

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta životního prostředí
Katedra ekologie



Reprodukce vlka v kontinentální Evropě
Bakalářská práce

Vedoucí práce: Ing. Aleš Vorel, Ph.D.

Autorka práce: Eliška Černíková

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Eliška Černíková

Aplikovaná ekologie

Název práce

Reprodukce vlka v kontinentální Evropě

Název anglicky

Reproduction of Gray wolf in continental Europe

Cíle práce

Vlci se Evropou poměrně značně rozvíjejí ve svém areálu, stojí za tím několik jejich podstatných biologických vlastností. Jednou z nich je velmi silná reprodukce. Ta má své limity, výhody i vnitřní dynamiku poplatnou současně expandující populaci.

Práce bude rešeršního charakteru a měla by poskytnout důkladný pohled na všechny aspekty reprodukční biologie vlka obecného v kontinentální části Evropy.

Metodika

Studentka vytvoří rešerši na zadané téma, která shrne současné poznatky v tématu a osvětlí veškeré aspekty, které dnes reprodukci vlka v Evropě ovlivňují.

Doporučený rozsah práce

30-40

Klíčová slova

vlk, reprodukce

Doporučené zdroje informací

- Åkesson, M., Svensson, L., Flagstad, Ø., Wabakken, P., & Frank, J. (2022). Wolf monitoring in Scandinavia: evaluating counts of packs and reproduction events. *The Journal of Wildlife Management*, e22206.
- Borg, B. L., Brainerd, S. M., Meier, T. J., & Prugh, L. R. (2015). Impacts of breeder loss on social structure, reproduction and population growth in a social canid. *Journal of Animal Ecology*, 84(1), 177-187.
- Llaneza, L., García, E. J., & López-Bao, J. V. (2014). Intensity of territorial marking predicts wolf reproduction: implications for wolf monitoring. *PLoS One*, 9(3), e93015.
- Wikenros, C., Gicquel, M., Zimmermann, B., Flagstad, Ø., & Åkesson, M. (2021). Age at first reproduction in wolves: different patterns of density dependence for females and males. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1948), 20210207.

Předběžný termín obhajoby

2022/23 ZS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Aleš Vorel, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 7. 3. 2023

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 7. 3. 2023

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 23. 03. 2023

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma: Reprodukce vlka v kontinentální Evropě vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů. Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze dne 30.3.2023

Eliška Černíková

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Aleši Vorlovi, Ph.D. za pomoc během zpracování mé bakalářské práce a za čas tomu věnovaný.

Dále chci poděkovat své rodině, a především své sestře Anně za neustálou podporu, jak během tvorby této práce, tak v průběhu celého studia.

Abstrakt

Tato bakalářská práce se zabývá specifikami reprodukce vlka obecného (*Canis lupus*) a faktory, které ovlivňují její podobu a charakteristiku. Dále rozebírá z obecného hlediska strukturu vlčí smečky, dynamiku populací a proměnné, které jsou důležité pro výslednou podobu reprodukce. Poskytuje přehled a popis jednotlivých populací vlka, které se momentálně na území kontinentální Evropy vyskytují. K popsání této problematiky byla provedena obsáhlá rešerše vědeckých prací zahrnující relevantní aspekty a fakta, která obecně osvětlují reprodukci vlka obecného a její současnou podobu populace v Evropě.

Klíčová slova: vlk obecný, reprodukce, Evropa

Abstract

This thesis deals with the specifics of the reproduction of the Gray wolf (*Canis lupus*) and the factors that influence its form and characteristics. It also discusses from a general perspective the structure of wolf packs, the dynamics of populations, and all variables which are important for the final form of reproduction. It provides an overview and description of the different wolf populations currently found in continental Europe. In order to describe this issue, an extensive search of scientific papers was carried out, including relevant aspects and facts that shed light on the general form of the reproduction of the Gray wolf and its current form in the wolf population in Europe.

Key words: Gray wolf, reproduction, Europe

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Cíle práce	2
3. Biologické faktory reprodukce.....	3
3.1. Funkční anatomie	3
3.2. Specifické vlastnosti druhu <i>Canis lupus</i>	4
3.3. Věk první reprodukce	6
4. Smečky	8
4.1. Sociální struktura.....	8
4.2. Význam reprodukčního (alfa) páru.....	9
4.3. Růst a dynamika	10
4.4. Život v norách	11
5. Natální disperze	12
5.1. Vliv natálního habitatu	13
5.2. Faktory disperze	14
6. Dynamika populací	16
6.1. Obecný popis	16
6.2. Antropogenní vliv	16
6.3. Hustota populace	18
6.4. Další faktory.....	19
6.5. Problémy izolovaných populací.....	19
7. Genetická struktura vlka v Evropě.....	22
7.1. Zeměpisná šířka	23
7.2. Jednotlivé populace Evropy.....	26
8. Diskuze	34
9. Závěr	35
10. Seznam použité literatury	36

1. Úvod

Populace vlka obecného (*Canis lupus*) v Evropě stabilně stoupá od doby posledních drastických snížení (bottlenecků) na konci minulého století, kdy byl téměř vyhuben na skoro celém území (Boitani a kol. 2022). Díky mnoha podrobným genetickým studiím je možné zkoumat, jak od té doby rekolonizace probíhá. Vlci v Evropě jsou rozsáhlou metapopulací rozdělenou v současnosti na devět subpopulací, z nichž některé jsou více propojené navzájem, a naopak některé jsou velmi izolované (Chapron a kol. 2014). Úspěšnost vlka v člověkem velmi ovlivněném prostředí je dána díky některým aspektům jeho reprodukce, sociálnímu chování a ekologické plasticitě ve výběru habitatu. Vlk je sociální zvíře žijící ve smečkách sestávající většinou z jednoho reprodukčního páru a jeho potomků, ojediněle i nepříbuzných jedinců (Mech a Boitani 2003, Packard 2010). Reprodukční specifika zahrnují jedno reprodukční období ročně, monogamii, otcovskou péči a další (Asa a Valdespino 1998, Valdespino 2007). Při šíření mimo své rodné teritorium vlci často vyhledávají takové, které je podobné jejich mateřskému, nebo naopak osidlují odlišná prostředí (Szewczyk a kol. 2019, Muñoz-Fuentes a kol. 2009). V prostředí Evropy jsou reprodukční charakteristiky jako velikost vrhu, životnost mláďat a věk při první reprodukci ovlivněné různými faktory z nichž jsou některé obecně platné jako např. hustota populace, míra mortality či antropogenní vliv.

2. Cíle práce

Cílem této práce je poskytnout rešerši současných poznatků o reprodukci vlka obecného v kontinentální Evropě. Uvést zde biologické aspekty reprodukce, z nichž jsou některé velmi specifické a mají vliv na její výslednou podobu. Dále popsat sociální strukturu vlčí smečky a faktorů, které ovlivňují její reprodukční charakteristiky (např. velikost vrhu a životnost mláďat) a také zkusit nahlédnout na obecnou dynamiku populací a to, jak je ovlivněna reprodukcí. V neposlední řadě je součástí práce poskytnout přehled o současných populacích v Evropě, nastínit jejich genetickou strukturu i stručnou charakteristiku každé z nich.

3. Biologické faktory reprodukce

3.1. Funkční anatomie

Pohlavní (estrální) cyklus má u vlka obecného (*Canis lupus*) stejně jako u ostatních psovitých (*Canidae*) celkem čtyři fáze – proestrus, estrus, diestrus a anestrus. Každá je specifická jiným chováním, fyziologickými projevy a odlišnou dobou trvání (Davidson 2008). Všechny fáze jsou na poměry ostatních savců dlouhé. Důvodem může být zvýšení šance na úspěšnou reprodukci (Asa a Valdespino 1998). Termín reprodukční období zahrnuje fázi proestru a estru (Davidson 2008).

Proestrus se vyznačuje zvýšením atraktivity samice pro samce. Tuto fázi lze u samice zaznamenat nejen změnou chování ale i močí s příměsí krve. To je způsobeno postupným uvolňováním hormonů. Může trvat až 6 týdnů, což je až nezvykle dlouhé na poměr ostatních psovitých (Asa a Valdespino 1998). Po tuto dobu je vlčí pár v bezprostřední blízkosti a jejich chování zahrnuje mnoho multimodálních signálů, které jsou pro toto období specifické (Packard 2010). Patří mezi ně patří vzájemné očichávání, postupné močení, jiné vizuální a hmatové znaky a také feromony. Vzájemná blízkost a chování páru opět zvyšují šance na úspěšnost reprodukce (Asa a Valdespino 1998, Packard 2010).

Samotné páření nastává během různě dlouhého období estru (říje), který trvá 1-7 dní. Poté, co je ovulace hormonálně vyvolána samice se postaví do specifické pozice naznačující připravenost ke spáření. Následně dochází k post kopulačnímu svázání. To je různě dlouhé v závislosti na vnějších podmínkách, např. přítomnosti jiných vlků (Packard 2010). Tento mechanismus během páření může také přispívat k zajištění výhodnosti monogamie (Asa a Valdespino 1998).

Další fází je diestrus a trvá přibližně stejně dlouho pokud je samice gravidní i pokud nezabřezla. Při této variantě může probíhat falešná březost (Asa a Valdespino 1998). Doba mezi dalším obdobím proestru se označuje jako anestrus. Samice je pro samce neatraktivní a ani nereaguje na případné reprodukční chování z jeho strany (Davidson 2008).

U vlka nejsou skoro žádné znaky pohlavního dimorfismu. Najdeme mezi nimi jen nepatrný rozdíl ve vzhledu, pokud samice není gravidní. Váhově je samec cca o 20 % těžší (Packard 2010).

3.2. Specifické vlastnosti druhu *Canis lupus*

Vlk, stejně jako další psovitě šelmy, vykazuje některé specifické aspekty reprodukce, které se mohou zdát jako nevýhodné, nebo riskantní z hlediska úspěšnosti. Pokud se ale podíváme na příčiny těchto aspektů, ve výsledku tvoří úspěšnou a výhodnou reprodukční strategii. Ta je v kombinaci se sociálním typem života, kterým vlci žijí, nejvýhodnější (Asa a Valdespino 1998).

Prvním neobvyklým aspektem je reprodukce jen jednou za rok. To je z fyziologického hlediska primárně způsobeno hormonálním cyklem s jedním ovulačním obdobím - monoestríe (Asa a Valdespino 1998). Monoestrický reprodukční cyklus bývá spojován s temperátními podmínkami kvůli délce fotoperiody v této oblasti (Valdespino 2007). Čeleď psovití obývá široký areál zahrnující různé zeměpisné šířky, ale všechny druhy mají jen jedno reprodukční období v roce. Pokud by typ reprodukčního cyklu byl ovlivněn pouze fotoperiodou znamenalo by to, že budeme u jednotlivých druhů obývajících různé zeměpisné šířky pozorovat rozdílný cyklus. Druhy žijící v rovníkových oblastech by měly polyestrický cyklus, kdežto druhy v temperátních podmínkách monoestrický. Toto pravidlo je podpořeno i výsledkem studie vlivu délky fotoperiody na jedince v zajetí (Valdespino 2007). V průběhu uměle stimulované fotoperiody rovníkového charakteru se u zkoumaného druhu z čeledi psovitých reprodukční cyklus nezměnil – stále byl monoestrický. To, že mají vlci jen jedno reprodukční období za rok je tedy ovlivněno fyziologicky. Fyziologie je u všech druhů psovitých stejná, a tudíž je tento fakt možný vysvětlit fenologickým podmíněním v rámci čeledi (Valdespino 2007). Jednou ze změn v rámci reprodukčního cyklu u psovitých i samotného vlka mezi jednotlivými zeměpisnými šířkami je variabilita v délce reprodukčního období (proestrus a estrus) (Mech 2002, Valdespino 2007). Čím více na sever, tím kratší období reprodukce zde žijící samice mají. Dalším rozdílem je, že jednotlivé samice mají navzájem více synchronní reprodukční cyklus čím severněji se vyskytují. Naopak v rovníkových šířkách se jednotlivci rozmnožují asynchronně, ve větším časovém rozmezí. Délka fotoperiody tedy není jediným faktorem, který konečnou podobu reprodukčního cyklu ovlivňuje. I přes existenci tohoto obecně platného pravidla v rámci celé čeledě se tak mezi jednotlivými zeměpisnými šířkami vyskytují odchylky. Ty mohou být způsobeny např. různými environmentálními faktory (Valdespino 2007).

Dalším možným vysvětlením monoestrického reprodukčního cyklu je socialita druhu (Valdespino 2007). Vlk žije sociálním životem ve smečkách, který podmiňuje mnoho aspektů jeho chování a dalších charakteristik v rámci jeho ekologie (Mech a Boitani 2003, Packard 2010). Kdyby pohlavně dospělé samice měly více než jedno reprodukční období ročně, vyvolávalo by to ve smečce kompetici a agresivitu. Monoestrie tak má význam pro soudržnost smečky a brání vzniku agrese mezi společně žijícími jedinci (Valdespino 2007). Nicméně hormony se vyplavují u všech pohlavně dospělých samic ve stejnou dobu. Díky tomu se i ony starají o mláďata, která se ve smečce narodila rodičovskému páru. Za standardních podmínek, kdy smečka sestává z jednoho vlčího páru a jejich potomků, jsou signály pro páření mezi ostatními jedinci ignorovány nebo potlačeny (Packard 2010). Někdy bývají i přerušeny jinými členy smečky. Většinou se tak množí jen samice reprodukčního páru, behaviorálně dominantní nad ostatními samicemi. I přesto zůstává u ostatních pohlavně dospělých samic vyvolané rodičovské chování, a proto pak pomáhají s výchovou mláďat. Reprodukce vlka je tedy ovlivněna fyziologicky, a některé její aspekty jsou také potlačeny behaviorálně (Asa a Valdespino 1998, Packard a kol. 1983, Packard 2010, Valdespino 2007). Stejně tak ale může být mechanismus potlačení reprodukce jen důsledkem reprodukční konkurence (Mech a Boitani 2003).

Druhým aspektem, který se může z hlediska reprodukční úspěšnosti zdát nevýhodný je monogamie. Ta jde podle některých autorů rozdělit na obligátní a fakultativní (Kleiman 1977). Rozhodující podle tohoto rozdělení je, zda samice potřebuje při výchově mláďat pomoc, která je esenciální pro jejich úspěšné přežití. U vlka je negativně ovlivněna životnosti mláďat, pokud samec zemře a samice vychovává mláďata sama, nebo ve smečce nejsou jiní dospělí členové (Borg a kol. 2015, Brainerd a kol. 2007, Packard 2010). Sociální monogamie popisuje pár jedinců vyskytujících se v jednom teritoriu a opakovaně se po více let spolu rozmnožující (Lukas a Brock 2013). Podle tohoto kritéria je do sociální monogamie zahrnut i vlk (Mech a Boitani 2003). V takovém případě se zvyšuje šance na reprodukční úspěch. Páry, které spolu zůstávají více sezón jsou stabilnější (Milleret a kol. 2016). Naopak genetická nebo také reprodukční monogamie znamená jen páření výhradně mezi dvěma jedinci a je často spojována se sociální strukturou a také například otcovskou péčí (Lambert a kol. 2018).

Monogamie je tak pro vlky díky sociálnímu chování výhodnou reprodukční strategií (Kleiman 1977, Asa a Valdespino 1998). Vlíčí pár spolu od začátku reprodukční sezóny a během ní tráví většinu času. V kombinaci s monoestrií je tak dostatečně zajištěná úspěšnost páření pro daný pár. Roli ve zvolené reprodukční strategii hraje i velký areál, na kterém je vlk schopný se pohybovat a hustota populace - ta je pro vlka nízká (Jedrzejewski a kol. 2007). Monogamie je tedy při těchto faktorech výhodná, protože si jedinec nemusí hledat dalšího partnera ke spáření. Také je pro větší úspěšnost reprodukce prodloužená doba, kdy je samice svolná k páření (Kleiman 1977, Valdespino 2007). To, a další prvky vzájemného sociálního chování zvyšuje sílu párového svazku.

Monogamie také pravděpodobně mohla vést k vývinu otcovské péče u vlka (Asa a Valdespino 1998), která je na poměry jiných monogamních savců až nezvyklá (Kleiman 1977). Pokud si je samec jistý, že je otcem mláďat, má pak důvod investovat i do jejich péče. U vlků najdeme jak mateřskou, tak otcovskou péči, stejně jako u všech ostatních psovitých šelem (Asa a Valdespino 1998). Způsob, kterým se každý z rodičů o mláďata stará se liší, stejně jako doba, kdy tuto péči vykonávají (Malcolm 1985). Matka hledá doupě, kojí a následně tráví s mláďaty první dva týdny jejich života převážně v doupěti. Otec zas v této době shání pro samici a mláďata potravu a v případě potřeby aktivně brání zdroje a teritorium smečky (Kleiman 1977). Samice se více účastní lovu, čím jsou mláďata starší a poté s jejich odstavením je může opouštět na delší dobu. Postupně se tak kvantitativně přispěvek samce a samice v rodičovské péči vyrovnává (Malcolm 1985). U obou pohlaví je v době, kdy se vychovávají mláďata, zvýšená hladina hormonu prolaktinu, a to u všech dospělých členů smečky (Asa a Valdespino 1998, Packard 2010). Není však dosud jasné, zda jeho přítomnost podmiňuje zapojení i ostatních dospělých jedinců obou pohlaví do péče o mláďata (Asa a Valdespino 1998). To, jestli o mláďata pečují jen matka nebo oba rodiče je u monogamních vlků často rozhodující pro přežití mláďat (Packard 2010).

3.3. Věk první reprodukce

Jedním z klíčových faktorů, který ovlivňuje vývoj smečky a v širším měřítku i stav populace je věk první reprodukce (Wikenros a kol. 2021). Zároveň může být ovlivněna externími faktory jako je třeba míra lovu na daném území (Sidorovich a kol. 2007).

Je pravděpodobné, že rozdíly v průměrném věku první reprodukce mezi jedinci mohou být způsobeny charakteristikou populace, jejíž jsou součástí. U malé a uzavřené vlčí populace se v průběhu let věk samic při první reprodukci měnil s velikostí populace (Wikenros a kol. 2021). Variabilita věku v závislosti na velikosti populace byla odlišná u obou pohlaví. U samců byla jen malá, kdežto u samic výraznější. U obou pohlaví byl věk dosažený při první reprodukci v začátcích vývoje populace vyšší než v pozdějších stádiích. Změna nastala při dosažení určitého počtu teritorií, a tudíž i jedinců na celém území - společně s růstem populace se tak snižoval průměrný věk při první reprodukci (Wikenros a kol. 2021).

Faktor, který pravděpodobně také ovlivnil snižování věku první reprodukce byla mortalita způsobená ilegálním lovem na daném území (Wikenros a kol. 2021). V důsledku toho jsou zde rychleji uvolňována teritoria a je zde více teritoriálních jedinců, se kterými se mohou spářit mladí jedinci dispergující ze své mateřské smečky. Příležitost k reprodukci tedy nastává dříve, než kdyby tu tak vysoká úmrtnost nebyla. Na celém území jsou tak jedinci v době první reprodukce mladší (Wikenros a kol. 2021).

Velký efekt mohou mít imigrující jedinci, pokud přijdou na území, které je nějakým způsobem dlouhodobě uzavřené (Åkesson a kol. 2016). Poté, co se příchozí jedinci začlenili do populace zvýšil se oproti předešlým rokům její růst. Věk první reprodukce byl ovlivněn následovně. Čím větší byla populace tím větší byla pravděpodobnost, že se samci rozmnoží starší než před příchodem jedinců na území. Kvůli lovu ale nebylo narůstající populaci umožněno rozšířit se mimo svůj původní areál. Celkově se tak zvýšila hustota jedinců, což mělo opět za následek změnu reprodukčních charakteristik. Znovu se zvýšila pravděpodobnost pozdější reprodukce, tentokrát pro obě pohlaví a jak z důvodu vysoké hustoty populace, tak kvůli rizikové disperzi mimo rodné teritorium. Pro jedince tak může být v takovém případě výhodnější zde čekat na příležitost k reprodukci což bude znamenat, že budou v době první reprodukce pravděpodobně starší (Milleret a kol. 2016). Z výše uvedeného vyplývá, že věk první reprodukce se v populaci mění s jejím vývojem, hustotou jedinců a také pod vlivem vnějších faktorů kterým může být vysoká míra lovu na daném území.

4. Smečky

4.1. Sociální struktura

Vlk patří k živočišným druhům, které mají vyvinutý sociální systém (Asa a Valdespino 1998). Možnost produkovat potomstvo je za běžných podmínek ve vlčí smečce privilegiem pouze dvou jedinců reprodukčního páru – také nazývaný rodičovský či alfa pár (Mech 1999). Samotné označení alfa pár je užitečné spíše ve větších smečkách, které jsou běžné spíše v Americe (Mech a Boitani 2003, Rausch 1967). Zde se pak rozmnožuje více jedinců, a tudíž je zde více rodičovských párů. Alfa pár by pak byl původní a dominantní nad ostatní páry (Mech 1999) Ten pak se svými potomky tvoří základní strukturu potenciální smečky. V Evropě je ale obvyklé, že má smečka jen jeden pár, který se rozmnožuje (Chapron a kol. 2014). Polygynní či polyandrické svazky se mohou ve větších a komplexnějších vlčích skupinách také vyskytovat (Packard 2010). Když dojde k reprodukci více jedinců ve stejné smečce může jít buď o příbuzenské křížení, extrapárovou kopulaci, nebo o reprodukci s cizím vlkem, kterého smečka přijala. K mláďatům z aktuálního roku doplňkově zůstávají i starší potomci z dřívějších let (Mech a Boitani 2003, Packard 2010). Ti se pohybují v teritoriu mateřské smečky do té doby, než ho opustí mimo její území - dispergují. V průběhu života tak může jedinec zaujmout různá místa ve smečce nebo mimo ni. Pokud má partnera a teritorium stává se rodičovským párem a založí smečku. Pokud dospěje a partnera nemá, opustí pak mateřskou smečku anebo v ní zůstane jako tzv. pomocník (pozn. auxiliary), který se nerozmnožuje (Packard 2010).

V průběhu let se počet jedinců tvořících jednu smečku velmi dynamicky mění (Packard 2010). Ovlivňují to nejrůznější podmínky okolí jako třeba dostupnost kořisti, hustota populace, antropogenní faktory aj. (Mech a Boitani 2003). Základní počet jedinců (pár s letošními mláďaty) mohou navyšovat mláďata z minulých let, která zatím nedispergovala, anebo cizí jedinci. Aby se jedinec mohl rozmnožit, potřebuje najít partnera anebo získat teritorium. Možností, jak toho dosáhnout získat je více a některé přináší větší riziko (Packard 2010). Riskantní strategií může být snaha získat jedince z již ustanoveného páru, anebo zkusit zabrat část cizího teritoria (Mech a Boitani 2003). Některé zas mohou trvat dlouho, jako v případě, kdy jedinec čeká na uvolnění místa v mateřské smečce v reprodukčním páru. Odložená disperze je běžná na území s vysokou hustotou jedinců a velkým počtem smeček, kdy už není místo pro

vznik nového teritoria. Způsobů, jak si zajistit možnost reprodukce je tedy více. To, jaký je nakonec zvolen je souběhem naskytnutých příležitostí a jejich momentální riskantnosti či úspěšnosti (Packard 2010).

4.2. Význam reprodukčního (alfa) páru

Primárně je roční nárůst smečky zajištěn reprodukcí vlčího rodičovského páru. Proto jsou tito dva jedinci pro její růst a dynamiku významnější, než zbytek jedinců (Borg a kol. 2015). Kromě toho jsou také důležitější pro udržení celistvé smečky. Ve zkoumaných případech ztráty jednoho či obou jedinců reprodukčního páru se smečky rozpadly ve více než dvou třetinách případů (Borg a kol. 2015). V jiné studii zas došlo k rozpadu nebo rozdělení smečky po úmrtí celého páru nebo jen jednoho z jedinců u téměř 40 % smeček (Brainerd a kol. 2007). Byl také zkoumán vliv pohlaví uhynulého jedince (Borg a kol. 2015). Pokud zemřela pouze samice, vedlo to k rozpadu malých smeček častěji, než když zemřel jen samec. Úmrtí v rámci rodičovského páru tak má vliv na přežití mláďat, růst smečky a to, jestli smečka zůstane kompaktní nebo se rozpadne (Borg a kol. 2015).

Úspěšnost přežití narozených mláďat, je přímo ovlivněna osudem rodičovského páru. Pokud zemře samice má to větší negativní dopad na přežití mláďat, než když zemře jen samec (Borg a kol. 2015). To je vysvětlitelné tím, že v určitém období je samice v péči o mláďata nenahraditelná (Packard 2010). Pokud zemře v průběhu reprodukčního období nebo těsně po narození mláďat, je tím roční přírůstek mláďat ohrožen či ztracen. Pokud je ve smečce dostatek pomocníků mohou zastat péči o štěňata v podobě přísunu potravy, pokud už jsou mláďata odstavena (Brainerd a kol. 2007). Míra jejich přežití bude i přes úmrtí rodičů v takových smečkách větší oproti smečkám s malým počtem jedinců (Borg a kol. 2015, Brainerd a kol. 2007). Protože socialita vlků je běžným jevem, příbuzní jedinci se o mláďata postarají. Je to jedním z projevů altruistického chování vůči svým příbuzným, které je u sociálních živočichů běžné (Hamilton 1964). Díky těmto dvěma mechanismům mohou smečky zůstat pohromadě a vykazovat růst i po ztrátě jednoho či obou alfa jedinců (Borg a kol. 2015).

Pokud je na území dostatek kořisti nemusí počet vedlejších členů smečky nijak negativně ovlivnit životnost mláďat, protože neprobíhá případná konkurence o zdroje. Když bylo sledováno území s nedostatkem kořisti, lépe si vedly smečky s méně pomocníky – měli více mláďat a ta větší životnost (Harrington a kol. 1983). Tedy

pokud bylo ve smečce více dospělých jedinců docházelo pravděpodobně k potravní konkurenci, která měla negativní vliv na tohoroční mláďata. Naopak když bylo potravy dostatek měla větší životnost mláďata ve smečce, kde byli další dospělí členové než ta, která byla s rodiči sama rodičů (Harrington a kol. 1983).

4.3. Růst a dynamika

Sociální systém vlků je díky své komplexitě schopen schopny ztrátu alfa jedince v rámci smečky kompenzovat (Borg a kol. 2015). Ve větších smečkách, které jsou často podobné více generačním rodinám, se souběžně nachází více dospělých jedinců. Ti se potenciálně mohou začít rozmnožovat, pokud dosavadní alfa jedinec zemře. Pro možnost rychlé náhrady z vlastní smečky je rozhodující její velikost. S větší velikostí se zde bude nacházet více dospělých členů, kteří mohou zaplnit místo reprodukčního jedince (Mech a Boitani 2003). Za předpokladu, že se stihne jedinec nahradit před obdobím reprodukce, nemusí se narušit růst smečky a její abundance. Nicméně následující přírůst ve smečce může být menší, než by byl v případě předchozího jedince. Nová reprodukcující se samice bude pravděpodobně mladší, a ty mají obecně nižší reprodukční úspěch; menší velikost vrhu (Kaartinen a kol. 2010).

Druhou možností, jak udržet růst smečky populace je přijmout do ní cizího vlka. Náhrada uhynulého alfa jedince je jedním ze způsobů, jakým se do smečky dostávají noví jedinci (Mech a Boitani 2003, Packard 2010). Když smečka ztratí jednoho jedince z reprodukčního páru, ale dostatečně rychle najde náhradu, může se stále daný rok nebo ten následující rozmnožit. Nahradit jednoho alfa jedince z reprodukčního páru bývá snazší než nahradit pár celý. V situacích, kdy byl ztracen celý alfa pár, se méně často podařilo ve smečce produkovat potomky nadcházející sezónu (Brainerd a kol. 2007). K náhradě cizím vlkem nemusí dojít, pokud bude v oblasti nízká hustota jedinců. Volná místa mohou být obsazována dispergujícími jedinci z jiné smečky. Když v okolí nebudou nebo bude disperse riskantní, nemusí k náhradě dojít. Naopak na území s vysokou hustotou bývá více vhodných jedinců, kteří mohou prázdné místo zaujmout. Pokud se náhrada nenajde včas do období říje, smečka se daný rok nerozmnoží, což je vybočení oproti standardní situaci, kdy dochází ke každoroční reprodukci (Fritts a Mech 1981). Pokud je smečka či celá populace malá nebo dlouhodobě izolovaná, může v případě časté ztráty reprodukčního páru docházet rychleji k příbuzenskému křížení (Liberg a kol. 2005, Räikkönen a kol. 2013).

4.4. Život v norách

Vlčí mláďata se rodí slepá a pro minimálně první tři týdny života vyžadují péči od rodičů a chráněné místo pro zajištění vyšší životnosti (Packard 2010). Pokud si samice doupě sama nevyhrabe nebo nepoužije úkryty vytvořené třeba vývratem stromů, využívá nejčastěji opuštěné nory po jezevci lesním (*Meles meles*) či lišce obecné (*Vulpes vulpes*) (Schmidt a kol. 2008) a těmto norám často zvětší jeden či více vchodů. Kromě klasického využívání doupěte, které se nachází pod povrchem, využívají běžněji vlci v Polsku a Bělorusku nory na povrchu (Schmidt a kol. 2008, Sidorovich a kol. 2016). Ty jsou třeba jen částečně kryté většími kořeny, pod spadlým stromem, nebo jsou v terénní depresi. Na všech místech, která vlci využívali se nacházelo více povrchových doupat než nor. To může souviset s půdním typem, protože ne v každém jde novou noru vytvořit. Shodná pozorování jsou z Finska (Kaartinen a kol. 2010). Hlavním typem využívaného doupěte zde byla povrchová doupata. Ta byla většinou pod stromy, či v prostředí s mladou vegetací poskytující úkryt. I přes výskyt písčitého typu půdy si vlci vyhrabali noru jen jednou. To může být ve spojitosti s náročností tohoto úkolu. Význam typu půdy a geologického podkladu v místě výskytu vlků pravděpodobně ovlivnil i výběr míst nor u polské populace v Karpatech - v celém sledovaném území vlci využívali jen povrchová doupata (Nowak a kol. 2008).

Během výchovy mláďat je na území Evropy běžné, že vlci využívají více než jedno doupě (Jedrzejewski a kol. 2010). V Polském Bělověžském Národním parku vlčice střídaly nory po celou dobu výchovy mláďat (Schmidt a kol. 2008). První přesun nastal až v momentě, kdy byla vlčata pohyblivá a začala aktivně vylézat z nory (3-5 týdnů). Zároveň žádná ze samic nepoužila to samé doupě v následujícím roce, ačkoliv nově zvolené doupě bylo od loňského často velmi blízko. V rámci celého teritoria smečky se doupata soustředila do jedné oblasti. V Běloruské sledované populaci každá samice využívala alespoň 3 různá místa pro doupě (Sidorovich a kol. 2016). Důvodem, proč jsou místa doupat tak často měněna může být dlouhodobé historické pronásledování a zabíjení vlka v celé Evropě (Jedrzejewski a kol. 2010). Ve východní Evropě bylo například běžným prostředkem regulace vlčí populace vybírání mláďat z doupat (Jedrzejewska a kol. 1996, Kaartinen a kol. 2010, Sidorovich a kol. 2016). Vliv na četnost využitých nor mohou mít i environmentální podmínky. Míra srážek a s ní spojená hustota komárů korelovala s větším počtem doupat, které smečka použila (Sidorovich a kol. 2016). Čím horší byly environmentální podmínky, tím větší počet

doupat byl použit. Velký vliv bude mít samozřejmě i momentální úroveň lidské disturbance na daném území. Hlavním kritériem výběru místa doupěte se ukázala být vzdálenost od struktury vytvořené člověkem (Kartinen a kol. 2010, Theuerkauf a kol. 2003). Vlci se tak snaží nejvíce vyhýbat obydlím, silnicím i lesním cestám, ale i samotným okrajům lesa.

Typ a počet využívaných doupat během výchovy mláďat ovlivní jejich přežití, protože nejvyšší mortalita je do 6 měsíců od jejich narození (Fuller a kol. 2003). Přemístování mezi jednotlivými doupaty je riskantní a stresová činnost zvyšující pravděpodobnost úmrtnosti (Sidorovich a kol. 2016). Dá se tedy předpokládat negativní ovlivnění životnosti mláďat s rostoucím počtem doupat, které byly během jejich výchovy použity. Zároveň využívání povrchového typu doupěte má své nevýhody. Mláďata jsou více vystavena riziku predace, negativním vlivům počasí či jiným dopadům, například hmyzu. Pokud tedy tento typ doupěte převládá, může být úmrtnost mláďat vyšší (Sidorovich a kol. 2016). To ostatně bylo zaznamenáno i v polských Karpatech (Nowak a kol. 2008). Na celém sledovaném území byla zaznamenána malá míra přežití mláďat. Ta mohla být ve spojitosti s nadmořskou výškou a horšími klimatickými podmínky. Jelikož zde vlci využívali jen povrchová doupata, jsou štěňata více vystavena vlivu počasí. I když jsou zde dostupné jeskyně, které by poskytovaly větší úkrytí před nepříznivým vlivem počasí, vlci je pro účel doupat nevyužívají (Nowak a kol. 2008).

V Arktidě, kde je místní populace vlků dlouhodobě sledována, bylo běžné že samice využívala jedno doupě mnoho let po sobě (Mech 1995). Ke změně došlo až poté, kdy byla mláďata přímo vyrušena člověkem. K přesunu vlčat došlo hned následující noc. Toto nové doupě pak bylo zas dlouhodobě používáno. V prostředí, kde vlci nečelí žádnému běžnému rušení člověkem je jedno doupě opakovaně využíváno a ani v průběhu výchovy mláďat nedochází k jejich přemístování (Mech 1995).

5. Natální disperze

Natální disperze je jedním z typů disperze, které živočichové vykonávají. Je definována tak, že probíhá jednou za život jedince odchodem z místa jeho narození na místo první reprodukce, a to v rané fázi jeho života (Greenwood 1980). Specifika pak určuje taxon živočicha a jeho párovací systém. Na rozdíl od ptáků, kteří mají disperzi většinou vychýlenou ve prospěch samic, ji savci mají vychýlenou ve prospěch samců

(pozn: male-biased dispersal). Ve výsledku tak více z mateřského území dispergují samci. Samice jsou naopak více filopatrické – mají tendenci ustanovit si své teritorium blíže k rodnému (natálnímu). Také se do něj častěji, než samci kvůli reprodukci vrací. (Greenwood 1980). Vliv párovacího systému je následující. U monogamních živočichů opouštějí rodné teritorium mladí jedinci obou pohlaví více méně ve stejném poměru (Greenwood 1980). Oproti tomu u polygamních jedinců budou více dispergovat samice (Dobson 1982). Disperze jednoho pohlaví je jedním z možných mechanismů prevence příbuzenského křížení (Greenwood 1980).

5.1. Vliv natálního habitatu

Disperze ovlivněná natálním habitatem (pozn. „natal habitat-biased dispersion“) popisuje mechanismus, kdy je jedinec při výběru svého teritoria ovlivněn prostředím, ve kterém se narodil (Sanz-Pérez a kol. 2018). Protože zvolený habitat ovlivní ekologický vývoj nejen dispergujícího jedince ale i jeho potomků, stává se tím tento faktor důležitým z hlediska diferenciací fenotypů v populaci (Davis a Stamps 2004). Pokud si jedinec zvolí ten samý typ prostředí, bude to pro něj výhodné, protože se nebude muset přizpůsobovat jiným podmínkám (Sanz-Pérez a kol. 2018). To, jaké podmínky a specifika jsou v natálním habitatu, tedy tvoří selekční tlak na určité vlastnosti. Když pak jedinec disperguje do stejného prostředí, zvýší mu to fitness, protože se s větší pravděpodobností přežije a rozmnoží. Tím se vlastnosti, které mu toto umožnily posílí. Naopak neznámé prostředí může zvyšovat mortalitu a tím fitness jedince snižovat. Ve Švédsku byla provedena studie, jestli byli vlci při výběru nového teritoria ovlivněni svým rodným (natálním) teritoriem (Sanz-Pérez a kol. 2018). Kritériem, pro označení disperze jako natální, byla úspěšná reprodukce na jeho konci. Při vyhodnocení výsledků se ukázala pozitivní korelace s uraženou vzdáleností. Teritoria podobná svému rodnému si zvolili jen jedinci dispergující na krátké vzdálenosti – jedinci dispergující na dlouhé vzdálenosti nevykazovali žádné ovlivnění natálním teritoriem. To může být jednoduše vysvětleno tím, že okolí původního teritoria mu bude více podobné než místa jemu vzdálenější. Samice si také více než samci vybíraly prostředí podobné svému natálnímu habitatu (Sanz-Pérez a kol. 2018). Byly tedy více filopatrické než samci, což je u savců běžné (Greenwood 1980). Velký vliv na úspěšnost natální disperze, tedy zakončení reprodukci, má v Evropských podmínkách lidský faktor, konkrétně úmrtnost způsobená lidmi. Jedinci, kteří se narodili v oblastech, které byly více ovlivněné člověkem si pak vybírali oblast, která

jím byla naopak méně ovlivněná (Milleret a kol. 2019). Jejich reprodukční úspěch tak může být vyšší, protože se vybraným prostředím sníží potenciální negativní vliv člověka. Území, které si vlčí pár vybral bylo vždy podobné jako rodné území samice (Milleret a kol. 2019). To opět poukazuje na vliv filopatrie samic. Preference habitatu, který je podobný natálnímu byla popsána také v Britské Kolumbii (Geffen a kol. 2004, Muñoz-Fuentes 2009). Byly zjištěny velké genetické rozdíly mezi vlčími subpopulacemi ve směru od pobřeží do vnitrozemí, ač se zde nevyskytují žádné geografické bariéry, které by tento jev mohly vysvětlovat. Nicméně habitaty se od sebe velmi liší vegetačně a dostupným typem kořisti. Jednotlivé skupiny se tedy specializují na lov určité kořisti. Tím se u jedinců vytváří velmi silná vazba mezi prostředím, ve kterém vyrůstají a konkrétní kořisti (Mech a Boitaini 2003, Stamps a Swaisgood 2007). Preferují tak při následné disperzi habitat, který splňuje stejná kritéria jako jejich rodný. To vysvětluje, proč jedinci nedispergují daleko, i když jim v tom nebrání žádná geografická bariéra a současně nejsou odlišné habitaty ve vzdálenosti, kterou by vlci nebyli schopni překonat (Geffen a kol. 2004).

5.2. Faktory disperze

U vlka opouští své mateřské teritorium obě pohlaví (Fuller a kol. 2003). Tohoroční mláďata běžně zůstávají se smečkou přes první zimu, než pohlavně dospějí (Packard 2010). Období, kdy dochází k disperzi by tedy mohlo být určeno dosažením reprodukčního věku a vzniklou sociální kompeticí o reprodukci. Nicméně jsou případy, kdy se smečkou zůstal jedinec skoro pět let, aniž by se rozmnožil (Gese a Mech 1991). Podle Mecha a Boitainiho (2003) je nejčastější disperzní věk mezi 11 - 24 měsíci, ale není to však pravidlem a spodní i horní věková hranice se může výrazně posunout. Určující tedy může být kompetice o potravu (Mech a Boitaini 2003). Její dostupnost se mění v průběhu celého roku, ale potřeba smečky vrcholí na podzim. Pokud je dostatek kořisti, potřeba aby mladí jedinci dispergovali není tak velká. Je-li kořisti málo, pak se v kombinaci s reprodukční kompeticí vytváří tlak, který je dostatečný pro odstartování disperze mladých jedinců. Zimen (1976) uvádí, že v těchto obdobích se může zvýšit agrese i mezi příbuznými jedinci (Mech 2020 ex. Zimen 1976). Dalším faktorem je stav celé populace na území vlčího výskytu. Tam, kde je populace malá a nesaturovaná, je spodní věková hranice dispergujících jedinců nižší, než u saturované populace (Fuller a kol. 2003, Mech a Boitaini 2003).

Vzdálenost a směr disperze se při hledání partnera a nového teritoria výrazně liší mezi jednotlivými jedinci. Roli také hraje věk dispergujícího vlka (Mech a Boitani 2003). Mladí jedinci urazí při hledání nového teritoria vzdálenost v průměru větší než jedinci starší. Ti zas mají tendenci obsadit teritorium v blízkosti svého rodného. V něm se učí lovit kořist a vštěpují si důležité poznatky a dovednosti. Čím déle je tedy vlk v rodném teritoriu, tím je asociace k habitatu, který smečka obývá silnější (Sanz-Pérez a kol. 2018). Proto pak vyhledává ten samý typ území. Naopak pokud disperguje jako mladý, nemá tuto asociaci tak velkou a podobnost hledaného území s rodným habitatem pro něj nemusí být ten rozhodující faktor; urazí pak při hledání delší vzdálenost. Pohlaví jedince má také vliv na překonanou vzdálenost. Výrazně kratší vzdálenost v průměru většinou urazí samice oproti samcům (Liberg a kol. 2005, Wabakken a kol. 2010, Sanz-Pérez a kol. 2018). Zaznamenány byly ale i výjimky, kdy samice urazila nezvykle dlouhou vzdálenost (Wabakken a kol. 2010). Vzdálenost disperze bude ovlivněna i stavem populace, ze které jedinec odchází. V oblastech s nízkou hustotou populace bude disperze na větší vzdálenost důležitým faktorem pro udržení nebo získání genetické rozmanitosti. Hlavní motivací je tedy hledání partnera pro reprodukci (Wabakken a kol. 2010). Také jedinci v expandující populaci mohou urazit dlouhou vzdálenost a najít teritorium až na hranici rozšíření. U populace s vysokou hustotou pak hrozí, že i při velké vzdálenosti bude jedinec při hledání neúspěšný – vhodná prostředí pro ustanovení teritoria už mohou být obsazená. U obou případů bude mít tedy natální disperze nejistý výsledek. Vzdálenost uražená při hledání teritoria může být velmi dlouhá a její směr klikatý (Mech 2020, Wabakken a kol. 2010).

Pokud je území vlčího výskytu vystaveno silnému tlaku lovem, je zde vyšší mortalita. Díky tomu, že se často uvolňují místa ve smečkách nebo v páru, vytváří to pro osamocené dispergující vlky příležitost k reprodukci (Jedrzejewska a kol. 1996). Setrvání v natálním habitatu zas přinese jedinci jiné výhody, než když disperguje a vydá se hledat nové teritorium. Je tím například vyšší pravděpodobnost přežití – vlci déle setrvávající v natální smečce se dožívali průměrně vyššího věku (Mech 2020 ex. Pletcher 1997). Pokud je tedy disperze z rodného teritoria riziková, může být pro jedince výhodnější čekat na příležitost k reprodukci v rodné smečce (Milleret a kol. 2016). Na druhou stranu zde ale bude vystaven kromě kompetice o potravu i reprodukční kompetici, které se disperzí vyhne (Mech 2020).

Věk, kdy jedinec odejde ze smečky je tedy ovlivněn souběhem více faktorů, mezi které patří dostupnost potravy, reprodukční tlak, hustota jedinců a antropogenní vliv. Pokud je některý z nich v jedné chvíli silnější, než ostatní je pak určující pro volbu disperze ten (Packard 2010).

6. Dynamika populací

6.1. Obecný popis

Aby byla vlčí populace schopná přežít v prostředí, které je velmi vzdálené od nenarušené divočiny v důsledku mnoha ovlivnění člověkem, musí tomu přizpůsobit některé aspekty svého chování, ekologie ale také rozhodnutí, která ovlivní reprodukční strategii (Jedrzejewski a kol. 2010). Růst populace je tvořen jak narůstáním počtu smeček, tak jejich vnitřním růstem (Jedrzejewski a kol. 2010). Vliv člověka je ale v některých aspektech velmi výrazný, a proto hraje velkou roli v ovlivnění dynamiky populací. Omezování a ztěžování disperze a imigrace jedinců do lokálních populací brání výměně genetické informace, rozšíření areálu a tím většímu růstu populace. To pak ovlivňuje různé reprodukční parametry. Jedním z nich je velikost vrhu, další třeba životnost mláďat. Případně je menší roční nárůst populace spojen i s pozdější disperzí jedinců. Dispergující jedinci, kteří nenajdou teritorium a partnera k reprodukci se, pokud přežijí, vrací do své mateřské smečky. Tady pak setrvávají a neúčastní se reprodukce, pokud se třeba neuvolní místo v reprodukčním páru smečky. Jejich přítomnost zase na druhou stranu může mít pozitivní vliv na životnost mláďat, neboť velikost smečky bývá spojována s jejich přežitím (Borg a kol. 2015, Brainerd a kol. 2007, Mech a Boitani 2003, Stahler a kol. 2013). Pokud je zachována migrace, je možné udržet genetickou variabilitu i v populaci, která čelí velkému antropogennímu tlaku v podobě lovu. (Jedrzejewska a kol. 1996).

6.2. Antropogenní vliv

Bezprostřední vliv na velikost smečky má míra lovu vlků na daném území (Jedrzejewski a kol. 2010). Zvyšuje se pak i počet osamocených vlků, kteří se pohybují sami mezi smečkami. Vlci jsou pod tímto tlakem do reprodukce nuceni investovat větší míru energie, což ovlivňuje reprodukční úspěch, který následně klesá s horšími podmínkami. Podle sledování Jedrzejewského a kolektivu (2010) se velikost vrhu v závislosti na lovu člověkem neměnila - průměrný počet mláďat byl více méně stejný.

Ovlivněné ale bylo přežití mláďat – jednoho roku se dožila jen asi 1/3 jedinců. Pokud území, kde se vlci vyskytují podléhá regulaci početnosti, bude se nutně měnit charakteristika některých faktorů reprodukce (Jedrzejewski a kol. 2010).

V průběhu posledních 150 let docházelo k velkým populačním změnám způsobené z lidské strany primárně lovem v polské populaci v oblasti Bělověžského Národního parku (Jedrzejewska a kol. 1996). Ten se rozkládá i do sousedního Běloruska. Oblast výskytu vlků na Běloruské straně nepodléhá žádné legislativní ochraně vlka. Toto období bylo definováno střídáním úseků kdy vlčí populace klesala a byla na minimální velikosti s úseky, kdy zase rostla a dosahovala vysoké hustoty. Velikost vrhu tolik ovlivněna nebyla, kdežto věk, kterého se dožívala narozená mláďata byl ovlivněn velmi. Polovina všech zaznamenaných jedinců se nedožila 4 měsíců a méně jak 3 mláďata se dožila 1 roku života (Jedrzejewska a kol. 1996). Nejběžnější způsob stanovování úmrtnosti mláďat bylo vybírání doupat. Zajímavé je že běžně docházelo k migracím mezi jednotlivými částmi území. Poté, co na Polské straně ustal lov populace zde narostla. Mladí jedinci pak dispergovali na Běloruskou část Národního parku, kde byla populace malá, protože zde lov stále probíhal. V reakci na tento přísun jedinců se i zde populace zvýšila. Díky tomu, že si jednotlivé části populace stále vyměňovaly jedince zůstala jako celek funkční (Jedrzejewska a kol. 1996).

Podobný vývoj a charakteristika reprodukce probíhá v západní části polské populace (Nowak a kol. 2008). Ta se nachází ve dvou územích Beskyd, přičemž část jedno z nich zasahuje přes hranice do Slovenska. Zde byl v době výzkumu Nowaka a kol. (2008) povolen odstřel vlků vždy po určitou část roku. Místní populace celou dobu fluktovala bez výrazných změn. Poměr natality a mortality byl vyvážený. Na druhém území vlčího rozšíření, která se nachází jen v Polsku, neprobíhá žádná regulace a vlci jsou legislativně chráněni. Navíc zde teprve nedávno došlo k rekolonizaci. Na rozdíl od první se tato populace významně zvyšuje. Celá oblast vlčího výskytu není klidnou oblastí - jsou zde lidská sídla, velký turismus a mnoho cest. I přesto zde populace narůstá. Na Slovenské části území byla nízká míra přežití mláďat - prvního roku se dožila maximálně dvě štěňata. V této oblasti tedy k populačnímu nárůstu nedocházelo z důvodu velké úmrtnosti způsobené člověkem. Roli v tom může hrát i disperze jedinců do dalšího území Karpat (Nowak a kol. 2008).

Věková struktura se v populaci v důsledku lovu také mění. V Bělorusku bylo v období intenzivního lovu v populaci více mladších jedinců, převažovali ti do jednoho roku a

průměrný věk uloveného jedince byl 1,5 let. Poté, co se intenzita lovu snížila byl průměrný věk jedinců 2,8 let (Sidorovich a kol. 2007). Významně byl ovlivněn poměr pohlaví – samic bylo v době lovu 70 %. Proporce pohlaví se pak znovu změnila, když se snížila intenzita lovu (Sidorovich a kol. 2007).

V populaci obývající Slovinsko a Chorvatsko je vysoká mortalita převážně mladých dispergujících jedinců (Jeremić a kol. 2014). Déle přežívají jedinci z reprodukčního páru nebo ti, kteří mají odloženou disperzi a zůstávají na území mateřské smečky. Reprodukce je zde tedy hlavně ovlivněna častou tvorbou nových párů a výměnou jedinců ve smečkách (Jeremić a kol. 2014). Například všechny samice, u kterých byla zaznamenána reprodukce, musely vícekrát měnit partnera z důvodu jeho úmrtí (Krofel a kol. 2013). V Americe měl lov zase efekt na proporcii samic, které se rozmnožují a které ne (Mech a kol. 2016). Při období vyšší mortality způsobené lovem se rozmnožovala jen malá část samic z celé sledované populace.

6.3. Hustota populace

Na územích s různou hustotou populace bude reprodukce ve smečkách vypadat odlišně - budou zde pozorovatelné rozdíly v oblastech s nízkou, a naopak s vysokou hustotou. Například byla sledována vlčí populace žijící na severu Španělska (Blanco a Cortés 2007). Dvě skupiny vlků žily v odlišném typu krajiny, a i to ovlivnilo jejich rozdílnou hustotu populace. Rozdílná byla také doba disperze jedinců. U skupiny, obývající areál s vysokou populační hustotou trvala delší dobu; někteří se na území samotní pohybovali i roky, než si ustanovili teritorium a rozmnožili se. Hustota populace dále velmi ovlivnila úspěšnost, se kterou jedinci vytvořili pár a potenciálně smečku. Na území s nízkou populační hustotou se to podařilo všem jedincům. Naopak v nasycené populaci se to podařilo menšině. Šance pro reprodukci je tedy vyšší na územích s volnými teritorii (Blanco a Cortés 2007) a rozmnožuje se tu většina dospělých jedinců. Reprodukční přínos jedinců, kteří zformovali pár na území s nízkou populační hustotou byl do této populace větší na rozdíl od saturované populace; tady byl jejich efekt malý či neexistující. Zároveň jedinci žijící sociálně, v páru či ve smečce měli nižší mortalitu (Blanco a Cortés 2007).

Podobná pozorování jsou i na území Ameriky. V Minnesotě se ve smečkách na územích s vysokou populační hustotou rozmnožovala jen malá část samic (Mech a kol. 2016). To poukazuje na to, že je populace saturovaná, a tak tam mladší jedinci

zůstávají déle v mateřské smečce kde se nerozmnožují. S rostoucí velikostí populace čili větší hustotou jedinců se zas v Yellowstonské populaci začala snižovat velikost vrhů (Stahler a kol. 2013).

6.4. Další faktory

Jak již bylo zmíněno, základní jednotkou, od které se odvíjí reprodukční dynamika je vlčí (rodičovský) pár (Mech a Boitani 2003). Pokud některé faktory ovlivní životnost vlčího páru a ohrozí přírůstky ve smečce, ovlivní následně i populační dynamiku. Bylo odhadnuto, které faktory - vnější (antropogenní) či vnitřní, budou mít větší vliv na životnost vlčího páru neboli, u kterého bude vyšší riziko jeho rozpadu (Milleret a kol. 2016). Pro skandinávskou populaci, která se nacházela ve fázi rekolonizace na velkém území bylo předpokládáno, že ji mnohem více ovlivní vnější faktor, a to usmrcení člověkem. Vnitřní faktory, zde hlavně míra inbreedingu, neměly mít velký vliv na riziko rozpadu vlčího páru. Výsledky hypotézu potvrdily - největší počet úmrtí způsobil antropogenní faktor (sražení autem, ilegální či legální odlov). Vnitřní faktor, kterým byl koeficient inbreedingu samce sice také negativně ovlivnil dobu, po které se pár rozpadl, nebyl ale tak významný, jako antropogenní faktor. K rozpadu vlčího páru došlo vždy jen pokud jeden či oba jedinci zemřeli (Milleret a kol. 2016). Nikdy nebylo pozorováno rozdělení vlčího páru, když byl ještě druhý naživu. Ve výsledku vede stabilita vlčího páru (délka po kterou spolu pár je) k většímu přírůstku ve smečkách a tím pak i populačnímu přírůstku (Milleret a kol. 2016).

Dostatek kořisti je dalším důležitým faktorem pro úspěšnost reprodukce. Ještě více je jeho význam podtrhnut v populacích, které jsou navíc vystaveny vysoké mortalitě (Fernández a Ruiz de Azua 2010). V populaci na severu Španělska takto byly nedostatkem kořisti a lovem vlků ovlivněny reprodukční parametry. Velikost vrhu se zmenšila, dále byl nevyvážený poměr samic a samců ve vrhu – samců se v průběhu sledované doby začalo rodit více. Průměrná velikost vrhů byla v tomto období 1 mládě (Fernández a Ruiz de Azua 2010). V Běloruské populaci se snížila hustota jedinců po dobu intenzivního lovu, což zvýšilo počet kopytníků v oblasti a současně se zvětšila průměrná velikost vrhů (Sidorovich a kol. 2007).

6.5. Problémy izolovaných populací

Jednou z hrozeb, kterým čelí izolovaná populace je inbreeding neboli příbuzenské křížení. K vyjádření míry vzájemné příbuznosti jedinců se kromě jiného využívá tzv.

koeficientu inbreedingu. Dopady, které tento jev má se projeví jak na jedincích, tak na celé populaci. Může jimi být zhoršení fitness jedince či různé fyziologické a morfologické anomálie (Räikkönen a kol. 2013), nebo zhoršené přežívání t mláďat do dospělého věku (Liberg a kol. 2005).

V rámci sociálně žijících živočichů fungují mechanismy, které budou bránit nebo snižovat možnost příbuzenského křížení (Smith a kol. 1997). Jedním z nich může být schopnost rozeznat své příbuzné (pozn.kin recognition) (Geffen a kol. 2011). Pokud by tato schopnost byla podmíněna sociálním systémem znamenalo by to, že takovéto druhy mají větší šanci se inbreedingu vyhnout. Dalším velmi důležitým mechanismem, který brání příbuzenskému křížení je disperze mimo mateřské teritorium (Sanz-Pérez a kol. 2018). U vlka jsou ale samice více filopatrické, a tak někdy zůstávají v blízkosti svého rodného teritoria (Sanz-Pérez a kol. 2018). Je zde tak stále relativně velká šance že se s geneticky příbuzným jedincem setkají a potenciálně spáří. Tato šance je různě velká podle toho, jaká jsou specifika dané populace. Mnohem vyšší bude u populace, která má omezený areál nebo u malé populace s velkým areálem (Geffen a kol. 2011, Wikenros a kol. 2021). Selektce pro výběr partnera, který není příbuzný, ale není v praxi vždy úplně funkční. Páry na třech zkoumaných územích byly v poměru tvořeny náhodně jak příbuznými, tak nepříbuznými jedinci nezávisle na tom, jak velká byla šance na potkání příbuzného jedince. To se odvíjelo od stavu populace - jestli byla inbrední nebo ne. Čili selektce proti příbuzným jedincům nebyla dostatečně silná, aby tvorbě příbuzných párů zabránila.

Vysvětlení může být ve slabém mechanismu selektce proti geneticky příbuzným jedincům (Geffen a kol. 2011). Z historického hlediska se vlci pohybují na velkých areálech. Když dispergují z mateřského teritoria a hledají potenciálního partnera je šance, že potkají příbuzného jedince obecně velmi malá. Možnost reprodukce také nastává při získání teritoria. To samo o sobě může být např. v populaci s vysokou hustotou náročné a trvá to dlouho (Blanco a Cortés 2007). V případě, že jedinec úspěšně získá teritorium a vyskytne se šance spářit se s příbuzným jedincem, nemusí být selektce proti takovým jedincům výhodná. Hledání jiného nepříbuzného partnera by znamenalo nejistý a riskantní krok navíc zvláště v případě opuštění již zabraného teritoria. Selektce proti geneticky příbuzným jedincům je tedy slabá, protože by jinak mohla znamenat větší šanci, že se jedinec vůbec nerozmnoží (Geffen a kol. 2011).

Roli hraje u některých malých populací i Alleeho efekt, který mimo jiné zapříčiňuje snížení věku první reprodukce s růstem populace. Popsané to bylo ve skandinávské populaci (Wikenros a kol. 2021). Na počátku vývoje místní populace, když její počty stoupaly, byl věk první reprodukce nižší než v pozdějších fázích. Později se věk během první reprodukce zvedl. Pokud populaci založí malý počet jedinců, je tato populace vystavena zase jiným problémům. Takzvaný efekt zakladatele se projeví na nízké genetické variabilitě, když se z velké skupiny oddělí malá část a přemístí se jinam, nebo je geomorfologicky izolována. Když se tyto jedinci úspěšně reprodukují, založená populace pak bude v průběhu času mít jejich genetickou a fenologickou strukturu (Liberg a kol. 2005). Pokud následně nedochází k migraci a výměně jedinců z jiné populace pak je míra inbreedingu velmi vysoká. Když byla populace vlků ve Švédsku v průběhu minulého století úplně vyhlazena, po nějaké době byla nově založena jen dvěma příchozími jedinci pravděpodobně z Finsko-Ruské populace. V rámci studie Liberga a kolektivu (2005) zde byl poprvé sestaven rodokmen pro celou populaci sahající až k originálnímu zakladateli. Společně byly vypočítány i koeficienty inbreedingu jedinců v průběhu jednotlivých reprodukcí a vrhů. Na začátku při založení populace byly vrhy tvořeny jen potomky zakladatelského páru. Když byla samice z tohoto páru zastřelena, začalo incestní páření mezi rodičem a potomkem. Koeficient inbreedingu tak byl vyšší než v pozdějších letech, kdy na území imigroval jeden jedinec. Ten zajistil nařazení populace a tím snížil i míru příbuzenského křížení. V následujícím období pak proběhly jen dva případy páření přímých sourozenců. I přesto ale byly ve zbytku populace známky genetické příbuznosti takové, jako kdyby k sourozeneckému páření docházelo i nadále u všech vrhů. Míra příbuznosti ovlivnila životnost mláďat a plodnost samic – zmenšila se velikost vrhu (Liberg a kol. 2005). Finská populace má v současnosti také problém s inbreedingem a nízkou genetickou diverzitou (Jansson a kol. 2012). Zde však není problémem jen malý počet jedinců ale hlavně nedostatečná konektivita s vedlejší populací. Po zintenzivnění lovu došlo ke zkrácení průměrné vzdálenosti disperze vlků a také se zmenšila velikost domovských okrsků smeček (Jansson a kol. 2012).

Jedním z dopadů inbreedingu na jedince je výskyt anomálií (Räikkönen a kol. 2013). Míra těchto genetických anomálií poukazuje na špatný zdravotní stav populace. Díky omezené genetické variabilitě je zde koeficient inbreedingu stejný, jako kdyby se jedinec spářil s vlastním sourozencem. Přirozeně by šlo tomuto efektu zabránit nebo

ho zvrátit, pokud by si skupina mohla vyměňovat jedince s jinou populací. Například ale kvůli lidskému managementu toto není možné. Nicméně i přesto, že jsou dopady inbreedingu často významné není snadné je detekovat (Räikkönen a kol. 2013).

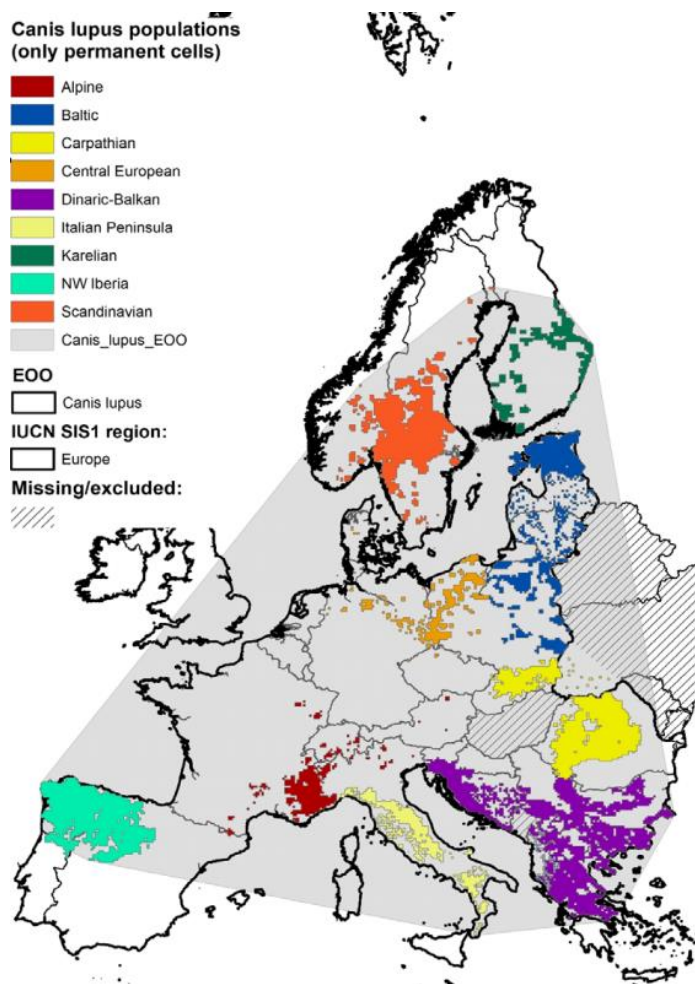
V kontrastu se situací ve Skandinávii jsou výsledky u populace vlků v Národním parku Denali v Americe (Smith a kol. 1997). Žádný z vlčích párů nebyl složen z jedinců v příbuzenském vztahu rodič a potomek nebo dva sourozenci. Na tomto území je v pořadí druhá největší mortalita vlků způsobena rivalitou mezi smečkami. I přesto je pro jedince výhodnější dispergovat ze své natální smečky a hledat možnost reprodukce jinde (Smith a kol. 1997). Hlavním problémem je ale pravděpodobně míra, s jakou je bráněno disperzi jedinců (Smith a kol. 1997). Protože je disperze hlavním mechanismem bránícím v inbreedingu, její znemožnění vede k tvoření příbuzných párů (Sanz-Pérez a kol. 2018, Smith a kol. 1997). Rozdíl je tedy v mortalitě způsobené člověkem. Ta je ve Švédsku velká, kdežto na tomto konkrétním území v Americe jsou vlci legislativou chráněni (Liberg a kol. 2005, Smith a kol. 1997). Když je disperze takto riziková, zůstávají radši jedinci v mateřském teritoriu.

Iberská populace je dlouhodobě izolovaná od ostatních a zároveň byla po dlouhou dobu omezovaná a zmenšovaná jak managementem, tak ilegálním zabíjením (Sastre a kol. 2011). V populaci se nacházejí genetické důkazy o proběhlém bottlenecku (demografickém). Výsledky poukazují na více než jednu takovou událost v minulosti. Ty vedly k výraznému úbytku populace. Zajímavé je, že i v evropské části ruské populace byly známky o stejném demografickém bottlenecku zaznamenány (Sastre a kol. 2011). Nicméně proto, že v této populaci nedocházelo k tak výraznému omezení lovem a zabíjením, nebyl efekt proběhlého bottlenecku tak velký. Jev byl tedy stejný v obou populacích, ale u každé z jiného důvodu; v iberské populaci kvůli velkému snížení počtu vlků a geografické oddělenosti, v ruské populaci kvůli nízké hustotě jedinců na velkém území (Sastre a kol. 2011).

7. Genetická struktura vlka v Evropě

Vlk se v Evropě potýká s dlouhodobým a intenzivním dopadem člověka. I přes velice silný vliv, který antropogenní činnosti na populace mají, vlk opakovaně ukazuje schopnost zde přežít a šířit se (Pilot a kol. 2006). Vlci se na evropském území vyskytují permanentně ve 28 zemích a dají se vymezit do odlišných populací, přičemž žádná z nich není reintrodukována člověkem (Chapron a kol. 2014). Evropa je oproti

Americe velmi odlišná ať už v samotném managementu populací velkých šelem, tak prostředím, ve kterém se většina z nich vyskytuje - převažují nechráněná území, často vzdálená nerušené divočině (Chapron a kol. 2014). Oproti velikosti Ameriky je na evropském území dvakrát tolik vlků. Velké šelmy mohou rekolonizovat území se střední hustotou zalidnění, pokud jim to je dovoleno, a dlouhodobě žít i v blízkosti obydlených částí. Mohou se vyskytovat v kulturní mozaikovitě krajině i intenzivní zemědělské krajině. Co také pomáhá udržet současné populace je dostatek kořisti i menší intenzita výskytu lidí v zemědělské krajině oproti minulosti (Chapron a kol. 2014).



Obrázek 1: Populace vlka obecného v Evropě (IUCN, 2016).

7.1. Zeměpisná šířka

Na severojižní ose byly nalezeny odlišné genetické profily jedinců z jednotlivých populací (Stronen a kol. 2013, Pilot a kol. 2006). Všechny populace jsou navzájem

odlišné, i když v karpatské populaci byly nalezeny přechodné genotypy. Nejvíce geneticky odlišná populace od ostatních je italská (Stronen a kol. 2013). Celkově má na celém území rozšíření nízkou genetickou diverzitu. Výsledky naznačují, že tato populace prošla za relativně evolučně krátkou dobu velkým počtem snížení genetické diverzity (bottleneck). Kvůli nepřekonatelným geografickým bariérám (Alpy) nebylo možné, aby se vlci promíchali s jinou populací i přesto, že je u nich známá schopnost dispergovat na dlouhou vzdálenost (Lucchini a kol. 2004).

Ekologické faktory

Na severojižním gradientu v Evropě se výrazně mění různé ekologické faktory, jako třeba vegetační pokryv a nejběžnější typ vlčí kořisti (Jedrzejewski a kol. 2010). Ta se liší jak druhově, tak hustotou populace. Vlčí populace se pak specializují na tu kořist, která se v jejich oblasti vyskytuje nejvíce. Tento gradient tak pravděpodobně způsobuje genetické odlišnosti populací v různých zeměpisných šířkách v Evropě (Pilot a kol. 2006).

Na základě genetické analýzy vzorků z celé Evropy zde byly odlišeny různé populace vlka (Chapron a kol. 2014, Pilot a kol. 2006, Stronen a kol. 2013). Současná genetická variabilita a její distribuce v Evropě byla v minulosti ovlivněna historickými procesy, jako třeba střídání dob ledových a meziledových (Taberlet a kol. 1998). Nicméně dnešní podoba je výsledkem dalších více recentních mechanismů vysvětlujících tyto odlišnosti. Při zkoumání příčiny odlišností, byly v potaz brány jak geografické, historické tak ekologické proměnné. V oblasti této změny není žádná nepřekonatelná geomorfologická bariéra, která by sama o sobě vysvětlovala tuto odlišnost populací. Proto je nepravděpodobné, že by rozdíl byl dán jen vzdáleností. Navíc jsou jednotlivé populace často blízko sebe nebo se jejich areál částečně překrývá. Stejně jako u dalších velkých šelem je u vlka opakovaně pozorována schopnost překonávat velké vzdálenosti i přes různé překážky v krajině - geomorfologické či antropogenní (Ražen a kol. 2016, Wabakken a kol. 2010).

Pokud by genetické odlišnosti na severojižním gradientu v Evropě byly čistě jen kvůli vzdálenosti mezi jednotlivými populacemi, vypadaly by výsledky jinak – byly by genetické skupiny pravidelně rozmístěny (Pilot a kol. 2006). Výskyt jednotlivých genetických odlišností (haplotypů) ale pravidelně rozmístěn nebyl, jako by to bylo při ovlivnění geografickým faktorem. Co naopak pozitivně korelovalo s výsledky byla

změna v ekologických faktorech. Těmi jsou průměrná míra srážek, teplota a typ vegetace a také jakou hlavní kořist převážně vlci v dané oblasti loví (Jedrzejewski a kol. 2010, Pilot a kol. 2006).

Proto jsou genetické změny - odlišné haplotypy v evropských populacích pravděpodobně zapříčiněny rozdílnými ekologickými faktory, které odpovídají jejich rozmístění a změnám (Pilot a kol. 2006, Stronen a kol. 2013). Dalším faktorem, který může také částečně přispívat k tvorbě takovýchto genetických odlišností, je disperze podmíněná rodným habitatem a případně filopatrie samic. Tvorba odlišností a jejich následné ukotvení v populaci může být podpořeno současně i tím, když se vlci na jednom území specializují na jeden hlavní typ kořisti (Pilot a kol. 2006).

Stejný efekt ekologických proměnných na genetickou variabilitu je zaznamenán u kanadských populací vlka (Muñoz-Fuentes a kol. 2009). Zde byla nalezena odlišná genetická struktura jedinců na východozápadním gradientu. Souběžně s ním se zde totiž zcela mění environmentální a ekologické podmínky jednotlivých území, na kterých skupiny vlků žijí. Jelikož se zde nenachází žádná geografická bariéra a vzdálenosti mezi jednotlivými územími nejsou pro vlky problém překonat, je jejich genetická odlišnost vysvětlena adaptací na daná území (Muñoz-Fuentes a kol. 2009)

Reprodukční období

Na severojižním gradientu v Evropě i jinde ve světě se ve spojitosti reprodukce a reprodukčního období vyskytuje více odlišností. Vysvětlení většiny z nich může souviset pravděpodobně s měnicími se klimatickými podmínkami na tomto gradientu (Packard 2010, Valdespino 2007). První je posun doby, kdy začíná reprodukční sezóna. S ní se pak mění doba, kdy samice rodí mláďata. V průměru se začátek reprodukčního období posouvá o 22 dnů každých 10° stupňů zeměpisné šířky (Mech 2002). Nejpozději v roce se tedy rozmnožují vlci v Arktidě, nejdříve vlci v Indii. Jiná sezonalita nastavuje jinou dobu ideálních podmínek pro reprodukci v návaznosti na to, aby se mláďata narodila v době, kdy je dostatečně dostupná kořist (Packard 2010). Jak už bylo zmíněno dříve, určitá variabilita platí i pro délku reprodukčního cyklu a synchronicitu období říje mezi samicemi (Valdespino 2007). V jižnějších oblastech mají samice navzájem více asynchronní období říje než samice obývající severněji položená místa. Samotné reprodukčního období je kratší na severu, než u vlků obývajících jižnější místa na zeměkouli (Valdespino 2007).

Velikost smečky a velikost vrhu

Průměrná velikost smečky u populací napříč severojižní osou se také mění (Jedrzejewski a kol. 2007). Z výše uvedeného je zjevné, že důvody mohou být relativně komplexní. Jedním z možných faktorů je typ a velikost kořisti, kterou vlci nejvíce loví. (Jedrzejewski a kol. 2010). V Americe jsou běžné velké smečky mající přes deset jedinců (Mech a Boitani 2003), kdežto pro Evropu jsou čísla menší (Jedrzejewski a kol. 2010). To, jestli se narůstající smečka rozdělí na dvě, či více částí může být ovlivněno různými faktory.

Například v Arktidě byla pozorovaná velikost vrhů mezi 4 a 6 mlád'aty u jedné samice, a 1 či 2 mlád'at u druhé (Mech 2002). Příčinou takto malého vrhu mohlo být příbuzenské křížení. Velikost vrhů ale bývá ve stejných zeměpisných šířkách podobná, tudíž to může být běžným jevem (Mech 2002 ex. Marqard-Peterson 1994). Zároveň existují záznamy o rozdílné velikosti vrhů u samic, které mají mlád'ata poprvé. Ty mají v průměru menší vrh než samice, které již mlád'ata měly (Kaartinen a kol. 2010).

7.2. Jednotlivé populace Evropy

Chapron a kol. (2014) a Kaczenska a kol. (2013) vymezují 10 různých populací v rámci Evropy. Podle pozdější zprávy IUCN (2016) je jich momentálně uznáváno 9, protože jedna z populací na Iberském poloostrově byla prohlášena za vymřelou. Všechny ostatní, kromě karelské, se zvyšují v počtu jedinců nebo jsou delší dobu stabilní (Kaczensky a kol. 2013).

Population name	Countries	Size (2012-2016)	Trend
Scandinavian	Norway, Sweden	c. 430	Increase
Karelian	Finland	c. 200	Stable to increase
Baltic	Estonia, Latvia, Lithuania, Poland	1700 - 2240	Stable
Central European lowlands	Germany, Poland	780-1030	Increase
Carpathian	Slovakia, Czech Republic, Poland, Romania, Hungary, Serbia	3460 - 3849	Stable
Dinaric-Balkan	Slovenia, Croatia, Bosnia & Herzegovina, Montenegro, "the former Yugoslav Republic of Macedonia", Albania, Serbia (incl. Kosovo*), Greece, Bulgaria	c. 4000	Unknown
Alps	Italy, France, Switzerland, Austria, Slovenia	420 - 550	Increase
Italian peninsula	Italy	1100 - 2400	Slightly increasing
NW Iberian	Spain, Portugal	No recent update, but 2007 estimate was 2500	Unknown
Sierra Morena	Spain	0	Extinct

Tabulka 1: Seznam populací v Evropě (IUCN, 2016).

Skandinávská a karelská populace

V obou populacích probíhá intenzivní monitoring v zimní sezóně a také telemetrie vlčích jedinců (Chapron a kol. 2014). Ve skandinávské populaci, která zahrnuje Norsko a Švédsko, je velmi dobře popsána genetická struktura díky dlouhodobému genetickému vzorkování populace (Kaczensky a kol. 2013, Liberg a kol. 2005). V karelské populaci, která zahrnuje z evropských zemí jen Finsko, klesá celková velikost populace. Ve skandinávské naopak dochází k mírnému růstu. Jsou zde ale některé faktory, které jsou hrozbou jejímu fungování. Je jimi hlavně velmi omezená migrace mezi populacemi (Kaczensky a kol. 2013). Jediným zdrojem imigrace pro skandinávskou populaci je výměna jedinců s karelskou populací, ale vlci jsou mimo omezené území jejich výskytu střílení. To pak přispívá k izolovanosti populace, vyšší míře příbuzenského křížení a následně k potenciálnímu negativnímu ovlivnění reprodukčních charakteristik (Liberg a kol. 2005, Räikkönen a kol. 2013). Finská populace prošla v minulosti populační dynamikou zahrnující nejdříve velkou expanzi následovanou výrazným poklesem počtu jedinců (Jansson a kol. 2012). V současnosti je zde nízká genetická diverzita spojená s nedostatkem migrace a nepropojenost se zbytkem karelské populace v Rusku. Faktor, který brání disperzi je pravděpodobně lov a pytláctví (Kaczensky a kol. 2013). Skandinávská populace je tedy vystavena mnoha okolnostem, které ovlivňují její reprodukční charakteristiku. Specifický byl již její začátek – byla založená jen dvěma příchozími jedinci (Liberg a kol. 2005). Následně se po dlouhou dobu křížili příbuzní jedinci, protože nedocházelo k imigraci. Toto, a lidský management ji zajišťují nejistou budoucnost a ovlivňují reprodukci na celém území (Kaczensky a kol. 2013)

Baltská populace

Hlavní údaje, které jsou pro tuto populaci, pocházejí z každoročních odlovů vlků a menší část pak z monitoringu v terénu (Chapron a kol. 2014). Údaje většinou pocházejí jen z Evropských zemí – Litva, Lotyšsko, Estonsko a Polsko, i když se tato populace nachází velkou částí dále i v Rusku, Ukrajině a Bělorusku. Údaje z těchto zemí ale nejsou buď dostupné vůbec nebo nejsou vyhovující pro další zpracování (Kaczensky a kol. 2013). Dispergujícími jedinci se propojuje s karpatskou populací (Szewczyk a kol. 2019). Hrozbou do budoucna může být opatření Běloruska týkající se snižování počtu vlků, která by potenciálně mohla omezit disperzi jedinců do

vedlejších populací (Kaczensky a kol. 2013). V Bělorusku byla populační charakteristika také ovlivněna lovem (Sidorovich a kol. 2007). Hlavními parametry, které byly ovlivněny byly velikost vrhu, poměr pohlaví a celková věková struktura jedinců v populaci.

Hindrikson a kol. (2013) zkoumal genetickou strukturu populace v Estonsku a Litvě. Výsledky ukázaly, že jsou zde přítomny 4 různé genetické struktury a vysoká genetická diverzita. To je překvapivé, protože tato populace byla velmi dlouhou dobu kontinuálně vystavená velkému lovu. Kromě toho zde byly přítomny známky o více historických bottleneckech, způsobených stejně jako v jiných populacích téměř kompletním vyhubením na konci minulého století (Hindrikson a kol. 2013). V současné době se estonská populace rozšiřuje (Hindrikson a kol. 2016).

Středoevropská nížinná populace

Středoevropská nížinná populace se rozkládá přes Německo a Polsko, ale dispergující jedinci se již rozšířili do vedlejších států, kterými jsou Česká republika, Dánsko a Nizozemí (Chapron a kol. 2014). Jedná se buď o ojedinělé disperze nebo ustanovující se smečky hlavně v příhraničních oblastech jako je tomu například na severozápadě České republiky (Chapron a kol. 2014, Vorel a Jůnková Vymyslická 2020). Dlouhodobě stoupají její počty a pravděpodobně bude dále rozšiřovat svůj areál (Boitani a kol. 2022, Kaczensky a kol. 2013). Mnoho údajů pochází hlavně ze stopování, telemetrie a fotopastí. Je funkčně do jisté míry závislá na disperzi jedinců z baltské populace, proto hlavním ohrožením je omezení migrace. Roli v tom hraje fragmentace krajiny a její neprůchodnost a také vysoká míra mortality na komunikacích (Kaczensky a kol. 2013). Poté, co se vlci na území Německa a Polska více rozšířili došlo k podrobnému zkoumání jejich genetické struktury (Czarnomska a kol. 2013, Szewczyk a kol. 2019). Na polském území jsou rozprostřeny odlišné haplotypy. Samostatné části se tedy dají vymezit na západ, východ, střed a jih Polska. Nejvíce diverzifikovaným územím je střední Polsko, kde se tyto skupiny setkávají, a byla zde zaznamenána genetická struktura vlků z karpatské a baltské populace, dále ze západního Polska a skupiny vlků žijící v nížinách na jihu Polska (Szewczyk a kol. 2019). To, že se zde vyskytuje takto bohatá genetická struktura je dáno polohou ve středu Evropy a pravděpodobně i dynamickým stylem probíhající rekolonizace. Zajímavým výsledkem je že vlci, kteří obývají horské prostředí Sudet mají stejné haplotypy jako vlci z nížin (Szewczyk a kol. 2019). Vlci si tak vybrali prostředí odlišné

tomu, ve kterém se narodili. Příčinou může být kombinace antropogenních faktorů, jako je hustota osídlení apod. a také přizpůsobivost vlků. To, že se vlci umí přizpůsobit různým prostředím nasvědčuje i fakt, že vlci ve středoevropské nížinné populaci obývají některé člověkem velmi hustě obydlené oblasti (Fechter a Storch 2014, Gula a kol. 2009).

Karpatská populace

Tato populace je největší v Evropě, společně s dinársko-balkánskou (Kaczensky a kol. 2013). Zahrnuje Slovensko a východ České republiky, jihovýchodní Polsko, Maďarsko a Rumunsko. Data pocházejí z kombinace různých zdrojů. Velká část jsou zprávy z lovů vlka z loveckých revírů, hlášení o škodách a potom další zdroje (Chapron a kol. 2014). Se sousedními populacemi, dinársko-balkánskou a baltskou dochází k výměně jedinců (Kaczensky a kol. 2013) i když vzorkování z celé populace ukazuje jejich genetickou odlišnost (Stronen a kol. 2013). Jelikož je velká část populace v pohraničí a pohybuje se na území více států, je její dynamika hodně závislá na úrovni ochrany vlka v jednotlivých zemích. V době, kdy byla zpracována zpráva o statusu vlka od Kaczenske a kolektivu (2013) byl ještě vlk legálně loven jak na Ukrajině, tak ve Slovensku. To se ale změnilo v roce 2021, kdy byl do seznamu chráněných živočichů vlk na Slovensku zařazen (Lukáč J. 2021). Tato změna bude mít pravděpodobně vliv na dynamiku karpatské populace. Hrozbou ale stále zůstává vliv člověka v podobě budování infrastruktury i nedostatečná podoba managementu (Kaczensky a kol. 2013). Její genetická struktura byla podrobně zkoumána a došlo se k výsledkům, že je geneticky odlišná od středoevropské nížinné populace (Czarnomska a kol. 2013). Také zde probíhá výměna genetické informace skrz celý areál rozšíření, což ji udržuje funkční, a tím je tato populace významná (Gula a kol. 2009).

Dinársko-balkánská populace

Údaje o této populaci pocházejí ze širokého spektra zdrojů, protože se vyskytuje převážně na hranicích mnoha států (Chapron a kol. 2014). Společně s karpatskou populací je největší v Evropě a celkově je populace stabilní. Se sousední alpskou populací byly zaznamenány výměny jedinců, či jejich spárování na území obou populací (Kaczensky a kol. 2013). Ze Slovinska byla zaznamenána disperze na dlouhou vzdálenost (Ražen a kol. 2016). Díky ní se propojili jedinci z dinársko-

balkánské a alpské populace. Samec, původně ze Slovinského území, se v Itálii spároval s místní samicí (Ražen a kol. 2016). Potenciálně může docházet k výměně jedinců i s karpatskou populací, která sem částečně zasahuje (Kaczensky a kol. 2013). Dinársko-balkánská populace se tak ukazuje být důležitou součástí genetické výměny se sousední alpskou populací. Naopak geneticky odlišná je od jedinců ze severnějších zemí a populací (Stronen a kol. 2013). Jak v Chorvatsku, tak v Bulharsku došlo v minulosti k bottlenecku, ze kterého už se, podle genetických analýz populace vzpamatovala (Gomerčić a kol. 2010, Moura a kol. 2014). I přesto, že zde byl zaznamenaný podobný koeficient inbreedingu jako ve finské či iberské populaci je zde stále vysoká genetická diverzita. To, že je tu taková míra příbuzenského křížení může být pravděpodobně dopad zvýšeného lovu kvůli kterému populace nedosahuje maximálního reprodukčního potenciálu. Také zde dochází k hybridizaci se šakalem obecným (*Canis aureus*) (Moura a kol. 2014). Bohužel z více zemí výskytu dinársko-balkánské populace neexistuje dostatek relevantních nebo jakýchkoliv dat (Kaczensky a kol. 2013). V některých zemích, jako například Slovinsku a Chorvatsku je docela časté hybridní křížení se psem (Krofel a kol. 2013).

Relativně dobře popsána je dalmácká část chorvatské populace. Zde je celková každoroční variabilita v počtu jedinců (Jeremić a kol. 2014). Ve výsledku je zde nízká hustota jedinců, málo reprodukčních párů, a málo potvrzených i předpokládaných reprodukcí. O něco vyšší míra, než na zbytku území je v pohraničních horských oblastech. Také tu žije skoro 40 % jedinců z celé chorvatské populace (Jeremić a kol. 2014). V dinárské oblasti chorvatska jsou zejména aktivita a rozsah domovského okrsku smeček velmi ovlivněny lidskou aktivitou, především pohyby hospodářských stád (Kusak a kol. 2005).

V Bulharsku je problémem hybridizace vlka se psem domácím (*Canis lupus familiaris*) a šakalem obecným (Kaczensky a kol. 2013). Problémů, kterým tato populace čelí je více – od nízké akceptace veřejností a odporem hospodářů a zemědělců, přes pytláctví a nedostatečnou kvalitu managementu a ochrany.

Iberská populace

Tato populace se vyskytuje na území Španělska a Portugalska. Většina údajů pochází z nepřímého monitoringu jako jsou genetické vzorky, nebo vlčí značkování a akustický monitoring (Chapron a kol. 2014). Další část pak pochází ze sledování na

místech, kde vlci přebývají delší dobu (odpočinek/shromaždiště) (Kaczensky a kol. 2013). Vzhledem k tomu, že je na celém území monitorováno pouze několik konkrétních regionů jsou data nedostatečná a také nepřesná pro celou populaci (Kaczensky a kol. 2013). I kvůli tomu je těžké vyvozovat akurátní informace a probíhající trendy a faktory ovlivňující tuto populaci. Propojení (reprodukce) s další populací, konkrétně s nejbližší alpskou nejsou zatím zaznamenána. Osud této populace může být ohrožen přetrvávajícím lovem, nedostatečnou ochranou a monitoringem a případně znemožněním disperze jedinců a jejich výměnou s jinou populací (Kaczensky a kol. 2013). V minulých dvou stoletích byla populace vystavena intenzivnímu lovu a dalším faktorům, které ji negativně ovlivnily (Fernández a Ruiz de Azua 2010). Populace se začala navyšovat a rozšiřovat svůj areál až po zavedení částečné ochrany vlka (Blanco a kol. 1992). Z genetického výzkumu ve španělské populaci byly detekovány tři unikátní haplotypy, které se nenašly v žádné jiné populaci v Evropě (Sastre a kol. 2011).

Jedny z upřesňujících údajů pochází z regionu Kantaberského pohoří ve Španělsku. Byla zde zkoumána věková struktura rozmnožujících se samic, velikost vrhu a kdy nastává reprodukční sezóna (Ferrerias-Colino a kol. 2021). Naprostá většina samic byla dospělých (starší než dva roky) a ty měly v průměru 6 mlád'at ve vrhu. Ty subadultní samice, u kterých byla potvrzena reprodukce, měly v průměru 4 mlád'ata. Reprodukční sezóna byla určena mezi únorem a březnem (Ferrerias-Colino a kol. 2021). Dále zde bylo zkoumáno vlčí značkování ve vztahu s přítomností mlád'at (Llaneza a kol. 2014). Pro místa, kde byla přímo doložena mlád'ata byla pozorována 3krát tak velká míra značení než v místech, kde žádná mlád'ata nebyla. Tudiž pokud je na nějakém území mnoho opakovaného značení, je vyšší pravděpodobnost, že zde došlo k reprodukci (Llaneza a kol. 2014).

Populace na jihu Španělska v pohoří Sierra Morena byla vyhlášena za vyhynulou (IUCN). Tato populace byla pravděpodobně více jak 50 let izolována od iberské populace na severu Španělska a zasahující do Portugalska. Překážkou disperzi jedinců byla intenzivní zemědělská krajina a mnoho urbanizovaných a také velké řeky (Gómez-Sánchez a kol. 2018). Další vysokou mortalitu způsoboval lov na tomto území. V genetické studii na uhynulém jedinci byla zaznamenán vysoký koeficient inbreedingu a nízká genetická diverzita. Také zde byla zaznamenána hybridizace se psem. Nízká hustota jedinců, vysoký antropogenní tlak, nemožnost disperze a výměny

s jinou populací vedly v dlouhodobém měřítku k vyhynutí populace (Gómez-Sánchez a kol. 2018).

Alpská populace a pevninská Itálie

Alpská populace je dlouhodobě na vzestupu a populace v pevninské části Itálie (apeninská) je stabilní. Obě patří početně mezi menší populace (Kaczensky a kol. 2013). V této populaci bylo provedeno velmi podrobné zkoumání její genetické variability (Lucchini a kol. 2004, Valière a kol. 2003). Výsledky naznačují, že momentální podoba genetické informace současných jedinců je výsledkem vícenásobné a dlouhodobé izolace v průběhu historie (Lucchini a kol. 2004). Kromě izolace v poslední době ledové pak prošly dalšími bottlenecky způsobené člověkem. Populace jsou vzájemně odděleny Alpy, ale i přes tuto výraznou geomorfologickou bariéru dochází během každé generace k výměně jedinců a směr zaznamenaných disperzí byl vždy z apeninské do alpské populace (Kaczensky a kol. 2013). Z genetické analýzy vzorků z území Francie a Švýcarska se ukázalo, že místní vlci mají stejný haplotyp jako vlci z Itálie. To naznačuje, že vlci, kteří se sem vrátili po úplném vymizení v minulém století, pocházejí původně z Itálie (Valière a kol. 2003).

Materiály pro celkové hodnocení populace jsou kombinací genetických metod, zimního terénního monitoringu i fotopastí a dalších, které ve výsledku poskytují dostačující informace pro zhodnocení aktuálního stavu populace (Chapron a kol. 2014). Pro pevninskou Itálii se ukazuje být problémem hybridizace se psem (Kaczensky a kol. 2013).

Česká republika

Na území České republiky se vlci znovu trvale navrátili v roce 2014 kdy byla doložena první reprodukce páru v okolí Máchova jezera (Kutal a kol. 2017). Do té doby, mezi lety 2002-2013, zde byl výskyt vlků sporadický a zahrnoval jen příhraniční oblasti. Ve vlčím roce 2020-2021 (počítáno od května do konce dubna následujícího roku) bylo evidováno 18 smeček, 4 vlčí páry a 2 teritoriální jedinci (AOPK 2023).



Obrázek 2: Teritoria vlka obecného v sezóně 2020/2021 (AOPK ČR, 2023)

Na východě a severovýchodě sem zasahuje karpatská populace (Hulva a kol. 2018). Od roku 2017 se zde občasně vyskytovalo několik jedinců v Bílých Karpatech (MŽP ©2020). V Beskydech byli vlci pravidelně zachycováni na fotopastech od roku 2012. První reprodukce zdejší smečky byla prokázána až v roce 2019, která se zde usadila o rok dříve.

Středoevropská nížinná populace se významně rozrůstá od doby zákazu lovu v Německu a Polsku (Flousek a kol. 2014). Jedinci odsud dispergují a osidlují severní příhraniční oblasti České republiky (Kutal a kol. 2017). Od roku 2000 jsou vlci sporadicky zaznamenáváni v Krkonoších, Jizerských horách a Broumovsku (Flousek a kol. 2014). Na severovýchodní hranici Česka se vlci znovu vracejí od roku 2012 a od té doby se na několika místech pravidelně rozmnožují (Vorel a Jůnková Vymyslická 2020). Například Broumovská smečka se rozmnožuje od roku 2016 (MŽP ©2020). Ve vlčím roce 2019/2020 byly na sledovaném území na severu Čech v oblastech hraničících s Německem potvrzeny 2 smečky a 1 teritoriální jedinec v Krušných horách, a v oblasti Šluknovského výběžku 3 smečky (Vorel a Jůnková Vymyslická 2020).

Na jihu Česka na Šumavě a v Českém lese je zaznamenána přítomnost jedinců z alpské, středoevropské nížinné i karpatské populace (Hulva a kol. 2018, Mokřý 2021). Bylo zde určeno 5 teritorií s celkem 27 jedinci v roce 2021. Jedna smečka, která se

opakovaně rozmnožuje, sestává z rodičovského páru, kde je samec z jižní alpské a samice ze severní střeoevropské nížinné populace (Mokrý 2021).

Vlci tak v současnosti obsadili všechny (až na malé části) příhraniční oblasti České republiky a na většině míst je také doložená reprodukce. Některé smečky se vyskytují více ve vnitrozemí, jako třeba smečka v Ralsku. Zatím byl zaznamenán a geneticky potvrzen jen jeden případ hybridizace se psem, přičemž všichni jedinci pak s velkou pravděpodobností uhynuli (Vorel a Jůnková Vymyslická 2020).

8. Diskuze

Vlk je sociální skupinový živočich a zdá se, že stabilní déle trvající struktura ve smečce vede k jejím lepším reprodukčním úspěchům. V důsledku vysoké mortality v některých oblastech jsou ale smečky menší velikosti, a často se také mění buď část nebo celý rodičovský (alfa) pár. To vede k menším reprodukčním úspěchům a dlouhodobě může být ovlivněna i dynamika populace. Když dojde k úmrtí vlka z rodičovského páru je možné jeho nahrazení dalším adultním jedincem, pokud se v mateřské smečce nachází. Tito jedinci se pak rozmnožují poprvé mladší a mají obecně nižší reprodukční úspěšnost. V těchto chvílích bývá často do smečky přijat i cizí člen. Na druhou stranu, pokud je na území více samostatných jedinců, vytváří to prostor pro vznik nových párů a ty se, pokud získají teritorium, mohou rozmnožovat. To pak může částečně vyrovnávat úmrtnost na území a na některých nejsou ztráty delší dobu znát. To dokazuje velkou rezistenci negativním faktorům a reprodukční úspěšnost. Kromě jiného dynamika ve smečce ovlivňuje i to, kdy z ní jedinci dispergují nebo zda dále zůstávají v mateřském teritoriu.

Při osídlování nových území dispergujícími jedinci se ukazuje, že jsou často ovlivněni natálním habitatem (jako například u vlků ve Švédsku nebo v Britské Kolumbii v Americe) (Sanz-Pérez a kol. 2018, Muñoz-Fuentes 2009). Vybírají si tak teritorium se stejnými podmínkami jako byly v teritoriu jejich mateřské smečky. V některých oblastech to vede až ke genetické odlišnosti jednotlivých skupin na území. Oproti tomu dochází na jiných místech například k osídlování horských oblastí jedinci, kteří mají stejnou genetickou strukturu jako ti obývající nížinnou oblast (Szewczyk a kol. 2019). To by naznačovalo, že si vlci, kteří dispergovali z nížinné oblasti, nevyhledali místo odpovídající podmínkám v jejich natálním habitatu. V případě současné dynamické

rekolonizace hlavně ve střední Evropě je těžko zatím určit, čím jsou tyto skutečnosti způsobeny.

Vliv různých faktorů na reprodukci ve smečkách ve větším měřítku ovlivňuje dynamiku populace. Prvními faktory jsou disperze a imigrace na území populace. Pokud obojí, nebo aspoň jedno není funkční jsou ovlivněny reprodukční parametry. Ty jsou dále závislé na hustotě populace – u saturované populace se bude množit menší část jedinců než u populace s nižší hustotou. Další faktor je mortalita způsobená lovem vlků. Jeho vliv na reprodukční parametry v populaci bývá také výrazný – snižuje se například přežití mláďat a průměrný věk jedinců je nižší. Reprodukce je pak v důsledku lovu ovlivněna častými rozpady párů a výměnou jedinců ve smečkách. Toto vše má za následek nižší reprodukční úspěch. Specifickým případem jsou izolované populace, kde je pak reprodukce výrazně ovlivněna nedostatkem jedinců a genetické variability v populaci. To vede k inbreedingu, který snižuje reprodukční úspěšnost, např. velikost vrhu, či zhoršení fitness jedince.

V Evropě jsou současné populace na vzestupu nebo stabilní. Nicméně více z nich je stále vystaveno rizikům ohrožujícím úspěšnou reprodukci a tím i dlouhodobé přežití na daném území. Příkladem je skandinávská populace, která se potýká s vysokou mírou příbuzenského křížení a také je omezená na malé území, ze kterého se nemůže šířit dál (Liberg a kol. 2005). Mortalita způsobená ilegálním lovem pak narušuje smečky na mnoha územích - ať už je to Španělsko, Portugalsko, Skandinávie nebo Slovensko a Česká republika. Díky silné reprodukci jsou vlci i na těchto místech schopni stále přetrvat.

9. Závěr

Reprodukční strategie vlka obecného je úspěšnou kombinací faktorů, které mu zajistily odolnost v mnoha oblastech světa. Pouze jedno reprodukční období v roce je vyvážené monogamií a také otcovskou péčí po narození mláďat. Ta, společně se sociálním uspořádáním smečky, kdy i mladší adultní jedinci s mláďaty vypomáhají, zlepšuje jejich přežití.

Pro nejlepší možné výsledky reprodukce je ideální dlouhodobá stabilní struktura smečky, a to hlavně reprodukčního páru. Když je na území vysoká mortalita, nebo jsou zde jiné faktory, které narušují fungování smeček, je tím pak ovlivněna dynamika jednotlivých smeček či celé populace.

Dispergující jedinci a jejich výměna na jednotlivých územích jsou důležitou součástí ovlivňující reprodukci. Ti, kteří opouští teritorium mateřské smečky si často vybírají při hledání nového území takové, které je mu podobné. Neplatí to tak ale vždy ve všech nově rekolonizovaných oblastech.

To že je vlk reprodukčně velmi úspěšný je pravděpodobně jeden z důvodů, díky kterému je schopen dlouhodobě odolávat podmínkám v prostředí Evropy a šířit se zde. Na mnoha místech svého výskytu čelí vysoké mortalitě způsobené ilegálním lovem, někde také legálním. Některé populace se vyskytují i v místech s vysokou hustotou zalidnění, sídel a cest a ty jsou překážkou v disperzi jedinců, hledající nové teritorium či partnera. Rizikem je pak izolovanost populací, ať už geomorfologicky, vysokou mortalitou anebo kombinací těchto a dalších faktorů. I přes tato rizika však naprostá většina populací v Evropě roste nebo jsou jejich počty stabilní.

10. Seznam použité literatury

Asa Ch.S. et Valdespino C., 1998: Canid Reproductive Biology: an Integration of Proximate Mechanisms and Ultimate Causes. *American Zoologist* 38(1): 251-259.

Åkesson M., Liberg O., Sand H., Wabakken P., Bensch S. et Flagstad Ø., 2016: Genetic rescue in a severely inbred wolf population. *Molecular Ecology* 25: 4745-4756.

Blanco J.C. et Cortés Y., 2007: Dispersal patterns, social structure and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain. *Journal of Zoology* 273: 114-124.

Blanco J.C., Reig S. et Cuesta L., 1992: Distribution, status and conservation problems of the wolf *Canis lupus* in Spain. *Biological Conservation* 60: 73-80.

Boitani L., Kaczensky P., Alvares F., Andrén H., Balys V., Blanco J.C., Chapron G., Chiriac S., Cirovic D., Drouet-Houguet N., Groff C., Huber D., Illppoulos Y., Ionescu O., Kojola I., Krofel M., Kutal M., Linnell J., Majic A., Mannil P., Marucco F., Melovski D., Mengüllüoglu D., Mergeay J., Nowak S., Ozolins J., Perovic A., Rauer G., Reinhardt I., Rigg R., Salvatori V., Sanaja B., Schley L., Shkvyrina M., Sunde P., Tirronen K., Trajce A., Trbojevic I., Trouwborst A., von Arx M., Wolf M., Zlatanova D. et Patko L., 2022: Assessment of the conservation status of the Wolf (*Canis lupus*) in Europe. Strasbourg.

Borg B.L., Brainerd S.M., Meier T.J. et Prugh L.R., 2015: Impacts of breeder loss on social structure, reproduction and population growth in a social canid. *Journal of Animal Ecology* 84: 177-187.

Brainerd S., Andrén H., Bangs E., Bradley L., Fontaine J., Hall W., Iliopoulos Y., Jimenez M., Jozwiak E., Liberg O., Mack C., Meier T., Niemeyer C., Pedersen H., Sand H., Schultz R., Smith D., Wabakken P. et Wydeven A., 2007: The Effects of Breeder Loss on Wolves. *Journal of Wildlife Management* 72: 89-98.

Czarnomska S., Jedrzejewska B., Borowik T., Niedziałkowska M., Stronen A., Nowak S., Mysłajek R., Okarma H., Konopiński M., Pilot M., Śmietana W., Caniglia R., Fabbri E., Randi E., Pertoldi C. et Jedrzejewski W., 2013: Concordant mitochondrial and microsatellite DNA structuring between Polish lowland and Carpathian Mountain wolves. *Conservation Genetics* 14: 573-588.

Chapron G., Kaczensky P., Linnell J.D.C., Von Arx M., Huber D., Andrén H., López-Bao J.V. et al., 2014: Recovery of Large Carnivores in Europe's Modern Human-Dominated Landscapes. *Science* 346 (6216): 1517-19.

Davis J.M. et Stamps J.A., 2004: The effect of natal experience on habitat preference. *Trends in ecology & evolution* 19: 411-6.

Dobson S.F., 1982: Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behaviour* 30: 1183-1192.

Fechter D. et Storch I., 2014: How Many Wolves (*Canis lupus*) Fit into Germany? The Role of Assumptions in Predictive Rule-Based Habitat Models for Habitat Generalists. *Plos ONE* 9(7): e101798.

Fernández J.M. et Ruiz de Azua N., 2010: Historical dynamics of a declining wolf population: Persecution vs. prey reduction. *European Journal of Wildlife Research* 56: 169-179.

Ferreras-Colino E., García-Garrigós A., Gortázar Ch. et Llaneza L., 2021: Wolf (*Canis lupus*) litter size in Spain. *European Journal of Wildlife Research* 67(31).

Flousek J., Zając T., Kutal M., Żuczkowski M., Pałucki A., Pudil M. et Kafka P., 2014: Velké šelmy (Carnivora) v Krkonoších, Jizerských horách, Górah Stołowych a na Broumovsku (Česká republika, Polsko) – minulost a přítomnost. *Opera Corcontica* 51: 37-59.

- Fritts S. H. et Mech L. D., 1981: Dynamics, Movements, and Feeding Ecology of a Newly Protected Wolf Population in Northwestern Minnesota. *Wildlife Monographs* 80: 3–79.
- Fuller T., Mech L. et Cochrane J., 2003: Wolf. In: Mech L.D. et Boitani L. (eds.): *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press, USA. 161-191.
- Geffen E., Anderson M.J. et Wayne R.K., 2004: Climate and habitat barriers to dispersal in the highly mobile grey wolf. *Molecular Ecology* 13: 2481-2490.
- Geffen E., Kam M., Hefner R., Hersteinsson P., Angerbjörn A., Dalén L., Fuglei E., Norèn K., Adams J., Vucetich J., Meier T., Mech L.D. Vonholdt B., Stahler D. et Wayne R., 2011: Kin encounter rate and inbreeding avoidance in canids. *Molecular ecology*. 20: 5348-58.
- Gese E. et Mech L.D., 1991: Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in Northeastern Minnesota, 1969–1989. *Canadian Journal of Zoology* 69: 2946-2955.
- Gomerčić T., Sindičić M., Galov A., Arbanasić H., Kusak J., Kocijan I., Đuras M. et Huber D., 2010: High Genetic Variability of the Grey Wolf (*Canis lupus* L.) Population from Croatia as Revealed by Mitochondrial DNA Control Region Sequences. *Zoological Studies* 49:816-823.
- Gómez-Sánchez D., Olalde I., Sastre N., Enseñat C., Carrasco R., Marques-Bonet T., Lalueza-Fox C., Leonard J.A., Vilà C. et Ramírez O., 2018: On the path to extinction: Inbreeding and admixture in a declining grey wolf population. *Molecular ecology* 27(18): 3599–3612.
- Greenwood P.J., 1980: Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28 (4): 1140-1162.
- Gula R., Hausknecht R. et Kuehn R., 2009: Evidence of wolf dispersal in anthropogenic habitats of the Polish Carpathian Mountains. *Biodiversity and Conservation* 18: 2173–2184.
- Hamilton W.D. 1964: The genetical evolution of social behaviour. I. *The Journal of Theoretical Biology* 7(1): 1-16.

Harrington F.H., Mech L.D et Fritts S.H., 1983: Pack size and wolf pup survival: their relationship under varying ecological conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13: 19–26.

Hindrikson M., Remm J., Männil P., Ozolins J., Tammeleht E., et Saarma U., 2013: Spatial genetic analyses reveal cryptic population structure and migration patterns in a continuously harvested grey wolf (*Canis lupus*) population in north-eastern Europe. *Plos ONE* 8(9): e75765.

Hindrikson M., Remm J., Pilot M., Godinho R., Stronen A.V., Baltrūnaitė L., Czarnomska S.D., Leonard J.A., Randi E., Nowaj C., Åkesson M., López-Bao J.V., Álvares F., Llaneza L., Echegaray J., Vilà C., Ozolins J., Rungis D., Aspi J., Paule L., Skrbinšek T. et Saarma, U., 2016: Wolf population genetics in Europe: a systematic review, meta-analysis and suggestions for conservation and management. *Biological Reviews* 92: 1601-1629.

Hulva P., Černá Bolfíková B., Woznicová V., Jindřichová M., Benešová M., Myslajek R.W., Nowak S., Szewczyk M., Niedźwiecka N., Figura M., Hájková A., Sándor A.D., Zyka V., Romportl D., Kutal M., Find'o S. et Antal V., 2018: Wolves at the crossroad: Fission-fusion range biogeography in the Western Carpathians and Central Europe. *Diversity and Distributions* 24(2): 179-192.

Jansson E., Ruokonen M., Kojola I. et Aspi J., 2012: Rise and fall of a wolf population: genetic diversity and structure during recovery, rapid expansion and drastic decline. *Molecular Ecology* 21: 5178-5193.

Jedrzejewska B., Jedrzejewski W., Bunevich A., Minkowski L. et Okarma H., 1996: Population dynamics of Wolves *Canis lupus* in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) in relation to hunting by humans, 1847–1993. *Mammal Review* 26: 103-126.

Jedrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jedrzejewska B. et Kowalczyk R. 2007: Territory size of wolves *Canis lupus*: linking local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns. *Ecography* 30: 66-76.

Jedrzejewski W., Jedrzejewska B., Anderson-Lilley Ž., Balčiauskas L., Männil P., Ozolins J., Sidorovich V., Bagrade G., Kubarsepp M., Ornicans A., Nowak S., Pupila A. et Žunna A., 2010: Synthesizing wolf ecology and management in Eastern Europe: similarities and contrasts with North America. In: Boitani L., Musiani M. et Paquet

P.C (eds.): The world of wolves: new perspectives on ecology, behaviour and management. University of Calgary Press, 207-233.

Kaartinen S., Luoto M. et Kojola I., 2010: Selection of den sites by wolves in boreal forests in Finland. *Journal of Zoology* 281: 99-104.

Kleiman D. G., 1977: Monogamy in mammals. *The Quarterly review of biology* 52(1): 39–69.

Kusak J., Skrbinšek A.M. et Huber D., 2005: Home ranges, movements, and activity of wolves (*Canis lupus*) in the Dalmatian part of Dinarids, Croatia. *European Journal of Wildlife Research* 51: 254–262.

Kutal M., Belotti E., Volfová J., Mináriková T., Bufka L., Pledník L., Krojerová-Prokešová J., Bojda M., Váňa M., Kutalová L., Beneš J., Flousek J., Tomášek V., Kafka P., Poledníková K., Pospíšková J., Dekař P., Machciník B., Koubek P., et Duřa M., 2017: Výskyt velkých šelem – rýsa ostrovida (*Lynx lynx*), vlka obecného (*Canis lupus*) a medvěda hnědého (*Ursus arctos*) – kočky divoké (*Felis silvestris*) v České republice a na západním Slovensku v letech 2012–2016 (Carnivora). *Lynx*, n.s. 48:93-107.

Lambert C.T., Sabol A.C. et Solomon N.G., 2018: Genetic Monogamy in Socially Monogamous Mammals Is Primarily Predicted by Multiple Life History Factors: A Meta-Analysis. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6:139.

Liberg O., Andrén H., Pedersen H., Sand H., Sejberg D., Wabakken P., Akesson M. et Bensch S., 2005: Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. *Biology letters* 1: 17-20.

Llaneza L., García E.J. et López-Bao J.V., 2014: Intensity of territorial marking predicts wolf reproduction: implications for wolf monitoring. *Plos one* 9(3): e93015.

Lucchini V., Galov A. et Randi E., 2004: Evidence of genetic distinction and long-term population decline in wolves (*Canis lupus*) in the Italian Apennines. *Molecular Ecology* 13: 523-536.

Lukas D. et Clutton-Brock T.H., 2013: The evolution of social monogamy in mammals. *Science* 341: 526-529.

Malcolm J. R., 1985: Paternal Care in Canids. *American Zoologist* 25(3): 853–856.

- Mech L.D., 1995: A Ten-Year History of the Demography and Productivity of an Arctic Wolf Pack. *Arctic* 48(4): 329–332.
- Mech L.D., 1999: Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology* 77(8): 1196-1203.
- Mech L.D., 2002: Breeding season of Wolves, *Canis lupus*, in relation to latitude. *Canadian Field Naturalist* 116: 139-140.
- Mech, L.D., 2002: ex. Marquard-Petersen U., 1994: Dens and summer pack size of Arctic wolves in Hold with Hope, East Greenland. *Polar Record* 30(172): 46-49.
- Mech L.D., 2020: Unexplained patterns of grey wolf *Canis lupus* natal dispersal. *Mammal Review* 50: 314-323.
- Mech L.D. 2020 ex. Pletcher D.H., 1997: Population dynamics of a recolonizing wolf population. *Journal of Wildlife Management* 61: 459-465.
- Mech L.D. 2020 ex. Zimen E., 1976: On the Regulation of Pack Size in Wolves. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 40: 300-341.
- Mech L. D. et Boitani L., 2003: Wolf Social Ecology. In: Mech L.D. et Boitani L. (eds.): *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. Chicago & London: University of Chicago Press. USA, 1-34.
- Mech L.D., Barber-Meyer S.M. et Erb J., 2016: Wolf (*Canis lupus*) Generation Time and Proportion of Current Breeding Females by Age. *Plos ONE* 11(6): e0156682.
- Milleret C., Wabakken P., Liberg O., Akesson M., Flagstad Ø., Andreassen H. et Sand H., 2016: Let's stay together? Intrinsic and extrinsic factors involved in pair bond dissolution in a recolonizing wolf population. *Journal of Animal Ecology* 86: 43-54.
- Milleret C., Ordiz A., Sanz-Pérez A., Uzal A., Carricondo-Sanchez D., Eriksen A., Håkan S., Wabakken P., Wikenros C., Åkesson M. et Zimmermann B., 2019: Testing the influence of habitat experienced during the natal phase on habitat selection later in life in Scandinavian wolves. *Scientific Report* 9: 6526.
- Moura A.E., Tsingarska E., Dabrowski M.J., Czarnomska S.D., Jedrzejewska B. et Pilot M., 2014: Uregulated hunting and genetic recovery from a severe population decline: the cautionary case of Bulgarian wolves. *Conservation Genetics* 15: 405-417.

- Muñoz-Fuentes V., Darimont C.T., Wayne R.K., Paquet P.C. et Leonard J.A., 2009: Ecological factors drive differentiation in wolves from British Columbia. *Journal of Biogeography* 36: 1516-1531.
- Nowak S., Mysłajek R. et Jędrzejewska B., 2008: Density and demography of wolf, *Canis lupus* population in the western-most part of the Polish Carpathian Mountains, 1996-2003. *Folia Zoologica* 57(4): 392-402.
- Packard J.M., 2010: Wolves. In: Breed M.D. et Moore J., (eds.): *Encyclopedia of Animal Behavior*, volume 3. Academic Press, Oxford. 611-620.
- Packard J., Mech L.D. et Seal U.S., 1983: Social influences on reproduction in wolves. In: Carbyn L.N. (ed.): *Wolves in Canada and Alaska: Their Status, Biology and Management*. Canadian Government Pub Centre, Edmonton. 78-85.
- Pilot M., Jędrzejewski W., Branicki W., Sidorovich V., Jędrzejewska B., Stachura K. et Funk S., 2006: Ecological factors influence population genetic structure of European grey wolf. *Molecular ecology* 15: 4533-53.
- Räikkönen J., Vucetich J.A., Vucetich L.M., Peterson R.O. et Nelson M.P., 2013: What the Inbred Scandinavian Wolf Population Tells Us about the Nature of Conservation. *Plos ONE* 8(6): e67218.
- Rausch R.A., 1967: Some Aspects of the Population Ecology of Wolves, Alaska. *American Zoologist* 7(2): 253-265.
- Ražen N., Brugnoli A., Castagna Ch., Groff C., Kaczensky P., Kljun F., Knauer F., Kos I., Krofel M., Luštrik R., Majic A., Rauer G., Righetti D. et Potočnik H., 2016: Long-distance dispersal connects Dinaric-Balkan and Alpine grey wolf (*Canis lupus*) populations. *European Journal of Wildlife Research* 62: 137-142.
- Sanz-Pérez A., Ordiz A., Sand H., Swenson J., Wabakken P., Wikenros C., Zimmermann B., Akesson M. et Milleret C., 2018: No place like home? A test of the natal habitat-biased dispersal hypothesis in Scandinavian wolves. *Royal Society Open Science* 5:181379.
- Sastre N., Vilà C., Salinas M., Bologov V., Urios V., Sanchez A., Francino O. et Ramírez O., 2011: Signatures of demographic bottlenecks in European wolf Populations. *Conservation Genetics* 12(3): 701-712.

- Schmidt K., Jędrzejewski W., Theuerkauf J., Kowalczyk R., Okarma H. et Jędrzejewska B., 2008: Reproductive behaviour of wild-living wolves in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Journal of Ethology* 26: 69-78.
- Sidorovich V., Schnitzler A., Schnitzler Ch. et Rotenko I., 2016: Wolf denning behaviour in response to external disturbances and implications for pup survival. *Mammalian Biology* 87: 89-92.
- Sidorovich V., Stolyarov V.P., Vorobei N.N., Ivanova N.V. et Jędrzejewska B., 2007: Litter size, sex ratio, and age structure of gray wolves, *Canis lupus*, in relation to population fluctuations in northern Belarus. *Canadian Journal of Zoology* 85: 295-300.
- Smith D., Meier T., Geffen E., Mech L.D., Burch J.W., Adams L.G. et Wayne R.K., 1997: Is incest common in gray wolf packs?. *Behavioral Ecology* 8(4): 84–391.
- Stahler D.R., MacNulty D.R., Wayne R.K., vonHoldt B. et Smith D.W., 2013: The adaptive value of morphological, behavioural and life-history traits in reproductive female wolves. *Journal of Animal Ecology* 82: 222-234.
- Stamps J. et Swaisgood R., 2007: Someplace like home: Experience, habitat selection and conservation biology. *Applied Animal Behaviour Science* 102: 392-409.
- Stronen A., Jędrzejewska B., Pertoldi C., Demontis D., Randi E., Niedziałkowska M., Pilot M., Sidorovich V., Dykyy I., Kusak J., Tsingarska E., Kojola I., Karamanlidis A., Ornicans A., Lobkov V., Dumenko V. et Czarnomska S., 2013: North-South Differentiation and a Region of High Diversity in European Wolves (*Canis lupus*). *Plos ONE* 8: e76454.
- Szewczyk M., Nowak S., Niedźwiecka N., Spinkyte-Backaitiene R., Demjanovičová K., Černá Bolfíková B., Antal V., Fenchuk V., Figura M., Tomczak P., Stachyra P., Stępiak K., Zwijacz-Kozica T. et Mysłajek R., 2019: Dynamic range expansion leads to establishment of a new, genetically distinct wolf population in Central Europe. *Scientific Reports* 9: 1-16.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.G. et Cosson J.F., 1998: Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453-464.

Theuerkauf J., Rouys S. et Jedrzejewski W., 2003: Selection of den, rendezvous, and resting sites by wolves in the Bialowieza Forest, Poland. *Canadian Journal of Zoology* 81: 163-167.

Valdespino C., 2007: Physiological constraints and latitudinal breeding season in the Canidae. *Physiological and Biochemical Zoology* 80(6): 580-91.

Valière N., Fumagalli L., Gielly L., Miquel C., Lequette B., Poulle M.L., Weber J.M., Arlettaz R. et Taberlet P., 2003: Long-distance wolf recolonization of France and Switzerland inferred from non-invasive genetic sampling over a period of 10 years. *Animal Conservation* 6: 83-92.

Wabakken P., Sand H., Kojola I., Zimmermann B., Arnemo J., Pedersen H. et Liberg O., 2010: Multistage, Long-Range Natal Dispersal by a Global Positioning System-Collared Scandinavian Wolf. *The Journal of Wildlife Management* 71: 1631-1634.

Wikenros C., Gicquel M., Zimmermann B., Flagstad Ø. et Åkesson M., 2021: Age at first reproduction in wolves: different patterns of density dependence for females and males. *Proceedings of the Royal Society B* 288: 20210207.

Internetové zdroje

AOPK, ©2023: Výskyt vlka (online) [cit. 2023.03.22], dostupné z <<https://www.navratvlku.cz/o-vlkovi-historicke-a-soucasne-rozsireni/>>.

Davidson, A., 2008: Breeding management of the bitch (online) [cit. 20.2.2023], dostupné z <<https://healthtopics.sf.ucdavis.edu/sites/g/files/dgvnsk6721/files/inline-files/ceBM.pdf>>.

Lukáč J., 2021: Vyhláška k celoročnej ochrane vlka nadobula právnu účinnosť (online) [cit. 2023.03.27], dostupné z <<https://vlci.wolf.sk/sk/>>.

Mokrý J., 2021: Zpráva o monitoringu vlka (*Canis lupus*) na území NP a CHKO Šumava (online) [cit. 2023.03.22], dostupné z <<https://www.npsumava.cz/navstivte-sumavu/materialy-ke-stazeni/knihy-a-studie-ke-stazeni/>>.

MŽP, 2020: Program péče o vlka obecného (online) [cit. 2023.03.22.], dostupné z <<https://www.zachranneprogramy.cz/vlk-obecny/program-pece-pp/>>.

Ostatní zdroje

Jeremić J., Kusak J., Desnica S., Huber D., Štrbenac A. et Hamidovic D., 2014: Report on the state of the wolf population in Croatia in 2014. State Institute for Natural Protection. Croatia, 92. “nepublikováno”.

Krofel M., Černe R., Jelenčič M., Majic A., Potočnik H., Razen N. et Skrbinšek T., 2013: Wolf monitoring in Slovenia. International Wolf Conference: “Wolf conservation in human dominated landscapes“. Slovenia. 8. “nepublikováno”.

Vorel A. et Jůnková Vymyslická P., 2020: Závěrečný report projektu OWAD č. 100322836 (Objektivní akceptace vlka v člověkem pozměněné přeshraniční krajině). Česká zemědělská univerzita v Praze.

Seznam obrázků

Obrázek 1: Populace vlka obecného v Evropě (Supporting information for the European IUCN Red list assessment for Wolf (*Canis lupus*), (online) [cit. 2023.03.22], dostupné z <<https://www.iucnredlist.org/species/3746/144226239>>.

Obrázek 2: Teritoria vlka obecného v sezóně 2020/2021 (AOPK ČR) (online) [cit. 2023.03.22], dostupné z <<https://www.navratvlku.cz/o-vlkovi-historicke-a-soucasne-rozsireni/>>.

Tabulka 1: Seznam populací vlka obecného v Evropě (IUCN/SSC) (online) [cit. 2023.03.22], dostupné z <<https://lcie.org/Large-carnivores/Wolf->>.