupied	✖
BM-FB-01/N	Bemowo	old fortifications	7.94	non-occupied	✖
BM-FB-02/N	Bemowo	old fortifications	7.89	non-occupied	✖
BM-FB-03/N	Bemowo	old fortifications	7.85	non-occupied	✖
BM-FC-01/N	Bemowo	old fortifications	7.87	non-occupied	✖
BM-FC-02/N	Bemowo	old fortifications	7.99	nata	✖
BM-FC-03/N	Bemowo	old fortifications	7.77	non-occupied	✖
BM-FC-04/N	Bemowo	old fortifications	7.97	non-occupied	✖
BM-LB-01/N	Bemowo	forest area	8.49	nata	✖
BM-LB-02/N	Bemowo	forest area	8.52	non-occupied	✖
BM-LB-03/N	Bemowo	forest area	9.13	non-occupied	✖
BM-LB-04/N	Bemowo	forest area	9.09	non-occupied	✖
BM-LB-05/N	Bemowo	forest area	9.88	nata	✖
BM-LB-06/N	Bemowo	forest area	8.33	non-occupied	✖
BM-LB-07/N	Bemowo	forest area	8.59	nata	✖
BM-LB-08/N	Bemowo	forest area	9.16	non-occupied	✖
BM-LB-09/N	Bemowo	forest area	9.45	non-occupied	✖
BM-LB-10/N	Bemowo	forest area	9.39	non-occupied	✖
BM-LB-11/N	Bemowo	forest area	9.63	non-occupied	✖
BM-LB-12/N	Bemowo	forest area	8.44	non-occupied	✖
MK-FA-01/N	Mokotów	old fortifications	6.16	non-occupied	✖
MK-FA-02/N	Mokotów	old fortifications	6.17	non-occupied	✖
MK-FA-03/N	Mokotów	old fortifications	6.14	temporarily-occupied	✖
MK-FA-04/N	Mokotów	old fortifications	6.16	temporarily-occupied	✖
MK-FA-05/N	Mokotów	old fortifications	6.19	temporarily-occupied	✖
MK-FA-06/N	Mokotów	old fortifications	6.19	nata	✖
MK-FC-01/N	Mokotów	old fortifications	6.90	non-occupied	✖
MK-FC-02/N	Mokotów	old fortifications	6.83	non-occupied	✖
MK-FC-03/N	Mokotów	old fortifications	6.84	temporarily-occupied	✖
MK-FC-04/N	Mokotów	old fortifications	6.84	temporarily-occupied	✖
MK-KP-01/N	Mokotów	park	4.08	non-occupied	✖
MK-PK-01/N	Mokotów	park	4.93	non-occupied	✖
MK-PM-01/N	Mokotów	park	2.73	non-occupied	✖
MK-RK-01/N	Mokotów	park	2.58	nata	✖
MK-RK-02/N	Mokotów	park	2.59	temporarily-occupied	✖
MK-SL-01/N	Mokotów	built-up area	4.67	non-occupied	✖
MK-SL-02/N	Mokotów	built-up area	4.53	non-occupied	✖
OC-TK-01/N	Ochota	railway area	2.07	nata	✖
OC-TK-02/N	Ochota	railway area	4.16	temporarily-occupied	✖
PD-OG-01/N	Praga-Południe	forest area	7.74	temporarily-occupied	✖
PD-OG-02/N	Praga-Południe	forest area	8.48	nata	✖

PD-OG-03/N	Praga-Południe	forest-area	8.09	temporarily-occupied	✗
PD-OG-04/N	Praga-Południe	forest-area	8.41	temporarily-occupied	✗
PD-OG-05/N	Praga-Południe	forest-area	8.10	temporarily-occupied	✗
PD-OG-06/N	Praga-Południe	forest-area	8.11	temporarily-occupied	✗
PD-TK-01/N	Praga-Południe	railway-area	8.07	natale	✗
PN-PP-01/N	Praga-Północ	riverside	2.69	non-occupied	✗
PN-SM-01/N	Praga-Północ	railway-area	4.88	natale	✗
PN-TK-01/N	Praga-Północ	railway-area	7.37	non-occupied	✗
PN-TK-02/N	Praga-Północ	railway-area	7.60	non-occupied	✗
RM-LZ-01/N	Rembertów	forest-area	10.14	non-occupied	✗
RM-LZ-02/N	Rembertów	forest-area	10.07	non-occupied	✗
RM-LZ-03/N	Rembertów	forest-area	10.14	temporarily-occupied	✗
RM-LZ-04/N	Rembertów	forest-area	10.15	non-occupied	✗
RM-RK-01/N	Rembertów	forest-area	9.68	non-occupied	✗
RM-RK-02/N	Rembertów	forest-area	9.60	temporarily-occupied	✗
RM-RK-03/N	Rembertów	forest-area	9.44	non-occupied	✗
RM-RK-04/N	Rembertów	forest-area	10.13	temporarily-occupied	✗
RM-RK-05/N	Rembertów	forest-area	9.18	non-occupied	✗
RM-RK-06/N	Rembertów	forest-area	9.24	non-occupied	✗
RM-RK-07/N	Rembertów	forest-area	9.31	non-occupied	✗
RM-RK-08/N	Rembertów	forest-area	9.45	non-occupied	✗
RM-RK-09/N	Rembertów	forest-area	9.11	non-occupied	✗
RM-RK-10/N	Rembertów	forest-area	9.83	natale	✗
RM-RK-11/N	Rembertów	forest-area	9.33	temporarily-occupied	✗
RM-RK-12/N	Rembertów	forest-area	9.21	natale	✗
SD-LK-01/N	Śródmieście	park	3.14	natale	✗
SD-LK-03/N	Śródmieście	park	2.95	non-occupied	✗
SD-LK-04/N	Śródmieście	park	2.30	non-occupied	✗
SD-LK-05/N	Śródmieście	park	2.32	natale	✗
SD-LK-06/N	Śródmieście	park	2.32	temporarily-occupied	✗
SD-LK-07/N	Śródmieście	park	2.76	non-occupied	✗
SD-TK-01/N	Śródmieście	railway-area	1.51	non-occupied	✗
TG-LB-01/N	Targówek	forest-area	8.76	temporarily-occupied	✗
TG-LB-02/N	Targówek	forest-area	8.77	non-occupied	✗
TG-LB-03/N	Targówek	forest-area	8.53	non-occupied	✗
TG-LB-04/N	Targówek	forest-area	8.49	natale	✗
TG-LB-05/N	Targówek	forest-area	8.65	temporarily-occupied	✗
TG-LB-06/N	Targówek	forest-area	8.68	non-occupied	✗
TG-LB-07/N	Targówek	forest-area	8.78	natale	✗
TG-LB-08/N	Targówek	forest-area	8.47	non-occupied	✗
TG-LB-09/N	Targówek	forest-area	8.64	non-occupied	✗
TG-LB-10/N	Targówek	forest-area	8.60	non-occupied	✗
TG-LB-11/N	Targówek	forest-area	8.59	temporarily-occupied	✗
TG-LB-12/N	Targówek	forest-area	8.74	temporarily-occupied	✗
TG-LB-13/N	Targówek	forest-area	9.75	temporarily-occupied	✗
TG-LB-14/N	Targówek	forest-area	8.78	natale	✗
TG-LE-01/N	Targówek	forest-area	8.22	temporarily-occupied	✗
TG-LE-02/N	Targówek	forest-area	8.11	non-occupied	✗

TG-TK-01/N	Targówek	railway-area	4.82	temporarily-occupied	✖
UR-FS-01/N	Ursynów	old-fortifications	7.69	natal	✖
UR-FS-02/N	Ursynów	old-fortifications	7.56	temporarily-occupied	✖
UR-FS-03/N	Ursynów	old-fortifications	7.47	non-occupied	✖
UR-FS-04/N	Ursynów	old-fortifications	7.64	non-occupied	✖
UR-LK-01/N	Ursynów	forest-area	11.00	non-occupied	✖
UR-LK-02/N	Ursynów	forest-area	13.24	natal	✖
UR-LK-03/N	Ursynów	forest-area	12.35	natal	✖
UR-LK-04/N	Ursynów	forest-area	11.75	natal	✖
UR-LK-05/N	Ursynów	forest-area	11.13	non-occupied	✖
UR-LK-06/N	Ursynów	forest-area	11.92	non-occupied	✖
UR-LK-07/N	Ursynów	forest-area	13.51	natal	✖
UR-LK-08/N	Ursynów	forest-area	12.28	non-occupied	✖
UR-LK-09/N	Ursynów	forest-area	14.24	non-occupied	✖
UR-LK-10/N	Ursynów	forest-area	14.84	non-occupied	✖
UR-LK-11/N	Ursynów	forest-area	12.50	non-occupied	✖
UR-LK-12/N	Ursynów	forest-area	12.06	temporarily-occupied	✖
UR-LK-13/N	Ursynów	forest-area	12.36	non-occupied	✖
UR-LK-14/N	Ursynów	forest-area	12.37	non-occupied	✖
UR-LK-15/N	Ursynów	forest-area	12.12	natal	✖
UR-LK-16/N	Ursynów	forest-area	13.36	natal	✖
UR-LK-17/N	Ursynów	forest-area	13.37	natal	✖
UR-LK-18/N	Ursynów	forest-area	11.95	natal	✖
UR-LK-19/N	Ursynów	forest-area	11.37	non-occupied	✖
UR-LK-20/N	Ursynów	forest-area	12.63	temporarily-occupied	✖
UR-LK-21/N	Ursynów	forest-area	12.57	non-occupied	✖
UR-LK-22/N	Ursynów	forest-area	13.23	non-occupied	✖
UR-LK-23/N	Ursynów	forest-area	13.26	non-occupied	✖
UR-LK-24/N	Ursynów	forest-area	11.89	natal	✖
UR-LK-25/N	Ursynów	forest-area	13.75	non-occupied	✖
UR-LK-26/N	Ursynów	forest-area	13.84	natal	✖
UR-LK-27/N	Ursynów	forest-area	15.29	temporarily-occupied	✖
UR-LK-28/N	Ursynów	forest-area	15.27	temporarily-occupied	✖
UR-LK-29/N	Ursynów	forest-area	13.26	temporarily-occupied	✖
UR-LK-30/N	Ursynów	forest-area	11.97	temporarily-occupied	✖
UR-LK-31/N	Ursynów	forest-area	13.12	non-occupied	✖
UR-LK-32/N	Ursynów	forest-area	12.62	temporarily-occupied	✖
UR-LK-33/N	Ursynów	forest-area	13.34	temporarily-occupied	✖
UR-LK-34/N	Ursynów	forest-area	13.82	non-occupied	✖
UR-LK-35/N	Ursynów	forest-area	13.79	natal	✖
UR-LK-36/N	Ursynów	forest-area	12.73	temporarily-occupied	✖
UR-LK-37/N	Ursynów	forest-area	12.70	non-occupied	✖
UR-LK-38/N	Ursynów	forest-area	13.39	temporarily-occupied	✖
UR-LK-39/N	Ursynów	forest-area	13.18	temporarily-occupied	✖
UR-LK-40/N	Ursynów	forest-area	13.12	non-occupied	✖
UR-LK-41/N	Ursynów	forest-area	12.56	non-occupied	✖
UR-LK-42/N	Ursynów	forest-area	11.91	non-occupied	✖
UR-LK-43/N	Ursynów	forest-area	12.60	temporarily-occupied	✖

UR-LK-44/N	Ursynów	forest-area	13.19	non-occupied	✕
UR-LK-45/N	Ursynów	forest-area	13.85	non-occupied	✕
UR-LK-46/N	Ursynów	forest-area	13.17	non-occupied	✕
UR-LK-47/N	Ursynów	forest-area	13.25	natal	✕
UR-LK-48/N	Ursynów	forest-area	13.37	non-occupied	✕
UR-LK-49/N	Ursynów	forest-area	13.60	natal	✕
UR-LK-50/N	Ursynów	forest-area	13.97	non-occupied	✕
UR-LK-51/N	Ursynów	forest-area	15.46	non-occupied	✕
UR-LN-01/N	Ursynów	forest-area	10.61	non-occupied	✕
UR-LN-02/N	Ursynów	forest-area	11.35	temporarily-occupied	✕
UR-LN-03/N	Ursynów	forest-area	11.44	non-occupied	✕
UR-LN-04/N	Ursynów	forest-area	10.76	natal	✕
UR-LN-05/N	Ursynów	forest-area	11.47	natal	✕
UR-LN-06/N	Ursynów	forest-area	11.64	temporarily-occupied	✕
UR-LN-07/N	Ursynów	forest-area	11.37	non-occupied	✕
UR-LN-08/N	Ursynów	forest-area	11.51	non-occupied	✕
UR-LN-09/N	Ursynów	forest-area	11.44	non-occupied	✕
UR-LN-10/N	Ursynów	forest-area	10.86	non-occupied	✕
UR-SU-01/N	Ursynów	other	8.54	temporarily-occupied	✕
UR-SU-02/N	Ursynów	other	9.89	non-occupied	✕
WH-FO-01/N	Włochy	old fortifications	6.78	not-specified	✕
WH-FO-02/N	Włochy	old fortifications	6.76	not-specified	✕
WL-CZ-01/N	Wola	cemeteries	2.80	natal	✕
WL-FW-01/N	Wola	old fortifications	5.69	temporarily-occupied	✕
WL-FW-02/N	Wola	old fortifications	5.72	temporarily-occupied	✕
WL-FW-03/N	Wola	old fortifications	5.76	temporarily-occupied	✕
WL-FW-04/N	Wola	old fortifications	5.69	temporarily-occupied	✕
WL-LK-01/N	Wola	forest-area	4.70	non-occupied	✕
WL-LK-02/N	Wola	forest-area	4.40	temporarily-occupied	✕
WL-TK-01/N	Wola	industrial-area	4.74	temporarily-occupied	✕
WN-PW-01/N	Wilanów	open-area	12.04	non-occupied	✕
WN-RM-01/N	Wilanów	forest-area	9.20	non-occupied	✕
WN-RM-02/N	Wilanów	forest-area	9.17	natal	✕
WN-RM-03/N	Wilanów	forest-area	9.10	non-occupied	✕
WN-RM-04/N	Wilanów	forest-area	9.06	non-occupied	✕
WN-RM-05/N	Wilanów	forest-area	9.17	non-occupied	✕
WN-ZW-02/N	Wilanów	open-area	9.46	non-occupied	✕
WS-HP-02/N	Wesola	forest-area	16.11	temporarily-occupied	✕
WS-HP-03/N	Wesola	forest-area	16.10	natal	✕
WS-LS-01/N	Wesola	forest-area	13.68	temporarily-occupied	✕
WW-LS-01/N	Wawer	forest-area	10.93	non-occupied	✕
WW-LS-02/N	Wawer	forest-area	11.18	temporarily-occupied	✕
WW-LS-03/N	Wawer	forest-area	11.54	non-occupied	✕
WW-LS-04/N	Wawer	forest-area	11.58	non-occupied	✕
WW-LS-05/N	Wawer	forest-area	11.18	non-occupied	✕
WW-LS-06/N	Wawer	forest-area	11.18	non-occupied	✕
WW-LS-07/N	Wawer	forest-area	11.64	natal	✕
WW-LS-08/N	Wawer	forest-area	11.87	natal	✕

WW-LS-09/N	Wawer	forest-area	12.00	temporarily-occupied	✗
WW-LS-10/N	Wawer	forest-area	11.38	non-occupied	✗
WW-LS-11/N	Wawer	forest-area	11.20	nata	✗
WW-LS-12/N	Wawer	forest-area	11.14	nata	✗
WW-LS-13/N	Wawer	forest-area	10.85	non-occupied	✗
WW-LS-14/N	Wawer	forest-area	11.14	non-occupied	✗
WW-LS-15/N	Wawer	forest-area	10.57	temporarily-occupied	✗
WW-LS-16/N	Wawer	forest-area	11.58	nata	✗
WW-LS-17/N	Wawer	forest-area	10.98	temporarily-occupied	✗
WW-LS-18/N	Wawer	forest-area	11.57	non-occupied	✗
WW-LS-19/N	Wawer	forest-area	11.45	non-occupied	✗
WW-LS-20/N	Wawer	forest-area	11.13	non-occupied	✗
WW-LS-21/N	Wawer	forest-area	11.41	temporarily-occupied	✗
WW-LS-22/N	Wawer	forest-area	11.37	temporarily-occupied	✗
WW-LS-23/N	Wawer	forest-area	11.20	nata	✗
WW-LS-24/N	Wawer	forest-area	11.49	temporarily-occupied	✗
WW-LS-25/N	Wawer	forest-area	11.45	temporarily-occupied	✗
WW-LS-26/N	Wawer	forest-area	11.97	non-occupied	✗
WW-LS-27/N	Wawer	forest-area	11.98	non-occupied	✗
WW-LS-28/N	Wawer	forest-area	11.00	temporarily-occupied	✗
WW-MW-01/N	Wawer	open-area	9.33	non-occupied	✗
ZL-PW-01/N	Żoliborz	built-up-area	4.90	non-occupied	✗

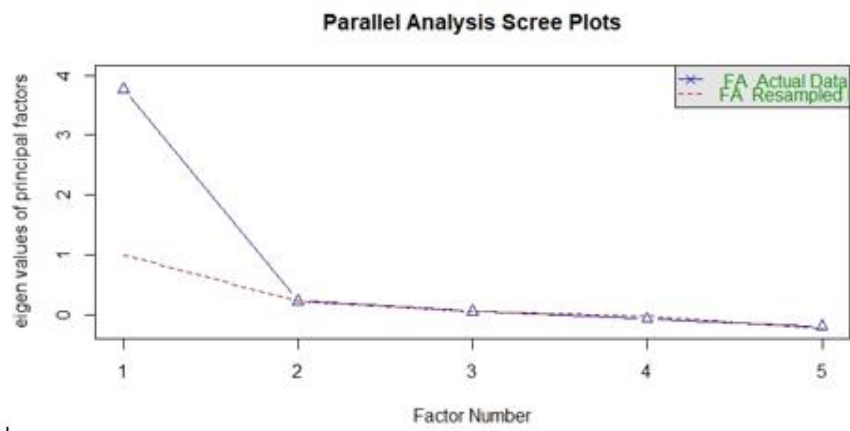


Fig. S1. Parallel Analysis Scree Plot for the PCA of habitat and landscape variables (n=46).

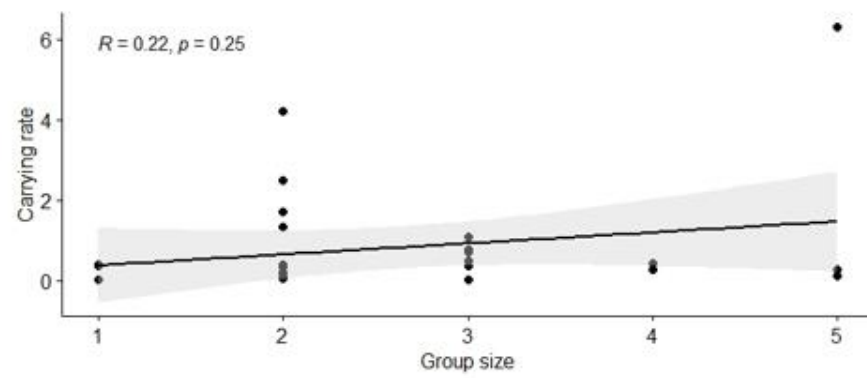
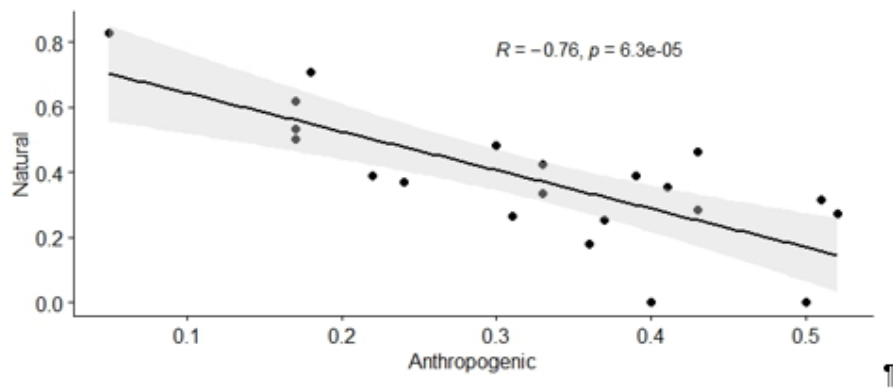


Fig. S2. Correlation between fox social group size and food-carrying rate.



¶

Fig. S3. Correlation between natural and anthropogenic type of food, estimated on the basis of food-carrying behaviour registration. ¶

¶

10. Oświadczenia współautorów

Warszawa, 11.06.2025 r.

mgr Mateusz Jackowiak
Centralne Laboratorium Analiz Środowiskowych – CentLab
Instytut Ochrony Środowiska – Państwowy Instytut Badawczy
ul. ks. Zygmunta Trószczyńskiego 9, 01-693 Warszawa
mateusz.jackowiak@ios.edu.pl

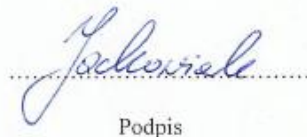
Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, Gryz J, Jasińska K, Brach M, Bolibok L, Kowal P, Krauze-Gryz D. Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976-2019. *Sci. Rep.* 2021, 11(1):13931. Doi: 10.1038/s41598-021-92844-2.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na zbieraniu i analizie danych oraz przygotowaniu manuskryptu.



Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

dr hab. Jakub Gryz, prof. IBL
Zakład Ekologii Lasu
Instytut Badawczy Leśnictwa
ul. Braci Leśnej nr 3 Sękocin Stary, 05-090 Raszyn
j.gryz@ibles.waw.pl

**Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie**

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, **Gryz J**, Jasińska K, Brach M, Bolibok L, Kowal P, Krauze-Gryz D. Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976-2019. *Sci. Rep.* 2021, 11(1):13931. Doi: 10.1038/s41598-021-92844-2.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na przygotowaniu koncepcji badań i zbieraniu danych.


.....
Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

dr Karolina Jasińska
Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa
Instytut Nauk Leśnych
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
karolina_jasinska@sggw.edu.pl

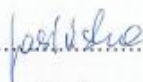
**Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie**

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, Gryz J, **Jasińska K**, Brach M, Bolibok L, Kowal P, Krauze-Gryz D. Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976-2019. *Sci. Rep.* 2021, 11(1):13931. Doi: 10.1038/s41598-021-92844-2.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na przygotowaniu koncepcji badania, zbieraniu i analizie danych.

.....
Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

dr hab. inż. Michał Brach
Samodzielny Zakład Geomatyki i Gospodarki Przestrzennej
Instytut Nauk Leśnych
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
michal_brach@sggw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, Gryz J, Jasińska K, **Brach M**, Bolibok L, Kowal P, Krauze-Gryz D. Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976-2019. *Sci. Rep.* 2021, 11(1):13931. Doi: 10.1038/s41598-021-92844-2.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na analizie danych.



Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

dr hab. inż. Leszek Bolibok, prof. SGGW
Katedra Hodowli Lasu
Instytut Nauk Leśnych
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
leszek_bolibok@sggw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauki Leśne

**Szkoły Główniej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie**

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, Gryz J, Jasińska K, Brach M, **Bolibok L**, Kowal P, Krauze-Gryz D. Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976-2019. *Sci. Rep.* 2021, 11(1):13931.

Doi: 10.1038/s41598-021-92844-2.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na analizie danych.



Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

dr inż. Piotr Kowal
Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa
Instytut Nauk Leśnych
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
piotr_kowal@sggw.edu.pl

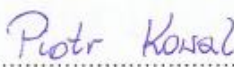
Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, Gryz J, Jasińska K, Brach M, Bolibok L, **Kowal P**, Krauze-Gryz D. Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976-2019. *Sci. Rep.* 2021, 11(1):13931. Doi: 10.1038/s41598-021-92844-2.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na zbieraniu danych.


.....

Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

dr hab. Dagny Krauze-Gryz, prof. SGGW
Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa
Instytut Nauk Leśnych
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
dagny_krauze_gryz@sggw.edu.pl

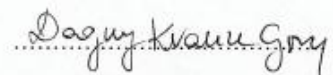
**Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie**

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, Gryz J, Jasińska K, Brach M, Bolibok L, Kowal P, **Krauze-Gryz D**. Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976-2019. *Sci. Rep.* 2021, 11(1):13931. Doi: 10.1038/s41598-021-92844-2.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na przygotowaniu koncepcji badań, zbieraniu danych, analizie danych i przygotowaniu manuskryptu.



Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

dr hab. Dagny Krauze-Gryz, prof. SGGW
Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa
Instytut Nauk Leśnych
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
dagny_krauze_gryz@sggw.edu.pl

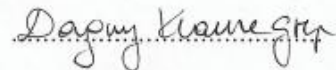
Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Głównnej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Krauze-Gryz D, Jackowiak M, Klich D, Gryz J, Jasińska K. Following urban predators – long-term snow-tracking data reveals changes in their abundance and habitat use. *J. Zool.* 2024, 323:213-224. Doi: 10.1111/jzo.13170.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na opracowaniu koncepcji badań, prowadzeniu prac terenowych i przygotowaniu manuskryptu.



Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

mgr Mateusz Jackowiak
Centralne Laboratorium Analiz Środowiskowych – CentLab
Instytut Ochrony Środowiska – Państwowy Instytut Badawczy
ul. ks. Zygmunta Trószńskiego 9, 01-693 Warszawa
mateusz.jackowiak@ios.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoly Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Krauze-Gryz D, **Jackowiak M**, Klich D, Gryz J, Jasińska K. Following urban predators – long-term snow-tracking data reveals changes in their abundance and habitat use. *J. Zool.* 2024, 323:213-224. Doi: 10.1111/jzo.13170.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na przygotowaniu i rozszerzeniu koncepcji badania, prowadzeniu prac terenowych, przygotowaniu danych do analizy i przygotowaniu manuskryptu publikacji.



Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

dr hab. Daniel Klich, prof. SGGW
Katedra Genetyki i Ochrony Zwierząt
Instytut Nauk o Zwierzętach
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Ciszewskiego 8, 02-786 Warszawa
daniel_klich@sggw.edu.pl

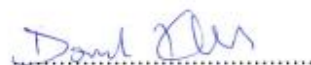
Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Głównnej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Krauze-Gryz D, Jackowiak M, **Klich D**, Gryz J, Jasińska K. Following urban predators – long-term snow-tracking data reveals changes in their abundance and habitat use. *J. Zool.* 2024, 323:213-224. Doi: 10.1111/jzo.13170.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na wykonaniu analiz statystycznych i przygotowaniu rycin oraz korekcie manuskryptu.



Podpis

dr hab. Jakub Gryz, prof. IBL
Zakład Ekologii Lasu
Instytut Badawczy Leśnictwa
ul. Braci Leśnej nr 3 Sękocin Stary, 05-090 Raszyn
j.gryz@ibles.waw.pl

Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkół Główniej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Krauze-Gryz D, Jackowiak M, Klich D, **Gryz J**, Jasińska K. Following urban predators – long-term snow-tracking data reveals changes in their abundance and habitat use. *J. Zool.* 2024, 323:213-224. Doi: 10.1111/jzo.13170.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na przygotowaniu koncepcji badań, prowadzeniu prac terenowych i korekcie manuskryptu.


.....
Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

dr Karolina Jasińska
Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa
Instytut Nauk Leśnych
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
karolina_jasinska@sggw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Krauze-Gryz D, Jackowiak M, Klich D, Gryz J, **Jasińska K**. Following urban predators – long-term snow-tracking data reveals changes in their abundance and habitat use. *J. Zool.* 2024, 323:213-224. Doi: 10.1111/jzo.13170.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na przygotowaniu koncepcji badań, prowadzeniu prac terenowych i korekcie manuskryptu.

..........
Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

mgr Mateusz Jackowiak
Centralne Laboratorium Analiz Środowiskowych – CentLab
Instytut Ochrony Środowiska – Państwowy Instytut Badawczy
ul. ks. Zygmunta Trószczyńskiego 9, 01-693 Warszawa
mateusz.jackowiak@ios.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoly Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, Jasińska KD, Gryz J, Szye K, Krauze-Gryz D. City snacks and country hunts – diet of urban red foxes on the basis of three methods of assessment.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na przygotowaniu koncepcji badania, opracowaniu metodyki, zbieraniu danych, przygotowaniu danych do analiz i analizie danych, przygotowaniu manuskryptu, pozyskaniu funduszy i pozyskaniu materiałów do badań.



Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

dr Karolina Jasińska
Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa
Instytut Nauk Leśnych
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
karolina_jasinska@sggw.edu.pl

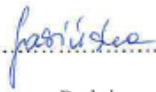
Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Główniej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, **Jasińska KD**, Gryz J, Szyk K, Krauze-Gryz D. City snacks and country hunts – diet of urban red foxes on the basis of three methods of assessment.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na analizie danych i korekcie manuskryptu.


.....
Podpis

dr hab. Jakub Gryz, prof. IBL
Zakład Ekologii Lasu
Instytut Badawczy Leśnictwa
ul. Braci Leśnej nr 3 Sękocin Stary, 05-090 Raszyn
j.gryz@ibles.waw.pl

Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, Jasińska KD, **Gryz J**, Szyk K, Krauze-Gryz D. City snacks and country hunts – diet of urban red foxes on the basis of three methods of assessment.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na zbieraniu danych, korekcie manuskryptu i pozyskaniu materiałów do badań.



Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

mgr inż. Katarzyna Szyc
Katedra Urządzania Lasu, Dendrometrii i Ekonomiki Leśnictwa
Instytut Nauk Leśnych
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
katarzyna_szyc@sggw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, Jasińska KD, Gryz J, **Szyc K**, Krauze-Gryz D. City snacks and country hunts – diet of urban red foxes on the basis of three methods of assessment.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na wykonaniu analiz przestrzennych.



Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

dr hab. Dagny Krauze-Gryz, prof. SGGW
Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Lowiectwa
Instytut Nauk Leśnych
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
dagny_krauze_gryz@sggw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, Jasińska KD, Gryz J, Szyk K, **Krauze-Gryz D**. City snacks and country hunts – diet of urban red foxes on the basis of three methods of assessment.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na opracowaniu metodyki, zbieraniu i analizie danych, korekcie manuskryptu i nadzorze nad projektem.



Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

mgr Mateusz Jackowiak
Centralne Laboratorium Analiz Środowiskowych – CentLab
Instytut Ochrony Środowiska – Państwowy Instytut Badawczy
ul. ks. Zygmunta Trószczyńskiego 9, 01-693 Warszawa
mateusz.jackowiak@ios.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M., Jasińska K, Gryz J, Guzowska E, Szyc K, Krauze-Gryz D. Is it beneficial to be a city dweller? Impacts of urban conditions on red fox reproduction. *J. Zool.* 2025, 325:155-165. Doi: 10.1111/jzo.13234.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na przygotowaniu koncepcji badania, opracowaniu metodyki, zbieraniu danych, przygotowaniu danych do analiz i analizie danych, przygotowaniu manuskryptu, pozyskaniu funduszy i pozyskaniu materiałów do badań.



Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

dr Karolina Jasińska
Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa
Instytut Nauk Leśnych
Szkola Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
karolina_jasinska@sggw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauki Leśne

Szkoły Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, **Jasińska K**, Gryz J, Guzowska E, Szyc K, Krauze-Gryz D. Is it beneficial to be a city dweller? Impacts of urban conditions on red fox reproduction. *J. Zool.* 2025, 325:155-165. Doi: 10.1111/jzo.13234.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na opracowaniu koncepcji badań, zbieraniu danych, analizie danych i korekcie manuskryptu.



Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

dr hab. Jakub Gryz, prof. IBL
Zakład Ekologii Lasu
Instytut Badawczy Leśnictwa
ul. Braci Leśnej nr 3 Sękocin Stary, 05-090 Raszyn
j.gryz@ibles.waw.pl

Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, Jasińska K, **Gryz J**, Guzowska E, Szyc K, Krauze-Gryz D. Is it beneficial to be a city dweller? Impacts of urban conditions on red fox reproduction. *J. Zool.* 2025, 325:155-165. Doi: 10.1111/jzo.13234.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na opracowaniu koncepcji badań, opracowaniu metodyki, zbieraniu danych, korekcie manuskryptu i pozyskaniu materiałów do badań.


.....
Podpis

Warszawa, 11.06.2025

r.

inż. Ewelina Guzowska
Wydział Leśny
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

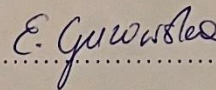
**Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Główniej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie**

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, Jasińska K, Gryz J, **Guzowska E**, Szyc K,
Krauze-Gryz D. Is it beneficial to be a city dweller? Impacts
of urban conditions on red fox reproduction. *J. Zool.* 2025,
325:155-165. Doi: 10.1111/jzo.13234.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na zbieraniu
danych.



.....
Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

mgr inż. Katarzyna Szyc
Katedra Urządzania Lasu, Dendrometrii i Ekonomiki Leśnictwa
Instytut Nauk Leśnych
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
katarzyna_szyc@sggw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauki Leśne
Szkoły Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, Jasińska K, Gryz J, Guzowska E, **Szyc K**, Krauze-Gryz D. Is it beneficial to be a city dweller? Impacts of urban conditions on red fox reproduction. *J. Zool.* 2025, 325:155-165. Doi: 10.1111/jzo.13234.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na wykonaniu analiz przestrzennych.


Podpis

Warszawa, 11.06.2025 r.

dr hab. Dagny Krauze-Gryz, prof. SGGW
Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa
Instytut Nauk Leśnych
Szkół Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
dagny_krauze_gryz@sggw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauki Leśne

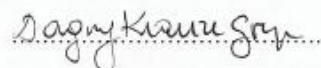
**Szkoły Głównej Gospodarstwa
Wiejskiego w Warszawie**

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Jackowiak M, Jasińska K, Gryz J, Guzowska E, Szyc K, **Krauze-Gryz D**. Is it beneficial to be a city dweller? Impacts of urban conditions on red fox reproduction. *J. Zool.* 2025, 325:155-165. Doi: 10.1111/jzo.13234.

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na opracowaniu koncepcji badań, opracowaniu metodyki, zbieraniu danych, korekcie manuskryptu i nadzorze nad projektem.



Podpis