

Restytucja niepylaka apollo (*Parnassius apollo frankenbergeri*) w Pienińskim Parku Narodowym – próba podsumowania

Apollo butterfly recovery project in the Pieniny National Park
– an attempt to summarize the results

PAWEŁ ADAMSKI

*Institut Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk w Krakowie,
Al. Mickiewicza 33, 31-120 Kraków*

Abstract. The article presents results of more than 20 years of the Apollo butterfly recovery project, which has been conducted in the Pieniny National Park. In 1990 the Apollo butterfly population was estimated at 20–30 individuals. As a result of taken actions, the number of butterflies increased significantly and since 2004 their abundance has varied around 500 mature individuals per year. Moreover, the metapopulation structure has been restored and currently it consists of three main centres with the structure of “patchy population”. The centres are complemented by smaller and ephemeral subpopulations. The population seems to be stable now and its long-term existence depends mainly on habitat conservation.

Key words: population restitution, reintroduction, recovery effects, butterfly conservation

WSTEP

Restytucje stanowią jeden z najbardziej spektakularnych przykładów aktywnej ochrony zagrożonych gatunków czy populacji (Hutching 1997, Saint-Jalme 2002). Wymagają one jednak zwykle znacznego nakładu sił oraz środków i obciążone są sporym ryzykiem niepowodzenia (Adamski, Witkowski 2007; Caughley, Gunn 1996; Corlett 2016; Kleiman i in. 1991; Johnson 1994; Ramoto i in. 1993). Z tego powodu podejmowane są zwykle w stosunku do gatunków, które nie tylko znajdują się w stanie silnego zagrożenia, ale także spełniają inne kryteria: stanowią gatunki zwornikowe

(Mills i in. 1993) lub osłonowe (Frankel, Soule 1981; Simberloff 1998). Opisy wspomnianych kryteriów, zalecana metodologia podejmowania decyzji o rozpoczęciu działań z zakresu ochrony aktywnej, a także wskazówki i rekomendacje dotyczące sposobu ich prowadzenia, są publikowane i aktualizowane przez Międzynarodową Unię Ochrony Przyrody (ang. International Union for Conservation of Nature – IUCN) (IUCN 1980, 1987, 2012).

Polska ochrona przyrody może się szczycić pierwszym na świecie udokumentowanym odtworzeniem populacji gatunku znajdującego się na granicy wymarcia – żubra (Pucek 2004),

a także sukcesami w dziedzinie restytucji populacji bobra (Czech 2000; Żurowski, Kasperczyk 1988). Prowadzone są także prace restytucyjne innych gatunków ssaków i ptaków, np. rysia (Schmidt 2011), popielicy (Terlecka 2012), sokoła wędrownego (Bonczar, Kozik 2006; Sielecki, Mizera 2009) czy głuszca (Merta i in. 2015).

Celem niniejszej pracy jest podsumowanie 20 lat programu restytucji populacji niepylaka apollo (*Parnassius apollo*) na terenie Pienińskiego Parku Narodowego (PPN). Jest to bowiem pierwszy w Polsce i jeden z niewielu na świecie kompleksowy oraz dokładnie udokumentowany program aktywnej ochrony populacji owada. Szczegółowe informacje dotyczące różnych aspektów tego projektu zostały już wcześniej przedstawione w publikacjach naukowych oraz sporządzonych przez PPN dokumentach o charakterze planistycznym i sprawozdawczym, a poniższy tekst stanowi próbę ich podsumowania uzupełnioną o dodatkowe, niepublikowane wcześniej obserwacje i refleksje.

NIEPYLAK APOLLO I JEGO HISTORIA NA TERENIE PIENIN

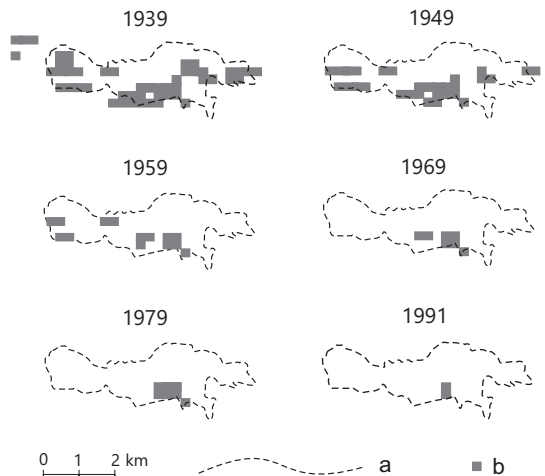
Niepylak apollo to duży motyl dzienny z rodziny paziowatych (*Papilionidae*), obecnie na terenie Europy związany zwykle z terenami o charakterze górskim, rzadziej pogórskim (Witkowski 2004). Jego gąsienice żerują na różnych gatunkach roślin z rodzajów *Sedum* i *Jovibarba* (Kříž 2011; Witkowski 2004, Tolman 2001), a wymagania troficzne stanowią jedną z bardziej istotnych różnic pomiędzy podgatunkami (Todisco i in. 2010). Należy bowiem wspomnieć, że gatunek ten, ze względu na silną, długotrwałą fragmentację zasięgu oraz wysoki stopień izolacji pomiędzy stanowiskami, uległ daleko posuniętemu zróżnicowaniu; w literaturze przedmiotu opisano ponad 100 jego podgatunków (Witkowski 2004).

Badania z zastosowaniem technik molekularnych zmniejszyły wprawdzie nieco tę liczbę, potwierdzając jednak ogromne zróżnicowanie w obrębie gatunku (Nakonieczny i in. 2007; Naizari i in. 2007; Tarnawski i in. 2012). Na terenie Polski niepylak apollo wyprowadza w ciągu roku tylko jedno pokolenie, podczas gdy

w populacjach południowych występować może ich więcej (Tolman 2001).

Najstarsze zachowane informacje o niepylaku apollo na terenie Polski pochodzą z „Zoologii” Kluka (1780), gdzie występuje on pod nazwą łacińską *Heliconius Apollo* i polską Apollo niemiecki. Niestety autor nie podaje żadnych informacji dotyczących jego rozmieszczenia. Te znaleźć można dopiero w rękopisie Perthéesa (1798/1800?). Wynika z nich, że niepylak apollo występował także poza terenami górskimi, na rozproszonych stanowiskach w okolicach Warszawy i Kielc. Do końca XIX wieku zaniknęły stanowiska z północnej części obecnego obszaru Polski oraz Sudetów (Pekarsky 1954; Tarnawski i in. 2013). W pierwszej połowie XX w. podobny proces dotknął również większości stanowisk w polskiej części Karpat, gdzie do lat 60. przetrwały jedynie populacje na terenie Tatr i Pienin (Dąbrowski 1981; Pekarsky 1954; Tarnawski i in. 2013).

Pienińska populacja niepylaka apollo cieszyła się dużym zainteresowaniem entomologów, toteż możliwe było przybliżone odtworzenie procesu jej zaniku. W drugiej połowie XIX w.



Ryc. 1. Zmiana struktury pienińskiej metapopulacji od końca lat 30. XX w. do czasu rozpoczęcia programu restytucji (źródło: Adamski 1999): a – granica PPN, b – obszary występowania niepylaka apollo

Fig. 1. Changes of the structure of the Apollo butterfly metapopulation in the Pieniny Mts. from late 30's of 20th century to the beginning of the restoration programme (Adamski 1999): a – border of the Pieniny NP, b – area of the Apollo-butterfly occurrence

rozcigała się ona od Małych Pienin (obecne rezerwy: „Wąwóz Homole” i „Biała Woda”) aż do stanowisk w okolicy Czorsztyna i Niedzicy (Siła-Nowicki 1865, Sitowski 1906). Populacje w Małych Pieninach zanikły najprawdopodobniej w okresie międzywojennym, natomiast na terenie Pienińskiego Parku Narodowego zasięg populacji stopniowo zmniejszał się tak, że w 1990 roku niepylak apollo występował jedynie w masywie Trzech Koron, głównie na piarżysku Spuszczałnica (Ryc. 1) (Adamski 1999; Adamski, Witkowski 2007; Tarnawski i in. 2013; Witkowski i in. 1993; Witkowski, Adamski 1996; Żukowski 1959). Liczebność tej ostatniej populacji oszacowana została na ok 20–30 osobników (Witkowski i in. 1992a; Witkowski i in 1993; Witkowski, Oleś 1991). W przypadku owadów tak niewielka liczebność populacji oznacza, że iż praktycznie znalazła się ona na progu ekstynkcji.

PIERWOTNE ZAŁOŻENIA PROGRAMU OCHRONY

Dramatyczny status populacji z jednej strony wymuszał podejmowanie działań ochronnych, z drugiej jednak wymagał, aby były one dokładnie przemyślane, gdyż podjęcie niewłaściwych decyzji mogłoby przyspieszyć definitywne i nieodwracalne wymarcie populacji. Zgodnie z zaleceniami IUCN (1980, 1987, 2012) przy realizacji programów ochrony aktywnej należy przede wszystkim podjąć próbę likwidacji przyczyn zagrożenia populacji. W przypadku niepylaka apollo w Pieninach analiza informacji zawartych w publikacjach różnych autorów pozwoliła na wytypowanie aż 14 czynników, które doprowadziły pienińską populację na skraj wymarcia (Witkowski i in. 1993; Witkowski, Adamski 1996). Wśród nich za kluczowe uznano:

- katastrofalne zjawiska klimatyczne (Palik 1981; Witkowski i in. 1992a; Żukowski 1959),
- zalesienie oraz sukcesja na siedliskach (Sitowski 1922, 1948; Żukowski 1959; Palik 1964, 1980),
- erozję genetyczną oraz naturalne procesy demograficzne (Palik 1964, 1980; Żukowski 1959; Witkowski 1992a),
- działalność kolekcjonerów (Dąbrowski, Witkowski 1986; Szafer 1929; Witkowski, Oleś 1991; Żukowski 1959).

Na podstawie tak rozpoznanych kluczowych czynników zagrożenia ustalono, że projekt restytucji niepylaka apollo w Pieninach powinien obejmować dwa podstawowe typy aktywności (Witkowski i in. 1993, 1997; Witkowski, Adamski 1996; Adamski, Witkowski 2007):

Odtworzenie zanikających lub zdegradowanych siedlisk

Działanie to ma charakter kluczowy, gdyż bez jego spełnienia populacja po prostu nie może występować w warunkach naturalnych. Jednak takie zdefiniowane zadanie wymagało doprecyzowania. Przede wszystkim konieczne było możliwie precyzyjne określenie zakresu planowanych działań. W omawianym programie jako planowany cel założono odtworzenie zasięgu przestrzennego pienińskiej populacji niepylaka apollo z przełomu lat 50. i 60. XX w. (Witkowski i in. 1993, 1997; Witkowski, Adamski 1996). Takie określenie celu wynikało z tego, iż ostatni, najbardziej dramatyczny etap spadku statusu populacji, rozpoczął się od załamania pogody w 1961 roku, co skutkowało zanikiem subpopulacji w zachodniej części Pienin (Witkowski i in. 1992a; Witkowski i in. 1993). Powrót do stanu sprzed tego wydarzenia wydawał się zatem najbardziej obiecującym a jednocześnie realistycznym rozwiązaniem. Rozważano również zwiększenie bazy pokarmowej gąsienic, jednak działania takie nie zostały podjęte.

Zwiększenie liczebności populacji

W przypadku zagrożonych populacji zwiększenie ich liczebności jest kluczowym zadaniem ochronnym (Caughley, Gynn 1996; IUCN 1980, 1987, 2012; Pullin i in 2013). Populacje o małej liczebności są bowiem wrażliwe na negatywne skutki naturalnych, procesy demograficzne, które uznano za jeden z ważniejszych powodów wymierania pienińskiej populacji niepylaka apollo (Witkowski i in 1993). Jednym z takich zjawisk jest tzw. „efekt Allee’go”, czyli obserwowane w małych populacjach obniżenie średniego sukcesu reprodukcyjnego (Allee 1931, 1958; Lande 1998; Stephens i in 1999). Co więcej, także skutki ewentualnego działania kolekcjonerów pozyskujących – mimo prawnej ochrony – pienińskie

niepylaki, są mniej groźne, jeżeli populacja jest liczna (Witkowski 1991). W licznych populacjach łatwiej również o minimalizację skutków erozji genetycznej (Frankham i in. 2002; IUCN 1980).

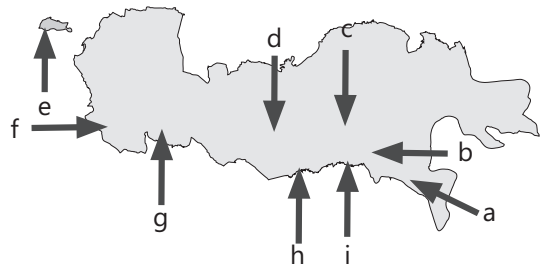
O ile jednak na podstawie danych historycznych udało się w zadowalającym stopniu odtworzyć zmiany zasięgu przestrzennego populacji, historyczne informacje na temat liczebności były zbyt mało precyzyjne. Podjęto zatem próbę oszacowania pojemności siedliska, czyli maksymalnej liczebności populacji niepylaka apollo na terenie Pienińskiego PN. Za podstawę tych oszacowań przyjęto zapotrzebowanie gąsienic na pokarm oraz dostępność rośliny żywicielskiej. Na podstawie przeprowadzonej w terenie inwentaryzacji oszacowano realną liczebność populacji niepylaka apollo mogącej zasiedlać Pieniński Park Narodowy na około 1300 dorosłych motyli (Witkowski i in. 1992b).

Całość działań uzupełniały prace badawcze, mające na celu kontrolowanie skuteczności prowadzonych zabiegów oraz ewentualną ich modyfikację (Adamski, Witkowski 2007; Witkowski, Adamski 1996; Witkowski i in. 1993, 1997).

OPIS PROWADZONYCH DZIAŁAŃ

Odtwarzanie siedlisk

Prace polegały na usunięciu drzew i krzewów wkraczających na teren muraw otaczających piarżyska. W pierwszej kolejności prace przeprowadzono na tych stanowiskach, na których najdłużej utrzymały się niepylaki apollo, a więc w rejonie Trzech Koron oraz Grabczych. W następnych latach prace kontynuowano także na innych obszarach występowania siedlisk niepylaka apollo (Ryc. 2), przy czym w przypadku Macelowej Góry i Nowej Góry konieczna była zmiana statusu ochronnego poddanych tym zabiegom obszarów. Ponieważ procesy sukcesyjne na odkrzaczonych stanowiskach nie zostały zatrzymane, zabiegi odtwarzania siedlisk są w miarę potrzeb powtarzane. Wyjątek stanowią piargi położone na południowy wschód od szczytu Trzech Koron, na których prowadzenie zabiegów usuwania drzew i krzewów powodowałoby konflikt z realizacją innych, ważnych zadań ochronnych PPN.



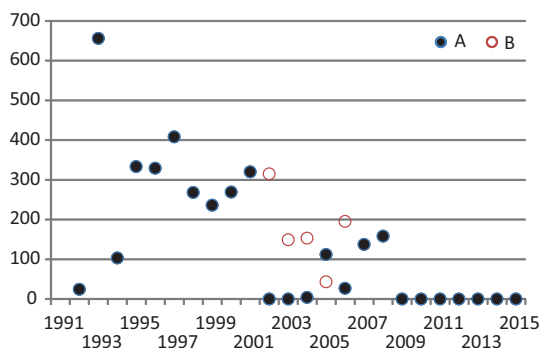
Ryc. 2. Stanowiska, na których prowadzono zabiegi odtwarzania siedlisk: a – piargi między Grabczycami, b – piargi na Trzech Koronach i Wąwóz Sobczański, c – Nowa Góra, d – Cyrlowa Skalka, e – zbocze pod Zamkiem Czorsztyn, f – Upszar, g – rejon Flaków, Cisowca i Zamczyška, h – południowe stoki Macelowej Góry, Wąwóz Gorczański (Macelowy) i Goła Góra, i – południowe stoki Podskalniej Góry

Fig. 2. Areas where procedures of habitat reconstruction have been conducted: a – Grabczychy, b – rock and screes at the Trzy Korony massif and in Sobczański gorge, c – Nowa Góra Mt., d – Cyrlowa Skalka Mt., e – slope near Czorsztyn castle, f – Upszar Mt., g – Flaki, Cisowiec and Zamczyško mountains, h – Macelowa Góra Mt., Gorczański (Macelowy) gorge, Goła Góra Mt., i – southern slopes of the Podskalnia Mt.

Hodowla i wprowadzanie osobników w teren

Materiał do hodowli pobrany został ze stanowiska na terenie piargu Spuszczalnica w 1991 roku. Było to 20 gąsienic, z których w ośrodku hodowli motyli we Wrocławiu uzyskano 2 samice i 5 samców (Witkowski i in. 1993). Obie samice zostały zapłodnione i złożyły w sumie 189 jaj. W tym samym roku w terenie odłowiono jeszcze dwie zapłodnione samice, od których uzyskano kolejne 50 jaj (Witkowski i in. 1993). W następnym roku (1992) na piargu pomiędzy Grabczycami dokonano wprowadzenia w teren pierwszych 24 osobników (15 samców i 9 samic) (Witkowski i in. 1993; Witkowski, Adamski 1996). W 1993 roku na to samo stanowisko wprowadzono aż 656 uzyskanych z hodowli osobników. Wprowadzanie osobników kontynuowano do roku 2010 (Ryc. 3), przy czym w latach 2002–2004 większość pochodzących z pienińskiej hodowli osobników wypuszczano poza główną restytuowaną metapopulacją: w Małych Pieninach, na Krasie oraz na odpowiedzialnej skarpie zapory w Niedzicy.

Początkowo hodowla prowadzona była przez znanego w środowisku entomologów zawodowego hodowcę motyli mgr inż. Jerzego Budzika w jego ośrodku we Wrocławiu. Ze względu na problemy



Ryc. 3. Liczebność osobników introdukowanych do odtwarzanej metapopulacji: A – osobniki introdukowane w zasadniczej części metapopulacji, B – osobniki introdukowane poza metapopulacją lub jej zasadniczą częścią (Małe Pieniny, Kras)

Fig. 3. Number of specimens introduced into restored metapopulation: A – into main part of the metapopulation, B – outside the metapopulation or in strongly peripheral sites

związane z koniecznością przewożenia przeznaczonych do reintrodukcji motyli na duże odległości, w roku 1994 hodowla przejęta została przez Pieniński Park Narodowy (Witkowski i in. 1993, 2012). Ze względu na to, że osobniki pochodzące z Pienin wykazywały cechy wskazujące na jej erozję genetyczną (Witkowski i in. 1993; Adamski, Witkowski 1999b, 2002) zdecydowano o wzbogaceniu puli genetycznej hodowli przez wprowadzenia osobników pochodzących ze słowackiej części Pienin. Podstawą tej decyzji – oprócz symptomów erozji genetycznej w populacji hodowlanej – było to, że na terenie słowackiej części Pienin występowała populacja tego samego podgatunku *Parnassius apollo frankenbergerii* (SLABÝ, 1952). Co więcej – istniały świadectwa wskazujące, że w okresie międzywojennym niepylaka apollo przemieszczały się pomiędzy stanowiskami w słowackiej i polskiej części Pienin (Adamski, Witkowski 1999b; Witkowski, Adamski 1996; Witkowski i in. 1997). W tej sytuacji wprowadzenie do hodowli słowackich osobników należało uznać za sztuczne odtworzenie naturalnej wymiany materiału genetycznego, a nie zmianę historycznie ukształtowanej puli genetycznej. Zabieg ten był zatem w pełni zgodny z rekomendacjami IUCN (1980, 1987, 2012).

Niepylak apollo jest gatunkiem objętym Konwencją o międzynarodowym handlu dzikimi

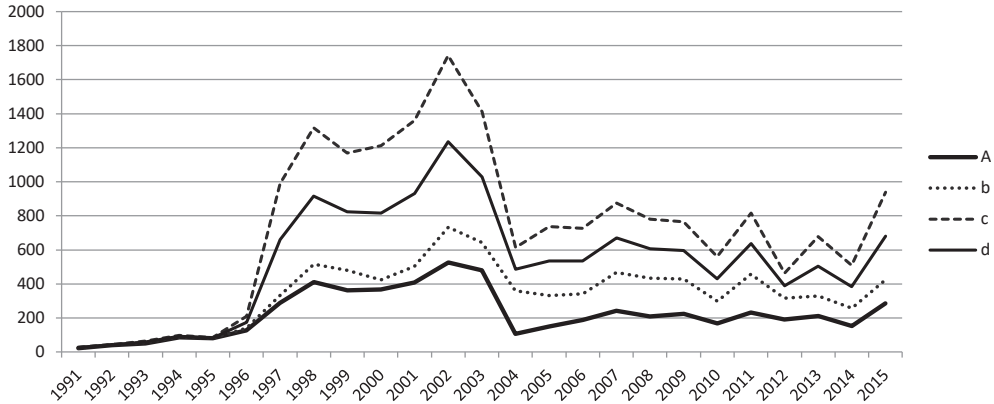
zwierzętami i roślinami gatunków zagrożonych wyginięciem (CITES), więc proponowany zabieg wymagał akceptacji Ministerstw Środowiska Polski i Słowacji. Wyrazem tej akceptacji były wystawione w 1995 roku zezwolenia: słowackie nr 00045/95 i polskie nr 4772/96/95. Poza tym stale realizowana była wymiana materiału genetycznego między hodowlą, a odtworzoną w PPN populacją dziką poprzez wymienianie zaplemnionych samic oraz pobieranie z terenu samców, które potem krzyżowano z hodowlanymi samicami.

EFEKTY PROJEKTU

W pierwszej dekadzie realizacji projektu nastąpił wzrost liczebności populacji do poziomu około 1000 dorosłych motyli rocznie. Trend ten uległ gwałtownemu załamaniu w roku 2004, a od tego czasu przeciętna szacowana liczebność populacji waha się wokół 500 postaci dorosłych (Ryc. 4).

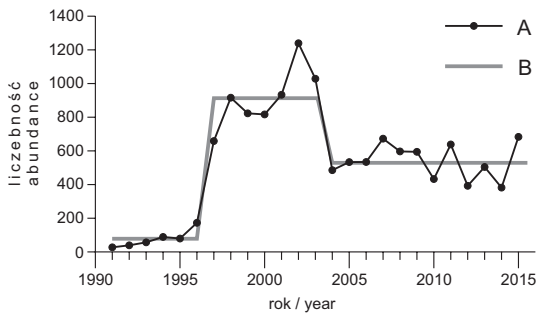
Prawidłowa ocena trendów populacyjnych utrudniona jest przez występujące pomiędzy latami losowe wahania liczebności populacji. Próbę rozwiązania tego problemu podjęto przez zastosowanie metody określenia punktów zmiany poziomu zjawiska (ang. *regime shift*) zaproponowaną przez Sergieja Rodionova i powszechnie stosowaną w analizach zmian klimatycznych oraz badaniach dendrochronologicznych (Rodionov 2004, 2015). Zastosowanie tej metody dla całego okresu programu restytucji niepylaka apollo w Pieninach wskazuje, że szacowana liczebność populacji w roku 1997 wzrosła do poziomu istotnie wyższego niż w latach poprzednich. Jednak w 2004 roku dość radykalnie spadła do poziomu, na którym utrzymuje się już ponad dekadę (Ryc. 5). Z punktu widzenia oceny stabilności odtworzonej metapopulacji ważne jest, że po 2004 roku nie zanotowano istnej zmiany poziomu jej liczebności, mimo że od roku 2011 nie jest ona już zasilana osobnikami z hodowli.

Pod względem struktury przestrzennej pieśnińska metapopulacja już w 1996 roku osiągnęła stan zbliżony do obecnego, i prawdopodobnie generalnie odpowiada stanowi z przełomu lat 60. i 50. ubiegłego wieku (Adamski, Witkowski



Ryc. 4. Zmiany liczebności odtwarzanej metapopulacji: liczba oznakowanych osobników (A) oraz szacowana liczebność populacji (b – maksymalna, c – minimalna, d – przeciętna)

Fig. 4. Changes in abundance of the restored population: number of marked individuals (A) and estimated population size (b – maximal, c – minimal, d – average)

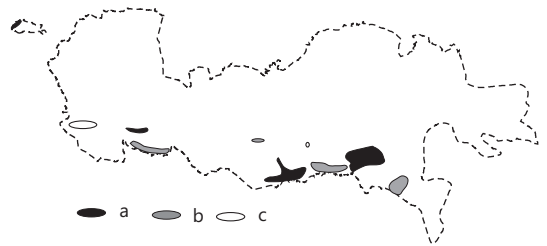


Ryc. 5. Oszacowana liczebność pienińskiej populacji niepylaka apollo (A), wraz z wyznaczonymi „poziomami procesu” (B)

Fig. 5. Estimated abundance of restored population (A) with the estimated “regime levels” (B)

1999b, 2007). Jej trzon tworzą trzy wyraźne centra o charakterze „populacji łatkowanych” (ang. *patchy population*) (Harrison 1991): **zachodnie**, obejmujące obszar Długiej Grapy, Cisowców oraz Zamczyska, **centralne**, w skład którego wchodzi piarżyska Macelowej Góry, Wąwozu Gorceńskiego (Macelowego) oraz Gołej Góry oraz **wschodnie**, obejmujące masyw Trzech Koron oraz Podskalnią Górę (Ryc. 6). Poza opisanymi wyżej centrami występują także mniejsze stanowiska na Cyrłowej Skałce, piargach pomiędzy Grabzyczami, na zboczu pod zamkiem w Czorsztynie, na Nowej Górze oraz Upszarze.

Analiza danych wieloletnich wskazuje, że niektóre z tych stanowisk mają charakter silnie efemeryczny. Dotyczy to przede wszystkim stanowiska na Nowej Górze, na którym od czasu jego odtworzenia w 1995 roku, w pięciu sezonach: 1998, 2004, 2005, 2010 i 2014, nie stwierdzano obecności natywnych niepyłaków apollo. Bardziej stabilny charakter ma stanowisko na piargach między Grabzyczami – niepyłaka apollo obserwuje się na nim co roku, jednak w latach 2006, 2008 i 2010 stwierdzono jedynie po jednym osobniku, po raz pierwszy oznakowanym na tym stanowisku. Nieco inaczej przedstawia się sytuacja stanowiska na Upszarze. Mimo intensywnych zabiegów ochronnych, od roku 2005



Ryc. 6. Struktura odtworzonej metapopulacji: a – subpopulacje liczne i stabilne, b – stanowiska nieliczne lub o dużych wahaniami liczebności, c – subpopulacje okresowo zanikające

Fig. 6. Structure of restored metapopulation: a – stable, abundant subpopulations, b – subpopulation with small or strongly varying abundance, c – strongly ephemeral subpopulations

obserwowano tam stopniowy spadek liczebności motyli, zaś w latach 2009 i 2010 w ogóle nie stwierdzono obecności natywnych niepylaków.

Ponowne wprowadzenie gatunku w 2010 roku (51 osobników) przyniosło krótkotrwały efekt, jednak już w latach 2014 i 2015 nie stwierdzono obecności latających niepylaków. W przypadku Upszaru, w odróżnieniu od pozostałych efemerycznych stanowisk, prawdopodobnie znana jest przyczyna małej skuteczności reintrodukcji. Na stanowisku tym bowiem, w miejscach występowania rośliny żywicielskiej gąsienic niepylaka apollo, stwierdzono bardzo dużą liczbę gniazd mrówek. Dane z hodowli (T. Oleś – inf. ustna) oraz obserwacji terenowych z przełomu XX i XXI w., a także badań prowadzonych na niepylaku mne-mozynie (Adamski 2013) wskazują, że drapież-nictwo ze strony mrówek może stanowić istotny czynnik ograniczający liczebność populacji.

Co kilka lat pojawiają się również doniesienia o obserwacji pojedynczych niepylaków apollo w rejonie Sokolicy, jednak nie udało się potwierdzić występowania w tym rejonie choćby efemerycznej subpopulacji gatunku.

KOREKTY PLANU RESTYTUCJI ORAZ ZWIĄZANE Z NIM KONTROWERSJE

Jak już wspomniano, restytucja niepylaka apollo na terenie Pienińskiego Parku Narodowego jest pierwszym prowadzonym na tak dużą skalę i dokładnie udokumentowanym programem ochrony bezkręgowców w Polsce. Ze względu na brak wcześniejszych doświadczeń liczone się z tym, że może pojawić się potrzeba korygowania jego przebiegu w miarę pojawiania się nowych informacji. W tym celu twórcy programu zadbali, aby był on objęty bardzo skrupulatnym monitoringiem oraz możliwie szeroką działalnością badawczą. Cześć prowadzonych badań, mimo, że nie znalazły bezpośredniego odzwierciedlenia w działaniach ochronnych, pozwoliła znacznie poszerzyć wiedzę na temat biologii gatunku (Adamski, Witkowski 2002; Kędziorski i in 1998, 1999, Nakonieczny, Kędziorski. 2005, 2006, 2007).

Poważne, praktyczne znaczenie, miały informacje dotyczące behawioru dyspersyjnego nie-

pylaka. W roku 1993 stwierdzono, że pomimo wprowadzenia na stosunkowo niewielkie stanowisko między Grabczycami kilkuset postaci dorosłych niepylaka apollo, poziom migracji z tak przegęszczonej populacji był pomijalnie mały. Obserwacja ta stała się podstawą do postawienia tezy, że na skutek długotrwałej izolacji, u osobników z pienińskiej populacji doszło do zaniku skłonności do dyspersji (Adamski 1999; Adamski, Witkowski 1996, 1999a, 1999b). Uznano także, że zmiana tego stanu wymaga wprowadzenia do populacji osobników o wysokim potencjale dyspersyjnym (Adamski, Witkowski 1996, 1999a). Był to drugi cel (poza przełamaniem erozji genetycznej) wprowadzenia do hodowli bardziej mobilnych osobników ze słowackiej części Pienin. W wyniku tego zabiegu istotnie zwiększyła się ilość obserwowanych epizodów migracji pomiędzy subpopulacjami. Poza tym w pierwszym pokoleniu wśród migrantów przeważały osobniki pochodzące z linii słowackiej i pienińsko-słowackiej (Adamski, Witkowski 1999a, 2007). Co więcej – w hodowli zaobserwowano znacznie wyższą ruchliwość samic pochodzących z linii słowackiej (T. Oleś – inf. ustna).

Od roku 1996 wymiana osobników pomiędzy subpopulacjami utrzymuje się na poziomie uznanym za wystarczający do funkcjonowania metapopulacji (Adamski, Witkowski 2007, Abbot i in 2013). W roku 1999 po raz pierwszy zaobserwowano także imigrację do polskiej części Pienin 4 osobników ze Słowacji. Epizody takie powtórzyły się w latach 2007 (2 osobniki), 2012 (2 osobniki) i 2013 (1 osobnik). Wszystkie wspomniane wyżej migracje ze słowackiej części Pienin były podejmowane przez samce.

Aktywność migracyjna niepylaka apollo zdecydowała także o wsiedleniu gatunku na stanowisko pod zamkiem w Czorsztylinie. Początkowo nie było ono brane pod uwagę ze względu na marginalne położenie oraz bezpośrednie sąsiedztwo przyszłego Zbiornika Czorsztyńskiego. W roku 1996 na terenie tym pojawiła się zapłodniona samica migrująca z Upszaru. W tej sytuacji zdecydowano o włączeniu tego stanowiska do odtwarzanej metapopulacji, a jego dalsze losy wskazują, że była to decyzja właściwa.

W nawiązaniu do wyników badań prowadzonych na pazu królowej, u którego wykazano związek pomiędzy rozmiarami *toraxu*, a aktywnością migracyjną (Dempster 1991), podjęto także próbę określenia u niepylaka apollo morfometrycznych parametrów skorelowanych z wysokim potencjałem dyspersyjnym osobników (Adamski, Witkowski 1996). Niestety zakończyła się ona niepowodzeniem, gdyż pomiary *toraxu*, dokonywane przeżyciowo, w warunkach terenowych okazały się mieć zbyt małą precyzję i powtarzalność.

Prowadzony na tak dużą skalę projekt wzbudził też spore kontrowersje. Dotyczyły one już samej jego nazwy – w początkowych opracowaniach był on określany jako „reintrodukcja” (Witkowski i in 1992a, 1992b, 1997; Witkowski, Adamski 1996.). Termin ten jednak oznacza jedynie wprowadzenie osobników w teren, na którym wcześniej występował (Rondau 1999; Caughley, Gunn 1996, dlatego obecnie używa się raczej bardziej adekwatnego określenia „restytucja,” stanowiącego odpowiednik anglojęzycznego terminu “population recovery”.

Znacznie poważniejsze kontrowersje towarzyszyły wprowadzeniu do hodowli osobników ze słowackiej części Pienin. Wprawdzie – jak już wspomniano – postępowano ściśle według rekomendacji IUCN (1980, 1987), a uzyskane efekty potwierdziły słuszność podjętej decyzji, pojawiły się głosy krytykujące ten zabieg. Wynikały one w dużej mierze z wątpliwości co do tego, czy stanowiska w polskiej i słowackiej części Pienin rzeczywiście tworzyły wspólną metapopulację. Zastrzeżenia te wzmacniało nieporozumienie, związane z przeprowadzonym w roku 1991 skrzyżowaniem samców pochodzących z Pienin z samicami z populacji alpejskiej, należącymi do podgatunku *Parnassius apollo venesianus* (Witkowski i in. 1993; Irzykiewicz 1996). Powstała w wyniku tej krzyżówki linia pienińsko-alpejska została wykorzystana do programu reintrodukcji niepylaka apollo na terenie rezerwatu „Kruczy Kamień” w Sudetach i nie była wprowadzana w Pieniny. Informacje o rzekomym reintrodukowaniu na terenie Pienińskiego PN „mieszkańców” pojawiły się także w literaturze naukowej (Dąbrowski 2010), gdzie problem został szczegółowo omówiony

(Dąbrowski, Maślowski 2013; Witkowski i in. 2012; Sokołowski i in. 2013).

Podstawowa kontrowersja dotyczyła jednak kwestii zasadniczej, jaka była celowość skierowania znacznych sił i środków na program ochrony jednego gatunku. W omawianym przypadku niepylak apollo został uznany za gatunek osłonowy (Caughley, Gynn 1997; Eisner i in. 1995; Launer, Murphy 1994) dla flory i fauny kserotermicznych muraw oraz piarżysk.

Ponieważ jednak koncepcja gatunków osłonowych od pewnego czasu krytykowana jako mało efektywna, a także utrwalająca błędne podejście do problematyki priorytetów ochronnych (Roberge, Angelstam 2004; Seddon, Leech 2008), kwestia zasadności przyjętego podejścia wymaga krótkiego komentarza. Na potrzeby programu restytucji niepylaka w Pienińskim Parku Narodowym przeprowadzono na dużą skalę odtworzenie siedlisk nieleśnych (Ryc. 2), stanowiących na tym terenie jeden z kluczowych walorów przyrodniczych (Zarzycki 1982). Pojawia się zatem pytanie, czy zabiegi takie zostałyby przeprowadzone, gdyby nie realizowano programu restytucji niepylaka. Oczywiście nie można udzielić na nie jednoznacznej odpowiedzi, ale fakt regularnego odnawiania tych zabiegów, traktowanych jako element ochrony niepylaka apollo sugeruje, że w przypadku Pienińskiego PN funkcja gatunku osłonowego rzeczywiście jest spełniona.

Kontrowersje budziła również rola prowadzonej na potrzeby restytucji hodowli niepylaka apollo. Zwłaszcza po załamaniu liczebności w 2004 pojawiły się obawy, że pienińska populacja w dłuższym okresie nie jest w stanie przetrwać bez wsparcia ze strony hodowli. Teoria i praktyka ochrony przyrody zna takie przypadki, określane jako „metapopulacja dziko-hodowlana” (ang. wild-captive metapopulation) (Converse i in. 2013; Pedrono i in. 2004). Z drugiej jednak strony pojawiały się przesłanki wskazujące, że nadmierne wsparcie może mieć niekorzystny wpływ na stabilność odtwarzanej populacji (Adamski, Witkowski 2007). W odróżnieniu do większości programów restytucji (Converse i in. 2013) w omawianym programie udało się osiągnąć liczebność zbliżoną, a niewykluczone, że przekraczającą oszacowaną pojemność siedliska. Teoria ekologii wskazuje

zaś, że utrzymanie stanu przegęszczenia może spowodować mniej lub bardziej trwałe obniżenie pojemności siedliska (Odum 1992; Seidl, Tisdell 1999). Pienińska populacja, po załamaniu liczebności w 2004 roku i będąca w trakcie zasilania z hodowli (jak i po jego zakończeniu), utrzymuje się na podobnym poziomie, co sugeruje, że mogło wystąpić w niej takie zjawisko.

PODSUMOWANIE I OCENA PROGRAMU

Restytucja niepylaka apollo na terenie Pienińskiego Parku Narodowego doprowadziła do odtworzenia funkcjonalnej metapopulacji gatunku o strukturze zbliżonej do występującej na przełomie lat 50. i 60. XX wieku. Mimo, że nie udało się trwale osiągnąć liczebności na zakładanym poziomie ponad 1000 osobników dorosłych, populacja wydaje się być stabilna. Jej długoterminowe przetrwanie uzależnione jest jednak od utrzymania odpowiedniego stanu siedlisk, co jest zjawiskiem powszechnym przy programach aktywnej ochrony motyli (Pöyry i in. 2004; Adamski, Witkowski 2007). Niestety zjawiska sukcesji ekologicznej ciągle zachodzą na odtworzonych stanowiskach niepylaka, który pod tym względem prawdopodobnie pozostanie uzależniony od działalności ochroniarskiej Parku.

Warto również podkreślić, że omawiany projekt jest też jednym z najdłuższych monitorowanych tego typu przedsięwzięć na terenie Europy. W Polsce zbliżony czas monitoringu programów aktywnej ochrony bezkręgowców dotyczył jedynie programu restytucji niepylaka apollo prowadzonej na terenie rezerwatu „Kruczy Kamień” w Sudetach, która utrzymała się przez 11 pokoleń (Budzik, Tarnawski 2006, Tarnawski i in. 2013). Tak długi czas prowadzenia i monitoringu projektu pozwala również zauważyć, że zbyt krótki okres ich prowadzenia może prowadzić do błędnych wniosków – gdyby monitoring zakończono przed rokiem 2004, mógłby prowadzić do nadmiernego optymizmu (Ryc. 4).

Reasumując, projekt restytucji niepylaka apollo w Pieninach można uznać za udany, nie tylko ze względu na realizację założonych celów, ale także dlatego, że jego doświadczenia mogą być pomocne przy innych programach restytucji.

PIŚMIENNICTWO

- Abbott R., Albach D., Ansell S., Arntzen J.W., Baird S.J.E., Bierne N., Boughman J., Brelsford A., Buerkle C.A., Buggs R., Butlin R.K., Dieckmann U., Eroukhanoff F., Grill A., Cahan S.H., Hermansen J.S., Hewitt G., Hudson A.G., Jiggins C., Jones J., Keller B., Marczewski T., Mallet J., Martinez-Rodriguez P., Möst M., Mullen S., Nichols R., Nolte A.W., Parisod C., Pfennig K., Rice A.M., Ritchie M.G., Seifert B., Smadja C.M., Stelkens R., Szymura J.M., Vännölä R., Wolf J.B.W., Zinner D. 2013. Hybridization and speciation. — *Journal of Evolutionary Biology*, **26**: 229–246.
- Adamski P. 1999. Efekty długotrwałej izolacji w pienińskiej populacji niepylaka apollo (*Parnassius apollo frankenbergeri* Slabý, 1955) [rozprawa doktorska]. — Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków.
- Adamski P. 2013. Preferencje siedliskowe i biologia rozrodu niepylaka mnemosyny *Parnassius mnemosyne* oraz ich znaczenie dla ochrony gatunku. — *Studia Naturae*, **61**: 1–65.
- Adamski P., Witkowski Z. 1996. What kind of individuals we need to rebuild the population and how to recognized them: the *Parnassius apollo* case. [W:] Butterfly Conservation's 2nd International Symposium "Conserving Lepidoptera in a Changing Environment", University of Warwick (UK) 6–8 September 1996, Book of Abstracts., Warwick, ss. 29–30.
- Adamski P., Witkowski Z. 1999a. Monitoring of local population of the apollo butterfly in the Pieniny Mountains as an example of LTER. [W:] P. Bijok, M. Prus (red.), Long Term Ecological Research. Examples, Methods, Perspectives for Central Europe. [W:] Proceedings of the I LTER Regional Workshop 16–18 September 1999, Mądralin (Warsaw) Poland. — US LTER Network Office, Dziekanów Leśny. ss. 137–141.
- Adamski P., Witkowski Z. 1999b. Wing deformation in an isolated Carpathian population of *Parnassius apollo* (Papilionidae: Parnassiinae). — *Nota Lepidopterologica*, **22**(1): 67–73.
- Adamski P., Witkowski Z. 2002. Increase in fluctuating asymmetry during a population extinction: the case of the apollo butterfly *Parnassius apollo frankenbergeri* in the Pieniny Mts. — *Biologia Bratislava*, **57**(5): 597–601.
- Adamski P., Witkowski Z. J. 2007. Effectiveness of population recovery projects based on captive breeding. — *Biological Conservation*, **140**(1–2): 1–7.
- Allee W.C. 1931. Animal aggregations. — Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Allee W.C. 1958. The social life of animals. — Beacon Press, Boston.
- Bonczar Z., Kozik B. 2006. Podsumowanie programu restytucji sokoła wędrownego *Falco peregrinus* w Pieninach. — *Pieniny – Przyroda i Człowiek*, **9**: 121–128.

- Budzik J., Tarnawski D. 2006. Ochrona czynna niepylaka apollo *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758) w Polsce i jego reintrodukcja na Dolnym Śląsku. — *Wiadomości Entomologiczne*, **25**(2): 29–38.
- Caughley G., Gunn A. 1996. *Conservation Biology in Theory and Practice*. — Blackwell Science, Inc. London.
- Converse S.J., Moore, C.T., Armstrong, D.P. 2013. Demographics of reintroduced populations: estimation, modeling, and decision analysis. — *The Journal of Wildlife Management*, **77**(6): 1081–1093.
- Corlett R.T. 2016. Restoration, Reintroduction, and Rewilding in a Changing World. — *Trends in Ecology & Evolution*, **31**(6): 453–462.
- Czech A. 2000. Bóbr. — *Monografie Przyrodnicze*, Wydawnictwo Lubuskiego Klubu Przyrodników, Świebodzin.
- Dąbrowski J. 1981. Czy niepylak apollo skazany jest na zagładę? — *Wierchy*, **28**: 270–271.
- Dąbrowski J.S. 2010. Losy niepylaka apollo *Parnassius apollo* L. (Lepidoptera: Papilionidae) w Tatrzańskim Parku Narodowym i problemy jego reintrodukcji. — *Parki Narodowe i Rezerwy Przyrody*, **29**(4): 121–134.
- Dąbrowski J.S., Masłowski J. 2013. Czy informacje o wprowadzeniu w Pieniny mieszańców pienińsko-alpejskich niepylaka apollo były rzeczywistością błędne? — *Parki Narodowe i Rezerwy Przyrody*, **32**(2): 129–133.
- Dąbrowski J.S., Witkowski Z. 1986. O ratunek dla pienińskiego niepylaka apollo. — *Przyroda Polska*, **9**: 13.
- Dempster J.P. 1991. Fragmentation, isolation and mobility of insect populations. [W:] N.M. Collins, J.A. Thomas (red.), *The conservation of insects and their habitats*. — Entomological Society of London, London, ss. 143–153.
- Eisner T., Lubchenco J., Wilson E.O., Wilcove D.S., Bean M.J. 1995. Building a scientifically sound policy for protecting endangered species. — *Science*, **269**(5228): 1231.
- Frankel O.H., Soule M.E. 1981. *Conservation and evolution*. — Cambridge University Press, Cambridge.
- Frankham R., Briscoe D.A., Ballou J.D. 2002. *Introduction to conservation genetics*. — Cambridge University Press, Cambridge.
- Harrison S. 1991. Local extinction in metapopulation context: An empirical evaluation. [W:] M. Gilpin, Hanski I. (red.), *Metapopulation dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. — Academic Press, London ss. 73–88.
- Hutching G. 1997. Black robin's comeback proves variety isn't the spice of life. — *New Scientist*, **154** (2084): 10–11.
- Irzykiewicz 1996. Ochrona i reintrodukcja *Parnassius apollo* (L.) w Polsce (Insecta: Lepidoptera: Heteroneura: Papilionidae) [praca magisterska], — Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Przyrodniczych, ss. 1–23.
- IUCN 1980. *World Conservation Strategy*. — IUCN, Gland, Switzerland.
- IUCN 1987. *The IUCN Policy Statement on Captive Breeding*. — IUCN, Gland, Switzerland.
- IUCN 2012. *Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations*. — IUCN, Gland, Switzerland.
- Johnson R.R. 1994. Model program for reproduction and management: ex situ and in situ conservation of toads and the family Bufonidae. [W:] J.B. Murphy, K. Adler, J.T. Collins (red.), *Captive management and conservation of amphibians and reptiles: contributions to herpetology*. — SSAR, Ithaca, New York, ss. 243–254.
- Kędziński A., Nakonieczny M., Bembek J., Pyrak K., Rosiński G. 1999. Energy metabolism in the butterfly *Parnassius apollo* from Pieniny Mountains (Southern Poland) and its possible use for biotope assessment. [W:] B. Peakall, C.H. Walker, P. Migula (red.), *Biomarkres: A Pragmatic Basis for Remediation of Severe Pollution in Eastern Europe*. — Kluwer Academic Publishing, Dordrecht/Boston/London 1999, NATO Science Series, **2**(54): 306–307.
- Kędziński A., Nakonieczny M., Pyrak K., Bembek J., Rosiński G. 1998. Energy metabolism in apollo butterfly (*Parnassius apollo* L., Lepidoptera: Papilionidae). [W:] *Insects – Chemical, Physiological and Environmental Aspects*. — Wydawnictwo Uniwersytetu Wrocławskiego, Wrocław, ss. 114–120.
- Kleiman D.G., Beck B.B., Dietz J.M., Dietz L.A. 1991. Cost of reintroduction and the criteria for success: accounting and accountability in the golden lion tamarin conservation program. — *Symposia of the Zoological Society of London*, **62**: 125–144.
- Kluk K. 1780. *Zwierząt domowych i dzikich osobliwie krajowych historii naturalnej...* Tom IV „O Owadzie i Robaku”. — XX *Scholarum Piarum*, Warszawa.
- Kříž K. 2011. Jasoň Červenooký (*Parnassius apollo* Linnaeus, 1758) na Slovensku. *História výskumua ochrana*. — Slovenská agentúra životného prostredia, Banská Bystrica.
- Lande R. 1998. Demographic stochasticity and Allee effect on a scale with isotropic noise. — *Oikos*, **83**(2): 353–358.
- Launer A.E., Murphy D.D. 1994. Umbrella species and the conservation of habitat fragments: a case of a threatened butterfly and a vanishing grassland ecosystem. — *Biological Conservation*, **69**(2): 145–153.
- Merta D., Zawadzka D., Krzywiński A. 2015. Efektywność projektów reintrodukcji głuszca (*Tetrao urogallus*) w Europie. — *Sylvan*, **159**(10): 863–871.
- Mills L.S., Soule M.E., Doak D.F. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. — *BioScience*, **43**(4): 219–224.
- Nakonieczny M., Kędziński A. 2005. Feeding preferences of the Apollo butterfly (*Parnassius apollo* ssp. *frankenbergeri*) larvae inhabiting the Pieniny Mts (southern Poland). — *Comptes Rendus Biologies*, **328**: 235–242.
- Nakonieczny M., Kędziński A., Michalczyk K. 2007. Apollo butterfly (*Parnassius apollo* L.) in Europe – its history

- Decline and Perspective of Conservation. — Functional Ecosystem and Communities, **1**(1): 56–79.
- Nakonieczny M., Michalczyk K., Kędziorski A. 2006. Midgut glycosidases activities in monophagous larvae of Apollo butterfly, *Parnassius apollo* ssp. *frankenbergeri*. — Comptes Rendus Biologies, **329**: 765–774.
- Nakonieczny M., Michalczyk K., Kędziorski A. 2007. Midgut proteases activities in monophagous larvae of Apollo butterfly, *Parnassius apollo* ssp. *frankenbergeri*. — Comptes Rendus Biologies, **330**: 126–134.
- Nazari V., Zakharov E.V., Sperling F.A.H. 2007. Phylogeny, historical biogeography, and taxonomic ranking of Parnassiinae (Lepidoptera, Papilionidae) based on morphology and seven genes. — Molecular Phylogenetics and Evolution, **42**: 131–156.
- Odum E P. 1992. Great ideas in ecology for the 1990s. [W:] F.B. Samson, F.L. Knopf (red.), Ecosystem Management. — Springer New York, (ss. 279–284)
- Palik E. 1964. O wymieraniu niepylaka apollo (*Parnassius apollo* L.). — Przegląd Zoologiczny, **8**(1): 96–98.
- Palik E. 1980. The protection and reintroduction in Poland of *Parnassius apollo* Linnaeus (*Papilionidae*). — Nota Lepidopterologica, **2**(4): 163–164.
- Palik E. 1981. The conditions of increasing menace for the existence of certain Lepidoptera of Poland. — Beiheften Veröffentlichte Naturshchutz Landschaftspflege Baden-Württemberg, **21**: 31–33.
- Pedrono M., Smith L.L., Clobert J., Massot M., Sarrazin F. 2004. Wild-captive metapopulation viability analysis. — Biological Conservation, **119**(4): 463–473.
- Pekarsky P. 1954. *Parnassius apollo* L. in den Karpaten, seine Geschichte und Formenbildung. — Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft, **39**: 137–356.
- Perthées C. (msc.) Insecta Polonica et Lithuania cz. VII [1798–1800?]. — Manuskrypt dostępny w Bibliotece I SiEZ PAN w Krakowie.
- Pöyry J., Lindgren S., Salminen J., Kuussaari M. 2004. Restoration of butterfly and moth communities in semi-natural grasslands by cattle grazing. — Ecological Applications, **14**(6): 1656–1670.
- Pucek Z. 2004 (red.). European bison: status survey and conservation action plan. — IUCN/SSC Bison Specialist Group. Gland and Cambridge.
- Pullin A.S., Sutherland W., Gardner T., Kapos V., Fa J.E. 2013. Conservation priorities: identifying need, taking action and evaluating success. — Key Topics in Conservation Biology, **2**: 3–22.
- Ramoto W.S., Santaprillai C., Mackinnon K. 1993. Conservation and management of Javan rhino (*Rhinoceros sondaicus*) in Indonesia. [W:] O.A. Ryder (red.), Rhinoceros biology and conservation. Proceedings of an international conference, May 9–11, 1991. — San Diego Zoological Society, San Diego, ss. 265–273.
- Roberge J.M., Angelstam P.E.R. 2004. Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. — Conservation Biology, **18**(1): 76–85.
- Rodionov S. 2004. A sequential algorithm for testing climate regime shifts. — Geophysical Research Letters **31**, L09204, doi:10.1029/2004GL019448.
- Rodionov S. 2015. A sequential method of detecting abrupt changes in the correlation coefficient and its application to Bering Sea climate. — Climate, **3**(3), 474–491.
- Rondeau D. 1999. The Dynamics of Species Reintroduction, Population Recovery and Damage Control [rozprawa doktorska]. — Cornell University (dostępna on-line <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.481.9594&rep=rep1&type=pdf>)
- Saint-Jalme M. 2002 Endangered avian species captive propagation: An overview of functions and techniques. — Avian and Poultry Biology Reviews, **13**(3): 187–202.
- Schmidt K. 2011 *Lynx lynx* w Polsce. Projekt. — Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego, Warszawa.
- Seddon P. J., Leech T. 2008. Conservation short cut, or long and winding road? A critique of umbrella species criteria. — Oryx, **42**(02): 240–245.
- Seidl I., Tisdell C.A. 1999. Carrying capacity reconsidered: from Malthus' population theory to cultural carrying capacity. — Ecological Economics, **31**(3): 395–408.
- Sielecki J., Mizera T. 2009. (red) Peregrine falcon populations – status and perspectives in the 21st century. — Turul Publishing & Poznań University of Life Sciences. Poznań.
- Siła-Nowicki M. 1865. Motyle Galicyi. — Drukarnia Instytutu Staupigiankiego. Lwów.
- Siła-Nowicki M. 1868 Wykaz Motylów tatrzańskich. — Sprawozdania Komisji Fyzjograficznej, **2**: 121–127.
- Simberloff D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? — Biological Conservation, **83**(3): 247–257.
- Sitowski L. 1906 Motyle Pienin. — Sprawozdania Komisji Fyzjograficznej, **39**: 39–69.
- Sitowski L. 1922. Pieniny jako rezerwat Przyrodniczy. I. Charakter i osobliwości przyrody Pienińskiej. — Ochrona Przyrody, **3**: 47–55.
- Sitowski L. 1948. Przyczynki do znajomości fauny Parku Narodowego w Pieninach. — Ochrona Przyrody, **18**: 133–142.
- Sokołowski M., Witkowski, Z., Szczoczarz A. (2013). Czy w ramach restytucji niepylaka apollo w Pienińskim Parku Narodowym wprowadzono na jego teren mieszańce pieńsko-alpejskie? — Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody, **4**(32): 95–97.
- Stephens P.A., Sutherland W.J., Freckleton, R.P. 1999. What is the Allee effect? — Oikos, **87**(1): 185–190.
- Szafer W. 1929 Niszczenie motyla niepylaka apollo. — Ochrona Przyrody: **9**: 155.

- Tarnawski D., Kadej M., Smolis A., Malkiewicz A. 2012. Niepylak apollo *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758) – monografia gatunku. — Fundacja EkoRozwoju, Wrocław, 139 s.
- Tarnawski D., Smolis A., Kadej M., Malkiewicz A. 2013. Projekt programu czynnej ochrony niepylaka apollo *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758) w Polsce. — Fundacja EkoRozwoju, Wrocław, 139 s.
- Terlecka M.K. 2012. Problem ochrony i reintrodukcji popielicy w Polsce. — Armagraf, Krosno
- Todisco V., Gratton P., Cesaroni D., Sbordoni V. 2010. Phylogeography of *Parnassius apollo*: hints on taxonomy and conservation of a vulnerable glacial butterfly invader. — *Biological Journal of the Linnean Society*, **101**(1): 169–183.
- Tolman T. 2001. *Butterflies of Europe*. — Princeton University Press Princeton.
- Witkowski Z. 1991. Kolekcjonerzy niepylaka apollo stale kłusują w Pienińskim Parku Narodowym. — *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, **47**(5): 69–70.
- Witkowski Z. 2004. Niepylak apollo. [W:] Z. Głowaciński, J. Nowacki (red.). *Polska czerwona księga zwierząt. Bezkręgowce*. — Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków, ss. 239–241.
- Witkowski Z., Adamski P. 1996. Decline and rehabilitation of apollo butterfly *Parnassius apollo* (Linnaeus 1758) in the Pieniny National Park (Polish Carpathians). [W:] J. Settele, C. Margules, P. Poschlod, K. Heinle (red.), *Species Survival in fragmented landscapes*. — Kluwer Academic Publishing, Dordrecht. ss. 7–14.
- Witkowski Z., Adamski P., Karwowski K. 2012. Błędne informacje o wprowadzeniu w Pieniny mieszkańców pienińsko-alpejskich niepylaka apollo. — *Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody*, **31**(1): 121–129.
- Witkowski Z., Adamski P., Kosior A., Płonka P. 1997. Extinction and reintroduction of *Parnassius apollo* in the Pieniny National Park (Polish Carpathians). — *Biologia, Bratislava*, **52**(2): 199–208.
- Witkowski Z., Budzik J., Kosior A. 1992a. Restytucja niepylaka apollo, *Parnassius apollo frankenbergi* Slabý w Pienińskim Parku Narodowym II. Ocena stanu populacji i najważniejszych zagrożeń — *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, **48**(4): 31–40.
- Witkowski Z., Klein J., Kosior A. 1992b. Restytucja niepylaka apollo, *Parnassius apollo frankenbergi* Slabý w Pienińskim Parku Narodowym I. Gdzie i jak licznie gatunek ten może występować w Pieninach? — *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, **48**, 3: 69–83.
- Witkowski Z., Oleś T. 1991. O stanie populacji niepylaka apollo *Parnassius apollo frankenbergi* w Pienińskim Parku Narodowym w 1990 r. — *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, **47**(4): 62–64.
- Witkowski Z., Płonka P., Budzik J. 1993. Zanikanie lokalnego podgatunku niepylaka apollo, *Parnassius apollo frankenbergi* Slabý, 1955 w Pieninach (Polskie Karpaty Zachodnie) i działania podjęte w celu restytucji tej populacji. [W:] A.W. Biderman, B. Wiśniewski (red.) *Utrzymanie i restytucja ginących gatunków roślin i zwierząt w parkach narodowych i rezerwach przyrody*. — *Prądnik (Suppl.)*: ss. 103–119.
- Zarzycki K. (red.) 1982. *Przyroda Pienin w obliczu zmian*. — PWN, Warszawa-Kraków.
- Żukowski R. 1959. Problemy zaniku i wymierania niepylaka apollo w Polsce. — *Sylwan* **103**(6/7): 15–29.
- Żurowski W., Kasperczyk B. 1988. Effects of reintroduction of European beaver in the lowlands of the Vistula basin. — *Acta Theriologica*, **33**(24): 325–338.

SUMMARY

The article presents results of more than 20 years of the Apollo butterfly recovery project, which has been conducted in the Pieniny National Park. This project started, when the population of the Apollo butterfly became extremely endangered in the Park – in 1990 its abundance was estimated at 20–30 mature individuals (Fig. 1).

The analysis of various publications allowed to identify major threats to the Apollo butterfly population as well as study the history of the population decline.

In the light of the information provided, it was decided, that the project would focus on restoration of population abundance and spatial range. The aim was to make it similar to the stage at the late 50's of the 20th century. The mentioned goals were to be achieved by implementing two main activities: restoration of habitats suitable for Apollo butterfly (Fig. 2) and reintroduction into field butterflies which were bred in captivity (Fig. 3).

Due to the recommendations related to the conservation genetics, the individuals released into wild should originate from the population of the same genetic pool. For this reason, the captive breeding was established based on caterpillars collected at the last remaining sites of Apollo butterfly in the Polish part of the Pieniny Mts. In order to prevent from the inbred depression, since 1995 captive breeding was supplemented by individuals from the population of the same subspecies (*P. apollo frankenbergi*) inhabited the Slovakian part of the Pieniny Mts. In 1992

first 24 butterflies were released into previously prepared site in the Pieniny National Park.

Already in 1997 the metapopulation structure reached the stage similar to the aimed, also the population abundance approached carrying capacity of the Pieniny National Park estimated at about 1300 individuals. However, in 2004 the population little collapsed. Currently its abundance seems to be stable and estimates about 500 mature individuals per year (Fig. 4, 5). The spatial structure of the restored metapopulation is also stable, although some small subpopulations are

more or less ephemeral (Fig 6). This stability has been maintained mainly due to the dispersal ability of butterflies. It is worth to stress that there are several documented episodes of migration between Polish and Slovakian part of the Pieniny Mts.

It therefore can be concluded, that the project of Apollo butterfly recovery in the Pieniny National Park has been successful. However, long term persistence of the restored population depends on the presence of suitable habitats which should be maintained by conservation activities.