

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí



Bakalářská práce

Parametry disperse vlka obecného (*Canis lupus*)

Zpracovatel: Elizabeth Vlčková

Vedoucí práce: Ing. Aleš Vorel, Ph.D.



Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Autorka práce:	Elizabeth Vlčková
Studijní program:	Aplikovaná ekologie
Vedoucí práce:	Ing. Aleš Vorel, Ph.D.
Garantující pracoviště:	Katedra ekologie
Jazyk práce:	Čeština
Název práce:	Parametry disperse vlka obecného (<i>Canis lupus</i>)
Název anglicky:	Dispersion parameters of Grey wolves (<i>Canis lupus</i>)
Cíle práce:	Cílem práce bude důkladná rešerše zadaného tématu - disperzní chování u nově navrátilivší se velké šelmy vlka obecného. Ten v posledních letech zvětšuje svůj areál v mnoha částech světa, i ve střední Evropě. Podrobná znalost zákonitostí a parametrů disperse může jednak zlepšit modely predikce a také může napomoci v ochranářské praxi.
Metodika:	Studentka bude pracovat s publikovanými materiály, zejména se zahraničními recentními vědeckými pracemi. Popíše všechny zákonitosti a parametry disperzního chování, zejména se snahou soustředit se významně na kontinentální Evropu a střední Evropu.
Doporučený rozsah práce:	20-40
Klíčová slova:	vlk, disperzní chování

Doporučené zdroje informací:

Andersen, L. W., Harms, V., Caniglia, R., Czarnomska, S. D., Fabbri, E., Jędrzejewska, B., ... & Stronen, A. V. (2015). Long-distance dispersal of a wolf, *Canis lupus*, in northwestern Europe. *Mammal Research*, 60(2), 163-168.

Ciucci, P., Reggioni, W., Maiorano, L., & Boitani, L. (2009). Long-distance dispersal of a rescued wolf from the northern Apennines to the western Alps. *The Journal of Wildlife Management*, 73(8), 1300-1306.

Hulva, P., Černá Bolfiková, B., Woznicová, V., Jindřichová, M., Benešová, M., Mystajek, R. W., Nowak, S., Szewczyk, M., Niedźwiecka, N., Figura, M., Hájková, A., Sándor, A. D., Zyka, V., Romportl, D., Kutal, M., Findó, S., & 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. <https://doi.org/10.1111/ddi.12676>

Jimenez, M. D., Bangs, E. E., Boyd, D. K., Smith, D. W., Becker, S. A., Ausband, D. E., ... & Laudon, K. (2017). Wolf dispersal in the rocky mountains, Western United States: 1993–2008. *The Journal of Wildlife Management*, 81(4), 581-592.

Kirilyuk, A., Kirilyuk, V. E., & Ke, R. (2020). Long-distance dispersal of wolves in the Dauria ecoregion. *Mammal Research*, 65(4), 639-646.

Kojola, I., Kaartinen, S., Hakala, A., Heikkinen, S., & VOIPIO, H. M. (2009). Dispersal behavior and the connectivity between wolf populations in northern Europe. *The Journal of Wildlife Management*, 73(3), 309-313.

Nowak, S., Mystajek, R. W., Szewczyk, M., Tomczak, P., Borowik, T., & Jędrzejewska, B. (2017). Sedentary but not dispersing wolves *Canis lupus* recolonizing western Poland (2001–2016) conform to the predictions of a habitat suitability model. *Diversity and Distributions*, 23(11), 1353-1364.

Ražen, N., Brugnoli, A., Castagna, C., Groff, C., Kaczensky, P., Kljun, F., ... & Potočnik, H. (2016). Long-distance dispersal connects Dinaric-Balkan and Alpine grey wolf (*Canis lupus*) populations. *European journal of wildlife research*, 62(1), 137-142.

Reinhardt, I., & Kluth, G. (2016). Abwanderungs- und Raumnutzungsverhalten von Wölfen (*Canis lupus*) in Deutschland. *Natur Und Landschaft*, 91(6), 262–271.

Wabakken, P., Sand, H., Kojola, I., Zimmermann, B., Arnemo, J. M., Pedersen, H. C., & Liberg, O. (2007). Multistage, long-range natal dispersal by a global positioning system-collared Scandinavian wolf. *The Journal of Wildlife Management*, 71(5), 1631-1634.

Předběžný termín 2021/22 LS - FZP
obhajoby:

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou/závěrečnou práci na téma: Parametry disperse vlka obecného (*Canis lupus*) vypracoval/a samostatně pod vedením Ing. Aleše Vorla , Ph.D. a citoval/a jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů. Jsem si vědoma, že na moji bakalářskou/závěrečnou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla. Jsem si vědoma, že odevzdáním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby. 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 31. března 2022

.....

Poděkování

Tímto bych chtěla poděkovat svému vedoucímu práce Ing. Aleši Vorlovi, Ph.D. za odborné vedení práce, věcné rady, cenné připomínky a trpělivost. Dále bych chtěla poděkovat mé rodině a všem blízkým, za všechnu podporu, kterou mi během mé práce poskytovali.

Abstrakt

Vlk je v posledních letech velmi diskutovaná šelma, s výskytem téměř na celé severní polokouli. Od začátku 60.let, kdy byl vlk v Evropě téměř vyhuben, se začaly populace v Evropě obnovovat a začalo docházet k velkému nárůstu počtu vlků, i za vděku snahy ochrany vlka za pomoci legislativních nástrojů. V souvislosti s šířením vlka, je jedním z důležitých aspektů vlčího života je disperze, která z velké části ovlivňuje především šíření vlka a genetický tok. Faktorů, které vlka ovlivňují je mnoho a každý z nich při rozhodování o rozptylu hraje svou roli. Cílem této práce je popsat všechny možné faktory, které vlka k disperzi mohou vést a jak jeho rozptyl ovlivňují další aspekty s disperzí spojené. V práci je popsáno, jak, kdy a z jakého důvodu vlk disperguje a jaké překážky a rizika s sebou jeho cesta přináší. Některé z bariér mohou být však nepřekonatelné, a proto se dále práce zabývá problémy v genetickém toku, které mohou být zapříčiněny izolovaností populace a zamezit tak jakékoliv výměně genů mezi populacemi. V rámci historického kontextu vlka v přírodě práce popisuje, jak jeho život formovala urbanizace a změny v krajině, ve které se pohyboval. Ke zjišťování faktorů, které vlka ovlivňují, jsou využívány metody monitoringu od přímého pozorování až po dálkové sledování za využití moderní technologie, jako je například GPS, které tato práce taktéž popisuje.

Klíčová slova:

Vlk, disperzní chování, parametry disperze, vlk a krajina

Abstract

The wolf is a much-discussed beast in recent years, occurring in almost the entire northern hemisphere. Since the early 1960s, when the wolf in Europe was almost exterminated, populations in Europe began to recover and there was a large increase in the number of wolves, also thanks to efforts to protect the wolf with legislative instruments. In connection with the spread of the wolf, one of the important aspects of wolf life is dispersion, which largely affects the wolf's spread and genetic flow. There are many factors that affect a wolf, and each of them plays a role in deciding to disperse. The aim of this work is to describe all possible factors that can lead a wolf to dispersion and how its dispersion affects other aspects related to dispersion. The work describes how, when and for what reason the wolf disperses and what obstacles and risks its path brings. However, some of the barriers may be insurmountable, and therefore the work further addresses the problems in genetic flow that may be caused by the isolation of the population and thus prevent any gene exchange between populations. Within the historical context of the wolf in nature, the work describes how his life was shaped by urbanization and changes in the landscape in which he moved. Monitoring methods from direct observation to remote sensing using modern technology, such as GPS, which this work also describes, are used to determine the factors that affect the wolf.

Key words:

wolf, dispersal behavior, dispersion, parameters of dispersion, wolf and landscape

Obsah

1	Úvod	9
2	Cíle práce.....	10
3	Disperze a její důležitost	11
3.1	Důvody disperze.....	12
3.2	Druhy možností rozptylu.....	13
4	<i>Canis lupus</i> a jeho rozšíření v Evropě.....	15
4.1	Evropské populace	15
4.2	Obnova populací	19
4.3	Historický pohled a vliv člověka na vlka	19
4.4	Fylogenetické rozložení vlka v Evropě	20
5	Důležitost vlka v krajině	22
6	Disperze vlka	23
6.1	Rychlost a vzdálenost disperze/ doba disperze vlka.....	24
7	Monitoring a metody monitoringu	27
7.1	Monitoring vlka	28
7.1.1	Obojek s GPS lokátorem.....	29
7.2	Prostorově explicitní populační modely a populační dynamika	30
8	Teritorialita, velikost teritorií a disperze.....	32
9	Rizika disperze.....	34
9.1	Interakce vlka s člověkem	34
9.2	Lov vlka.....	34
9.3	Izolované populace	35
9.4	Stres.....	35
10	Hybridizace.....	37
11	Diskuse	38
12	Závěr.....	41
13	Zdroje	43

1 Úvod

Disperze taková, jakou ji známe, je klíčovým faktorem pro fungování populací většiny živočichů i rostlin. Zatímco u živočichů se jedná většinou především o aktivní disperzi, kdy jedinec vynakládá vlastní energii pro svůj vlastní přesun z místa na místo jiné, u rostlin převažuje především disperze pasivní (Begon a spol., 1997). Proč je tedy disperze tak důležitá pro fungování populací? Hlavním důvodem její důležitosti je především její vliv na fungování populace, její velikost, na biologii, fitness jedince a další aspekty pro život jednotlivých živočichů. Disperze především napomáhá rozšiřování areálu výskytu, napomáhá toku genů a výměně a obohacování genetické diverzity mezi jednotlivými populacemi druhu (Dunning a spol., 1995). Díky aktuálním vědeckým metodám, které se za poslední století začaly rozvíjet, zlepšovat a nacházet nové a přesnější a díky rozrůstajícímu se zájmu veřejnosti se naskytlo více možností provádět přesnější monitoring živočichů.

Hlavním tématem mé bakalářské práce je sledování faktorů, které ovlivňují disperzní chování vlka, který se opět začal navracet do středoevropské krajiny poté, co byl v 18.století díky pronásledování člověkem téměř vyhuben. Vlk neboli *Canis lupus* je jedním z nejvíce rozšířených velkých masožravců v rámci Evropy. Dříve byli vlci rozšířeni kontinentálně od tundry až po pouště. Stavy vlka byly v přírodě za poslední století velmi různorodé, především vlivem člověka. V dnešní době čítají populace vlka v Evropě kolem 18000 – 20000 jedinců, včetně části Ruska zasahující do Evropy (Ettore Randi, 2011). Jeden z krucióálních faktorů pro šíření a výměnu genetické informace vlka je právě disperze. Ta zajišťuje tok genů a dostatečnou genetickou variabilitu, nutnou pro zdravou a stabilní populaci jak v Evropě, tak celosvětově pro populace většiny karnivorních živočichů, a především psovitých šelem z čeledi psovitých (*Canidae*).

Většina živočichů je při disperzi určitým způsobem ovlivňována a do jisté míry limitována. Na to, jakým způsobem se budou moci po Zemi pohybovat souvisí se spoustou zákonitostí, které je při disperzi ovlivňují.

Jedním z nejdiskutovanějších témat dnešní doby ve většině oborů je člověk. Na Zemi je dnes málokterá část, která by nebyla alespoň nějakou měrou kontrolována nebo ovlivňována člověkem. To, jakým způsobem člověk ovlivňuje mechanismy a prostředí úzce souvisí i s disperzí zvěře. Část této práce se proto také věnuje problematice bariér

zabraňujícím vlku v disperzi. Vlci jsou známí svou schopností urazit velké vzdálenosti. Na své cestě se však vlk setkává s mnoha překážkami, které musí překonat, než se dostane do svého cíle. Mohou to být například geografické bariéry, jako jsou nepřekročitelné či těžko překročitelné hory nebo moře. V dnešní době ale k překážkám znesnadňujícím prostup krajinou přispívá velkou měrou člověk. Značně urbanizovaná krajina, která se neustále rozrůstá, může být kruciólním faktorem zamezující tok genů v populaci.

V rámci této bakalářské práce se snažím popsat všechny faktory ovlivňující disperzi vlka, důležitost jeho disperze pro krajinu, ve které se pohybuje i pro něho samotného. Dále se snažím v práci popsat dostupné metody, kterými lze monitoring provádět a v neposlední řadě zmíním i rizika která v rámci rozptylu mohou hrozit a znesnadňovat, či ohrožovat jeho přesun po krajině.

2 Cíle práce

Cílem práce je důkladná rešerše zadaného tématu – disperzní chování u nově navráťivší se velké šelmy vlka obecného. Ten v posledních letech zvětšuje svůj areál v mnoha částech světa, i ve střední Evropě. Podrobná znalost zákonitostí a parametrů disperze může jednak zlepšit modely predikce a také může napomoci v ochranářské praxi.

3 Disperze a její důležitost

Migrace a rozptyl jsou dva druhy pohybu živočichů v krajině. Zatímco migrace bývá často hromadným jevem na dlouhé vzdálenosti a většinou ji lze předvídat, jelikož probíhá do jisté míry periodicky, rozptyl neboli disperze je jev, který probíhá často náhodně, jako je například reakce na své prostředí, a zároveň bývá často individuální (Tkadlec, 2008).

Na rozdíl od migrace, kdy se jedinci zpravidla vracejí do svého rodného území, disperze jakožto prostorová distribuce (Tkadlec, 2008), je proces šíření druhů v prostředí, kdy se jejich návrat neočekává. Jejím cílem je šíření a obsazování nového území. V rámci biogeografie je to jeden ze tří hlavních mechanismů spolu s extinkcí a evolucí (Vojtěchovská, 2019). Disperzi lze pokládat jak za šíření v prostoru, tak šíření v čase (Tkadlec, 2008). Jak už bylo zmíněno v úvodu, rozptyl je kruciólním klíčem pro zdravou populaci a genetický tok v ní i mezi jednotlivými populacemi. Zároveň může mít samotné rozhodnutí jedince pro přesun z rodného teritoria významný efekt na jeho fitness neboli biologickou zdatnost (Michler a spol., 2011). V případě že disperze neprobíhá, což může být zapříčiněno například izolovaností populace, může docházet k inbrední depresi (Kojola a spol., 2009), kdy nedochází k obohacování populace o genetickou informaci z okolních populací. Možnost dispergovat a interagovat s jinými populacemi může mít tedy velký vliv na stav populace (Dobson, 1998).

Z toho můžeme soudit, že disperze hraje klíčovou roli i v genetické variabilitě a toku genů mezi populacemi a jejich jedinci a v závislosti na tom i na rozšíření druhu. Je tedy v tomto ohledu velice přínosná a výrazně ovlivňuje druhovou bohatost, ale zároveň, aby byla zachována rovnováha v ekosystémech, je nutné disperzi druhů nějakým způsobem regulovat. S tím souvisí výskyt a disperze predátorů v přírodě. V tomto případě bychom mohli za ekosystémové inženýry označit šelmy, kdy právě jejich disperze je důležitá pro udržení zmíněné rovnováhy a zároveň na strukturu ekosystémů. Součástí toho je především velký vliv na kaskádový efekt v rámci regulace populací kopytníků, kteří negativně ovlivňují floru v ekosystémech, a jejich vliv na denzitu malých predátorů (Randi a spol., 2011).

Disperze ale hraje i roli speciační. Díky přesunům v krajině a možnému oddělení od mateřské populace a časové izolovanosti od ní, se může za těchto podmínek každá z populací vyvinout jiným směrem a geneticky se oddálit i natolik, že již nebudou schopni

se mezi sebou křížit. Mohou tedy vznikat tímto způsobem nové druhy a ty mohou mít klíčovou roli v obohacování biodiverzity na Zemi (Ronquist, 1997).

Zároveň bych ráda zmínila, proč je důležitá znalost disperzních vzorců a souvislost mezi disperzí a populační dynamikou. Byla mezi nimi prokázána korelace a v rámci znalosti fungování vztahu disperze a populační dynamiky je možné odhadovat, jakým způsobem se bude měnit areál druhu a jak budou reagovat v souvislosti se změnami v přírodě, například s klimatickými změnami, šířením nepůvodních druhů a v neposlední řadě na fragmentaci krajiny (Bowler a spol., 2004).

Disperze může mít také takzvaný záchranný efekt. To znamená, že dispergující jedinec, který často sám disperguje z důvodu, aby neuhynul, aniž by stihl předat svou genetickou informaci, může pozitivně ovlivnit populace do které disperguje. Nicméně tento jev nemusí být vždy pozitivní. Svou disperzí může totiž jedinec narušit sociální strukturu a tím pádem negativně ovlivnit celou populaci (Clobert a spol., 2004).

Abych důležitost disperze shrnula, můžeme říci, že je disperze důležitým prvkem hrajícím roli v rozšíření druhu, ve fitness jedince a v populační dynamice a speciaci (Bowler a spol., 2004), a zároveň souvisí jak s kolonizací nového prostředí, tak s rizikem extinkce (Bowler a spol., 2004).

3.1 Důvody disperze

Důvodů pro disperzi bývá často celé spektrum faktorů působících na jedince, či smečku. U každého druhu se rozptyl liší v závislosti na souvislostech jejich prostředí a vztahy, které v rámci druhu i mimo něj mají. Bez ohledu na druh mají však společné disperzní hybatele. Těmi jsou pohlaví, věk, rozptylový polymorfismus u semen rostlin (rostlina produkuje různé adaptace semen, které ovlivňují dálku jejich rozptylu), účinky mateřství, genetické rozdíly a vliv populační hustoty (Tkadlec, 2008). Mezi ně patří sociální důvody, jako agrese (Boyd a spol., 1999), nicméně může jít i o možnou kompetici mezi rodiči a jejich potomky. Dále to může být samotná výhodnost rozptylu (Tkadlec, 2008), nedostatečnost prostředí, ve kterém se nachází, to může souviset se závislostí na hustotě populace (Clobert a spol., 2004), a zároveň často s potravní nabídkou. Dále je jedním z faktorů disperze za účelem reprodukce (Boyd a spol., 1999). Ta je jedním z nejdůležitějších důvodů, na základě, kterých se k disperzi jedinec rozhodne. Silným

faktorem pro započítání disperze může být i konkurence mezidruhová a vnitrodruhová. V takovém případě je na jedince vyvíjený tlak, který ho může donutit hledat svého partnera na jiném území a zvýší si tím své šance na úspěšnou reprodukci (Michler a spol., 2011).

Graf níže zobrazuje cyklus disperzního chování.

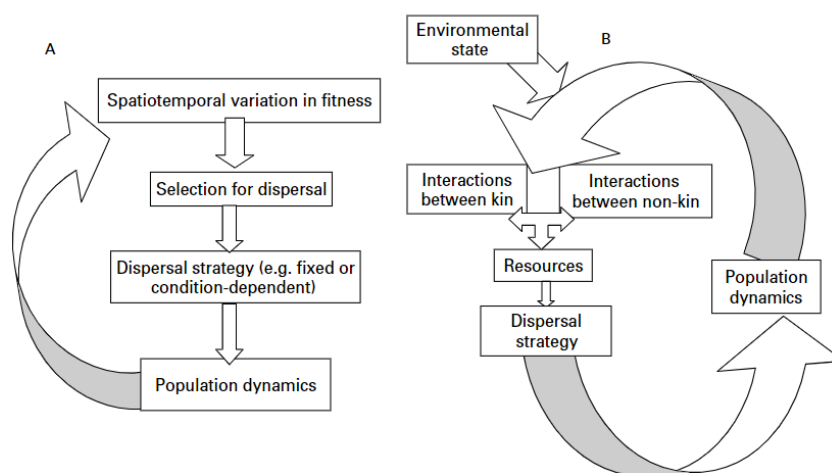


Fig. 1. (A) The evolutionary loop affecting dispersal: dispersal affects dynamics which affects fitness (along with other factors). Variation in fitness creates the opportunity for selection, resulting in evolution of dispersal strategies. (B) The ecological loop affecting dispersal. The population size, mediated by the environment (which varies in space and time) determines interactions between individuals (kin and non-kin) for resources. Access to resources affects the life history (survival, fecundity, etc.) of individuals, and their propensities to disperse. Dispersal, in turn, affects the population dynamics.

Obr. 1: koloběh důvodů k disperzi (Bowler a spol., 2004)

Disperze a možnost ji provést, byla v minulosti a stejně tak i dnes, důležitým faktorem v utváření a dynamice společenstev. V krajině vždy docházelo a bude docházet k disturbancím, ať malým, či velkým, které mají vliv na jednotlivé druhy. U některých jedinců, či populací může být efekt neznatelný, u jiných krucíální v jejich existenci. V souvislosti s disturbancemi vznikají v krajině bariéry, které mohou při izolaci populace některého z druhů zapříčinit endemismus (Ronquist, 1997).

3.2 Druhy možností rozptylu

U rozptylu do okolního prostředí jsou rozeznávány právě dva druhy šíření. Prvním z nich je šíření pasivní, tedy za pomoci nějakého média, například pomocí anemochorie (šíření za pomoci větru), antropochorie (šíření za pomoci člověka), zoochorie (šíření za pomoci

zvířat) či hydrochorie (šíření za pomoci využití vody), avšak ta bývá používána či viděna spíše vzácně, může být viděna u larev sladkovodního hmyzu, který se pomocí proudu vody dostávají do jiné části toku (Begon a spol., 1997). Není ale pravda, že by pasivní šíření nebylo možné vidět například i u některých drobnějších živočichů, jako jsou pavouci, nebo například píďalky, které jsou unášeny větrem na pavučině, nebo lýkožrout smrkový, u kterého se střídá pasivní a aktivní přesun. Tudiž pokud pomínu pavouky, pasivní šíření můžeme přisoudit především hmyzu (Knížek a spol., 2013).

4 *Canis lupus* a jeho rozšíření v Evropě

Vlk neboli *Canis lupus* je jednou z největších a nejdiskutovanějších šelem Evropy. Nachází se téměř v celé holarktické oblasti a pohybuje se téměř ve většině krajín od arktické tundry až po pouště (Geffen a spol., 2004). Byl hojně rozšířeným druhem napříč celou Evropou až do 18. století. I přes tuto skutečnost se díky pronásledování a nadměrnému lovení většina populací začala blížit až k bodu extinkce. Většina vlků se poté usadila ve východní Evropě. Izolované populace pak nadále přežívaly v Iberii a jižní Itálii (Andersen a spol., 2015).

4.1 Evropské populace

V dnešní Evropě se aktuálně nachází 9 populací. Mezi ně zahrnujeme iberskou, alpínskou, baltskou, karpatskou, dinarsko-balkánskou, karelskou, skandinávskou, populaci na italském poloostrově a populaci centrální evropskou (Boitani, 2018). Před třemi roky se na území Evropy nacházelo 10 populací. Desátým bylo španělské nesoucí název Sierra Morana. Z důvodu nelegálního lovu a už tak malé izolované populace došlo k její extinkci, jak je již brána i podle zprávy z IUCN.

I přes to, že poslední dobou dochází k expanzi populací, jsou stále na kontinentu populace, které nedosahují počtu ani 1000 jedinců. Mezi takové patří například populace karelská, která čítá 204 až 234 jedinců, alpínská, čítající 550 až 700 jedinců a skandinávská, která přibližně dosahuje počtu 430 jedinců. Na pomezí se nahází středoevropská populace s počtem 780 až 1030 jedinců (Boitani, 2018).

V 60. letech minulého století došlo k extinkci vlka na Skandinávském poloostrově (Randi, 2011). Mezi lety 1983 a 1991 se však na Skandinávském poloostrově opět objevili 3 vlci z Finsko-Ruské populace vlků. Jejich disperze byla historicky nejdlejší naměřená a čítala vzdušnou čarou 1092 km. Jak bude ještě zmíněno, pro vlky, kteří dispergují na tak obrovské vzdálenost, jsou často důležitým faktorem potrava, vhodný habitat a samotní vlci, nicméně na Skandinávském poloostrově není limitujícím faktorem ani nedostatek potravy a ani nevhodný habitat, proto se tedy odhaduje, že pro tuto velmi dlouhou disperzi byl důležitým faktorem právě ten sociální (Wabakken a spol., 2010).

Následně se tedy postupně skandinávská populace rozšířila a obnovila a aktuálně tato populace čítá 460 jedinců, z nichž se 90 % nachází ve Švédsku a 10 % této populace se nachází v Norsku (Hindrikson a spol., 2016).

Populace centrální Evropy zažila svůj největší nárůst kolem roku 2000. Aktuálně se počet jedinců v populaci pohybuje v rozmezí 780-1030. Zároveň probíhá expanze vlka i do okolních států Evropy. Historicky docházelo v Evropě k expanzi populací v období, kdy probíhaly socioekonomické krize (Hulva a spol., 2018).

Pyrenejská populace začala velmi rychle narůstat od 60. let. Aktuálně se již růst skandinávská populace zbrzdil, a naopak spíše probíhá její šíření do zemí jako je Portugalsko a Španělsko. Velikost populace se odhaduje mezi 2160–2880 jedinci. Ohrožena tato populace v aktuální době není, nicméně 50 % úmrtí vlka v tomto areálu rozšíření má na svědomí otrava a ilegální lov vlka. I přes to, že je populace stabilní, je pro ni limitující lov (Boitani, 2018).

Dinarsko-balkánská populace je díky svému počtu největší populace vlka v Evropě. Tato populace není nikterak ohrožena a její stavy se odhadují na 3 750-4 000 jedinců. I přes to, že populace není ohrožena existenčně, vzhledem k vysokým stavům vlka v této populaci je legální jeho lov. Ten však není nikterak hlídáný a do budoucna by lov mohl mít negativní dopady na velikost populace (Boitani, 2018).

Karpatská populace je svým počtem druhá největší populace vlka v Evropě. Areál karpatské populace se rozkládá především přes země Ukrajinu a Rumunsko, částečně Polsko a nejspíše i Maďarsko, nicméně pro nedostatek dat nelze odhadovat, jak velká část populace v Maďarsku žije. Velikost populace se odhaduje na 3 460-3840 jedinců. Aktuálně populaci neohrožuje extinkce, nicméně tuto populaci silně ovlivňuje lov. Na Ukrajině je vlk škodná, a tudíž je povolen jeho odlov (Boitani, 2018). Do minulého roku byl podobný problém na Slovensku, nicméně se od 1.června 2021 lov vlka zakázal a nyní je chráněn.

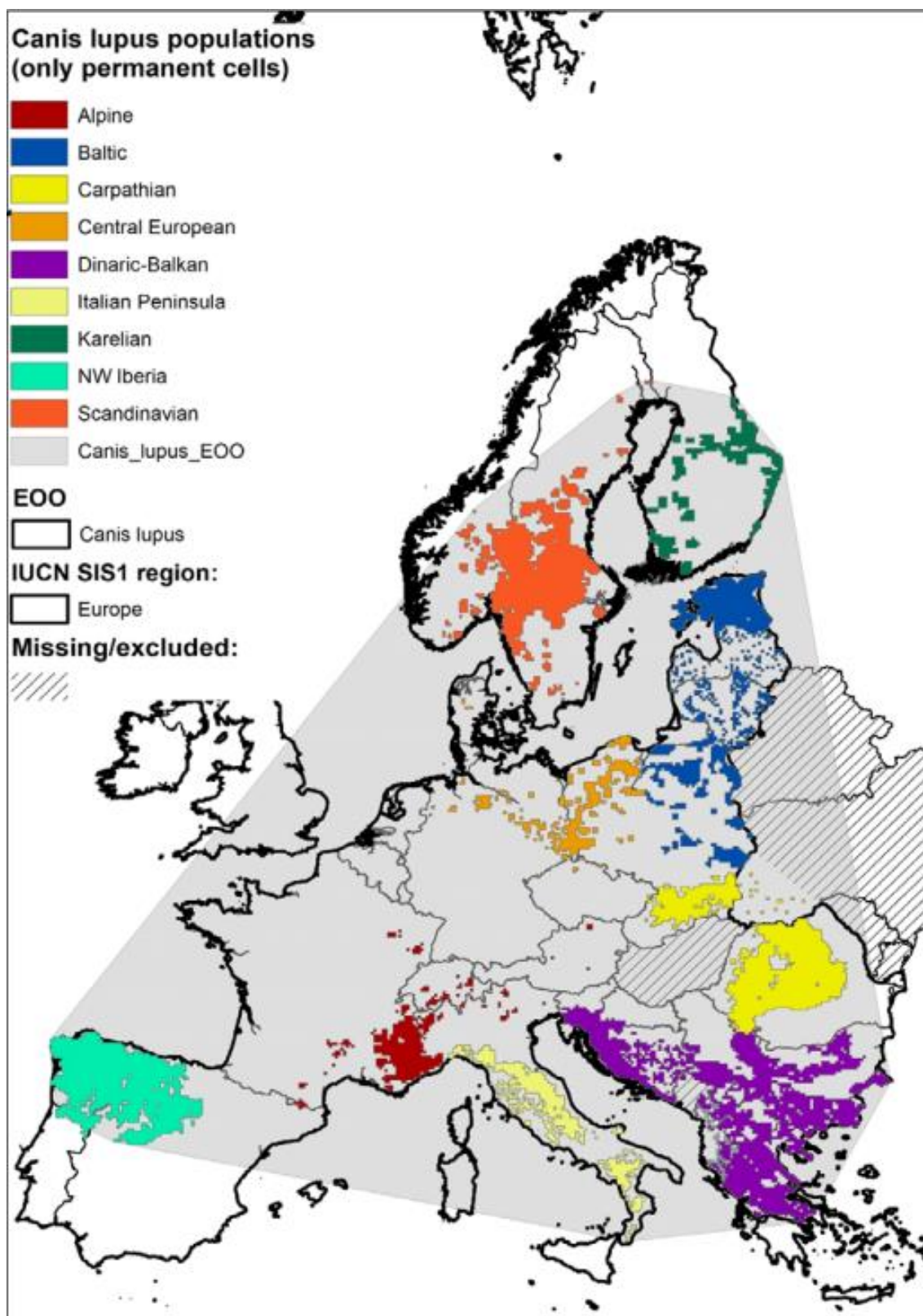
Kareliánská populace se rozkládá na území Finska a Ruska (IUCN ©2018). Ve Finsku se počty vlků pohybují okolo 204-234 jedinců a společně s Ruskou částí populace se odhaduje 750 jedinců. Vzhledem k velikosti populace je možné ohrožení genetiky populace inbreedingem (Boitani, 2018).

Baltská populace je svým počtem čtvrtá největší populace vlka v Evropě. Počet jedinců v této populaci se odhaduje na 1713-2240 (Boitani, 2018). V rámci Evropy pokrývá část Polska, Estonsko, Lotyšsko, Litvu, část Ruska a pravděpodobně i Bělorusko a část Ukrajiny, z té je však nedostatek dat, proto nelze odhadnout, jak velkou část populace zahrnuje (IUCN ©2018). Tato populace má za sebou historicky nejvíce nestabilní počty vlků v populaci. Během 20. století byl vlk několikrát silně redukován a zažíval svůj opětovný nárůst především během první a druhé světové války. Naposledy došlo k poklesu počtu vlků v populaci v 90. letech minulého století. Největším ohrožením je pro zdejší populaci především lov vlka v Estonsku, Litvě a Lotyšsku, aktuálně však její extinkce nehrozí (Boitani, 2018).

Italská populace vlka se rozkládá na území státu Itálie (IUCN ©2018). Početně se populace odhaduje na 1 070-2 400 jedinců. Tato populace v 60. letech prošla jevem, kterému se přezdívá „bottleneck effect“, do češtiny přeloženo „efekt hrdla lahve“. Populace se však díky alpské populaci byla schopna obnovit a dnes je již stabilní. Aktuální hrozby, které populaci ohrožují, se týkají především ilegálního lovu. Itálie má sice zákon, který lov zakazuje, nicméně je velmi málo skutečně hlídaná a v případě, že se tato skutečnost do budoucna nebude řešit, populaci by mohla hrozit její redukce (Boitani, 2018).

Alpská populace se rozkládá na území zemí Francie, Švýcarska, části Itálie a zasahuje i do Rakouska (IUCN ©2018). Aktuální početní stav populace se pohybuje okolo 550-700 jedinců. Alpy byly kolonizovány vlkem v roce 1992 dispergujícími jedinci z Apenin a v dnešní době se zde již vyskytuje rozrůstající se alpská populace. Ročně se odhaduje populační růst o 10-20 %. Dle dostupných dat je pro častým důvodem mortality u této

populace člověk. Častým případem úmrtí je jak ilegální lov, tak kolize s dopravními prostředky (Boitani,2018).



Obr. 2: Mapa rozložení populací vlka v Evropě (IUCN ©2018)

4.2 Obnova populací

Silný vliv na rekolonizaci a rozptyl u vlka měla v posledních letech nejspíše striktní legislativní opatření na ochranu vlka s podporou obnovení přirozené populace predátorů v přírodě. Díky tomu se podařilo postupně vlka do přírody navrátit (Andersen a spol., 2015). V Evropě po výrazném úbytku vlka a efektu hrdla lahve, ke kterému se subpopulace přiblížily kolem let 1960-1970. Do dnešní doby však došlo k výraznému růstu a expanzi populací. Nyní se v Evropě nachází okolo 13 000-14 000 vlků, pokud bychom počítali Evropu v rámci geografického měřítka, počet jedinců by se vyšplhal až k 17 000 kusům (Boitani, 2018).

4.3 Historický pohled a vliv člověka na vlka

Z historického hlediska býval vlk mezi ranými eurasijskými kulturami spíše obdivován, stejně jako u původních obyvatelů Ameriky. Nicméně k jeho pronásledování a nenávisti docházelo především z důvodu škod, které způsoboval pastevcům. Postupně tedy docházelo k pohledu na vlka jako na nepřítel a tím se odstartoval jeho lov a v některých částech Země byl pro vlka tento postup devastující (Fritts a spol., 2003).

V dnešní době se sice různé legislativní nástroje snaží vlka chránit. Nicméně značným problémem je pro vlka silně disturbovaná krajina a její konektivita z důvodu potřeby člověka globalizování dnešního světa a zároveň úpravu terénu pro snazší cestování. Pro vlka je však rozrůstající se výstavba komunikací překážkou při přesunu v krajině (Kojola a spol., 2009).

V rámci historie znalosti vlka a jeho porozumění se velký posun odehrál až za posledních 60 let a v současné době je považován za jednoho z nejlépe prostudovaných divokých zvířat (Frame, 2004).

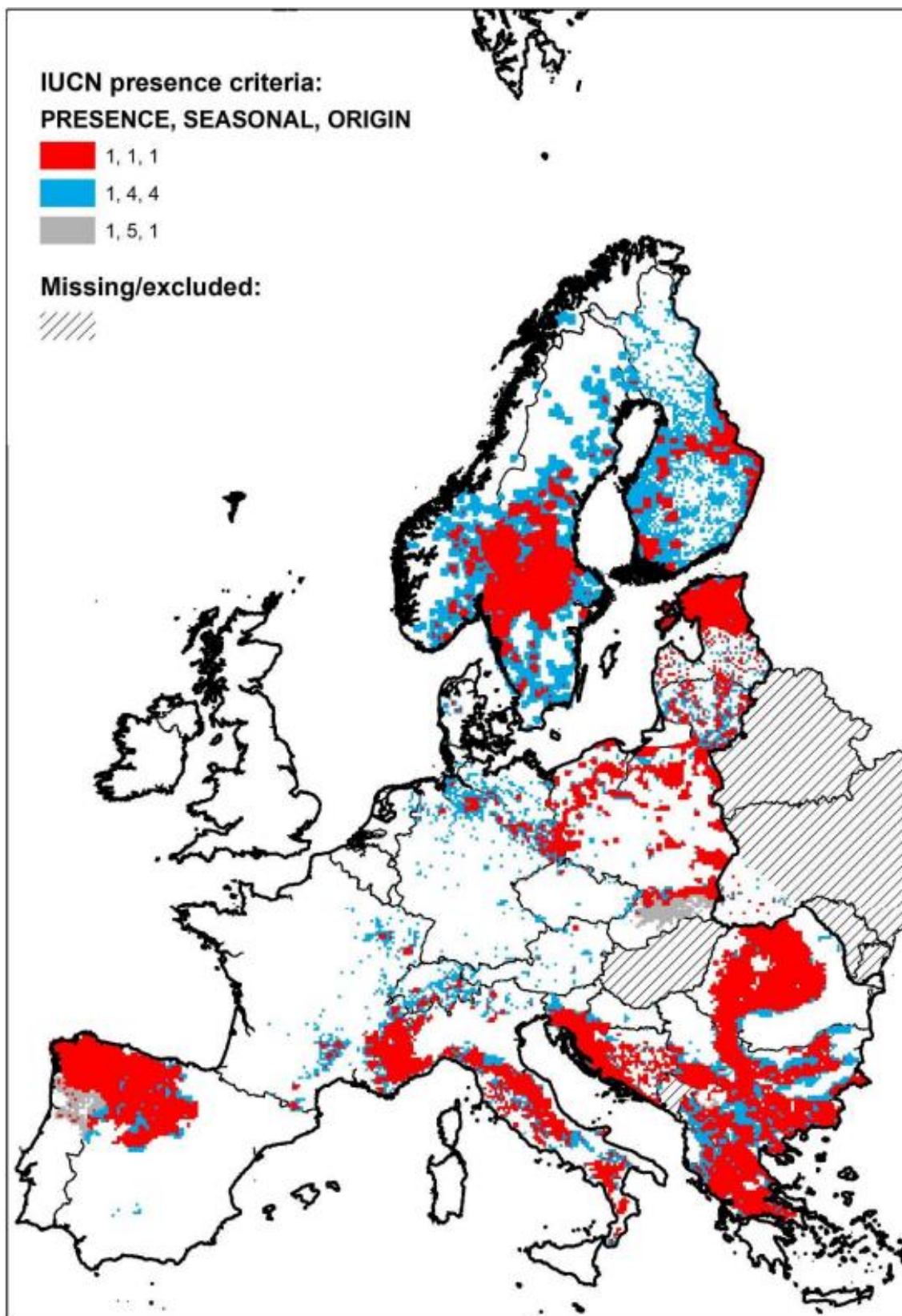
Člověk byl a bude mít nejspíše vždy kruciólní význam pro přesun živočichů v krajině, a především u zvířat, kteří pravidelně migrují či dispergují v rámci většího území. V historickém kontextu vlka a člověk byl dokonce člověk tak významným činitelem, že dokázal od konce pleistocénu změnit vzorce distribuce a chování vlka především v rámci struktury populace (Hulva a spol., 2018).

Silný vliv na krajinu má člověk i v souvislosti hospodařením v lesích. V Evropě byl historicky zaznamenán spíše negativní vliv deforestace na vlka (Hulva a spol., 2018), ale i přes to, že těžba narušuje prostředí, ve kterém se vlci mohou pohybovat a vytvářet svá teritoria, v některých částech areálu druhu může být hospodaření v lesích přínosné a takovým místem je právě Kanada. Při hospodaření s lesy v Kanadě mohou vznikat takzvané rané serální lesy, které dávají prostor a lepší podmínky pro zvěř, která se často stává kořistí šelem a tím je například los, či jelen. Pro šelmy se stává takové prostředí ideálním v případě, že se díky tomuto jevu v přírodě navýší množství kořisti (Fritts a spol., 2003). Tento jev lze vidět v kanadských boreálních lesích, kde vlci reagují pozitivně na lesní těžbu, kdy se právě na takzvaných „cutblocks“, které tímto procesem vznikají, vyskytuje více kořisti a vlci si toto prostředí rádi vybírají a často je upřednostňují před jiným prostředím. Vliv působení člověka na lesy může mít tedy i pozitivní vliv na prostředí. (Muhly a spol., 2019).

4.4 Fylogenetické rozložení vlka v Evropě

V současné době máme díky možnosti propojení studovaných jednotlivých částí území napříč Evropou dostatek podkladů pro vytvoření mapového schématu výskytu vlka podle genetické příbuznosti na základě analýzy mitochondriální DNA. Ta poté může pomoci s určením původu jedince. Rozbořením jeho DNA jsme tak schopni zjistit, odkud se do aktuálního místa, kde se nachází, přesunul (Pilot a spol., 2010).

Mapa (viz. Obr. č. 2) zobrazuje aktuální výskyt vlka v Evropě. V místech, kde je území vyznačeno červeně, se vlk nachází s permanentním výskytem, v místech označených modře se vlk nachází sporadicky a v místech označených šedě byl výskyt vlka zaznamenán, nicméně nebyl pravidelný a často se mohlo jednat o dispergující jedince (IUCN ©2018).



Obr. 3: Mapa výskytu vlka v Evropě (IUCN ©2018)

5 Důležitost vlka v krajině

Vlk, jako šelma hraje v přírodě důležitou roli. Má významný vliv na krajinu, ve které se nachází, a na stabilitu a strukturu zdejších ekosystémů. Přítomnost vlka v krajině má též pozitivní vliv na kaskádový efekt v přírodě z hlediska regulace vztahu kopytníků a rostlin. Když z krajiny před dvěma stoletími téměř vymizely velké šelmy, a tedy hlavní predátoři, které regulovaly stavy spárkaté zvěře, té se velice rychle začalo díky absenci predátora v jejich prostředí dařit a dokázala se tak přemnožit natolik, že začala negativně ovlivňovat floru a tím narušovat stabilitu ekosystémů kolem sebe. Proto, jak již bylo zmíněno v kapitole „Disperze a její důležitost“, je přítomnost vlka a dalších velkých šelem v přírodě velmi důležitá (Randi a spol., 2011).

Vliv má tato šelma též i na denzitu malých predátorů (Randi a spol., 2011). Kromě toho, že výskyt vlka přímo ovlivňuje vzorce chování a početnost populace jeho kořisti, a především pomáhá udržovat zdravou populaci, kdy udržuje především zdravou věkovou sociální strukturu, velký vliv má i jeho zanechávání zbytků ze své kořisti, která poslouží dalším druhům zvířat a organismů a tím pomáhá k cyklu živin v ekosystémech. Nicméně díky svému vlivu na prostředí má velký přínos i s příležitostmi pro vědecký výzkum. (Daniel a spol., 2010).

6 Disperze vlka

Disperzní chování je pro vlka nedílnou součástí jeho života. Nejčastější doba rozptylu u jedince vlka je v jeho mládí, kdy dospívá. Není to však pravidlem a často je možné se setkat i se starším dispergujícím vlkem (Mech a spol., 2017), u mláďat, která ještě nedospěla do pohlavní zralosti, disperze většinou neprobíhá. Nicméně nemusí být nutně disperze pouze samostatná, může probíhat i v rámci součásti smečky. Nejčastěji pozorované disperze vlka probíhají během pozdního podzimu, dále v zimě a na jaře (Morales-González a spol., 2021). Zároveň se liší doba, kdy dispergují samice a samci. U samců se disperzní věk průměrně pohybuje kolem 28.7 měsíce života, zatímco u samic je disperzní stáří o něco větší, kdy samice započínají disperzi v průměru kolem 38,4 měsíce. Zároveň se ukazuje, že je u pohlaví určitý rozdíl ve vzdálenosti disperze (Boyd a spol., 1999). Vlk je nicméně velmi variabilní zvíře, které je schopno se adaptovat na podmínky prostředí (Morales-González a spol., 2021), to nicméně dokazují i průměrné disperzní vzdálenosti z různých částí světa.

To, jakým způsobem, nebo zda disperze proběhne, závisí na třech fázích, které jsou důležité pro behaviorální rozhodnutí. Jedinec musí emigrovat ze svého rodného teritoria, putuje přes neznámé oblasti do nového prostředí, kde následně probíhá poslední fáze procesu disperze je nalezení místa pro usazení a samotné usazení (Morales-González a spol., 2021). Důvodů, proč vlk disperguje a kolonizuje nová místa, je hned několik. V případě vlka se ukazuje, že k rozptylu a ke kolonizaci nového prostředí dochází především, pokud je populace malá a začne ji sužovat efekt hrdla láhve. To se může především stát, pokud byla populace založena malým počtem kolonistů a chybí zde genetická variabilita. V tu chvíli, kdy se tento jen začne dít, hrozí, že pokud se tato populace urychleně nerozšíří, hrozí její bezprostřední extinkce. Bylo zjištěno, že například u Skandinávské populace vlků, kdy dochází ke sporadickému, ale opakujícímu se přesunu, přispělo toto chování k vyšší heterozygotnosti a zároveň ke zvětšování zdejší populace (Randi, 2011). V posledních letech se navíc ukazuje, že vyšší míra disperze převládá u teritoriálních druhů, které mají malou denzitu populace (Kojola a spol., 2006).

Rozptyl má vliv i na fitness jedince, jak již bylo zmíněno. Vlk se tedy může pro disperzi rozhodnout na základě toho, zda se mu investice energie do přesunu vyplatí a zvýší si tím vlastní fitness (Michler a spol., 2011). Nicméně dalším neméně důležitým faktorem v rozhodování je i dostatek potravních zdrojů, či hledání vhodného habitatu s

vhodným prostředím, za předpokladu, že se nachází na místě, kde je denzita vlků malá (Wabakken a spol., 2010).

Pro severské země Švédsko a Norsko je nejbližší a nejdůležitější populace ve Finsku, vzhledem k izolovanosti zdejší populace. Pro Finskou populaci je naopak důležitým prvkem víceméně souvislé propojení se severozápadní Ruskou populací, které společně čítají kolem 3600 jedinců. Společně pokrývají Estonsko, Lotyšsko, Litvu, Polsko a Rusko (Åkesson a spol., 2021).

Důležitým faktorem při disperzi je především konektivita prostředí. Vzhledem k rozložení populací vlka v Evropě jedna z důležitých částí takzvaná fylogeografická „křižovatka“, za kterou je považována střední Evropa (Åkesson a spol., 2021).

6.1 Rychlost a vzdálenost disperze/ doba disperze vlka

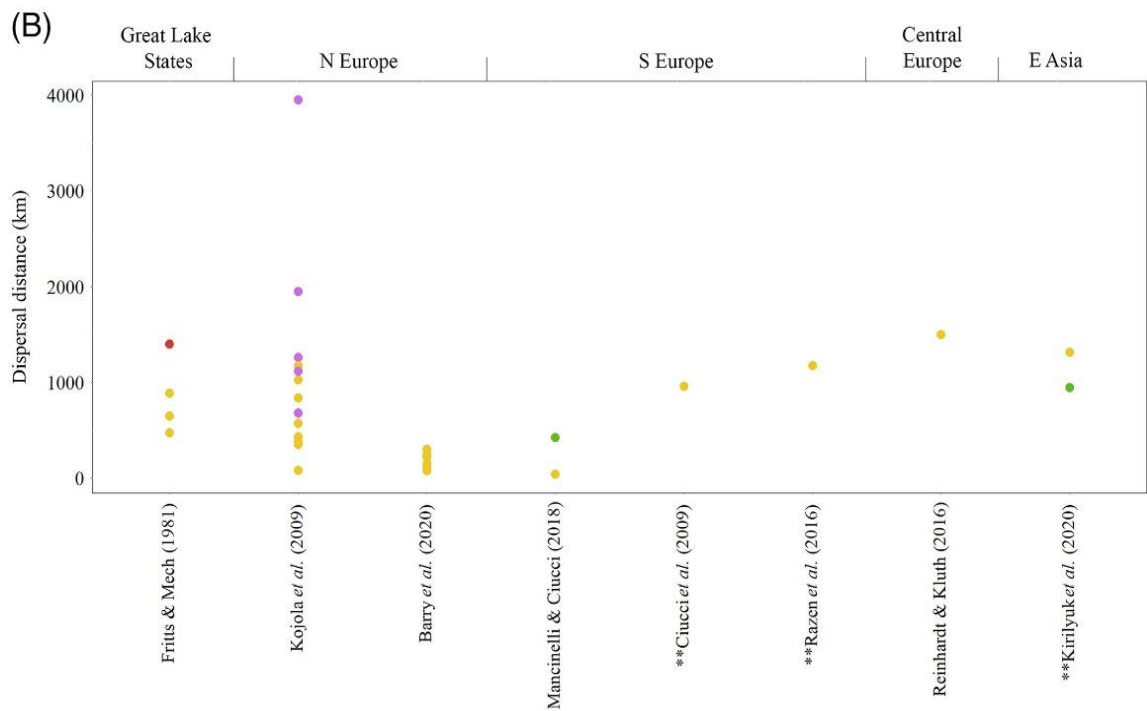
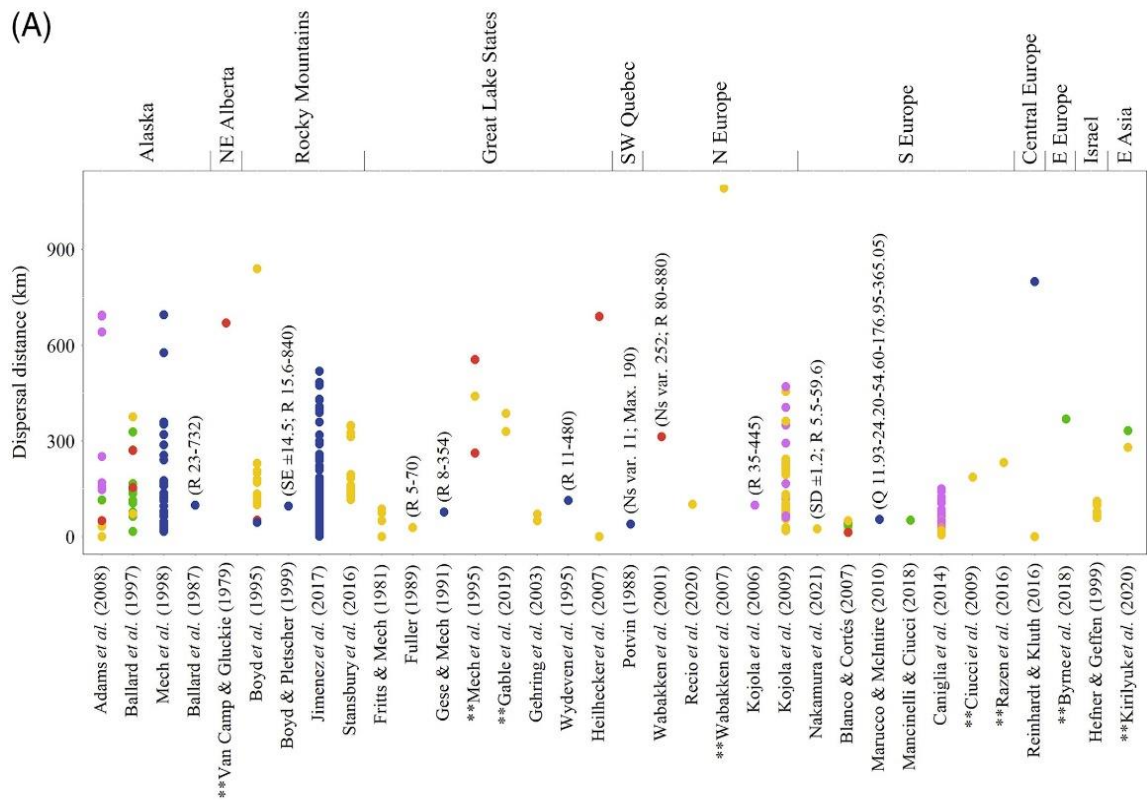
Vzdálenost disperze se u vlka často velmi různí. Jedinci jsou schopni urazit velké vzdálenosti ze svého rodného teritoria, které mohou čítat i přes 800 km vzdušnou čarou. V extrémních případech pak může vzdálenost disperze dosahovat až 886 km (Boitani, 2000). Nicméně tyto vzdálenosti nebývají jiné ani u dalších zástupců z čeledi psovitých (Canidae). Pro svou schopnost dispergovat na velké vzdálenosti je též známá například liška polární (*Alopex lagopus*), které bylo naměřeno uražených 1,530 km vzdušnou čarou (Wabakken a spol., 2007). Vzdálenost, kterou vlci urazí, záleží také na zeměpisné poloze, ve které se nachází. Průměrná disperzní vzdálenost v severní Americe se pohybuje od 8 km do 354 km. V severní Americe ve státě Montana se disperzní dálka pohybuje kolem 600 km, což je mnohem více, než se udává pro celou severní Ameriku. Nicméně je to způsobeno také krajinou, po které se vlci pohybují. Rozdíly ve vzdálenostech se též liší v závislosti na pohlaví. Samice zde dispergují na dálku pohybující se přibližně okolo 78 km, u samců se dálka pohybuje přibližně okolo 113 km. Tyto vzdálenosti však nemusí být pravidlem, a to dokazuje právě případ tamější dispergující vlčice, která urazila vzdálenost 840 km (Boyd a spol., 1999). Evropské populace ovšem dosahují odlišné vzdálenosti. Ve většině případů se odhaduje průměrná vzdálenost na 800 km. Jsou však známy i případy, kdy vlk urazil přes 1000 km (Wabakken a spol., 2007). Například v Itálii byl v roce 2005 pozorován dispergující jedinec, kterému byla naměřena jeho disperzní vzdálenost přes více než 1300 km (Boitani, 2018).

Nejen terén však ovlivňuje cestujícího jedince. Mezi další faktory ovlivňující přesun, patří disturbance zapříčiněná jak člověkem, tak mozaikovitostí krajiny a její průchodností, tak i dostatek či nedostatek potravních zdrojů. Při disperzi je též důležité rozložení populací a poloha, kde se vlk nachází (Boitani, 2000). S tím je také spojeno, jak daleko se nachází nejbližší možné vhodné prostředí a jaká je v okolí vlčí denzita (Boyd a spol., 1999). Z tohoto důvodu se od sebe může různit vzdálenost, na kterou jedinci dispergují (Boitani, 2000).

Dálka, kterou jedinec urazí se často velmi různí od dalších svého druhu. Tato vzdálenost se zároveň váže na několik faktorů. A tím je jak věk, tak velikost struktury, dostatek potravy a prostředí, ve kterém se nachází. (Morales-González a spol., 2021)

Vzdálenost opakovaných disperzí vlka se u mladých jedinců často liší. U dospělých bylo zjištěno, že se jejich vzdálenosti přesunů ustálily a vzdálenost, na kterou dispergují, se již opakuje ve stejně dlouhých intervalech. Zároveň bylo prokázáno, že vzdálenost, kterou vlk urazí, souvisí s hustotou populace. Pokud je hustota střední, je míra rozptylu menší než u populací v extrémech, jak příliš malé, tak příliš vysoké denzity. (Morales-González a spol., 2021)

Jak jsem zmiňovala výše, vzdálenost disperze je rozdílná v závislosti na oblasti, ze které vlci pochází. Data níže ukazují odlišnou vzdálenost disperze, kterou vlci ročně urazili v různých částech areálu. Z grafu je zřejmé, že největší vzdálenosti, které byly v rámci disperze naměřeny pochází z centrální Evropy, severní Evropy a z amerických Rocky mountains (Morales-González a spol., 2021).



Obr. 4: Graf znázornující ураžené vzdálenosti v jednotlivých státech (Morales-González a spol., 2021)

7 Monitoring a metody monitoringu

Monitoring živočichů je jedním ze základních kamenů pro jakýkoliv výzkum, rozhodování o managementu prostředí, ve kterém se druhy nachází (ten nelze provádět bez znalosti chování druhu), jakoukoliv manipulaci se živočichem a ochránářské programy. Není divu, že největší množství dat z monitoringu máme o ptácích a motýlech, díky jejich zajímavosti. Díky monitoringu jsme schopni najít závislost mezi jednotlivými zájmy ekologickými, biologickými a koexistenci s člověkem (Prosekov a spol., 2020). Pro jakýkoliv výzkum je potřeba velké množství dat a dostatečná znalost problematiky daného druhu a jeho prostředí abychom druh a společně s ním jeho prostředí mohli chránit (Prosekov a spol., 2020).

Metodologie monitoringu je celosvětově velmi různorodá. Každá metoda je využívána podle toho, zda se jedná o malé nebo velké zvíře. Celkově by se daly rozdělit typy monitoringu na několika skupin. Aktivní pozorování, kdy se využívá především odchyt jedinců, pasivní pozorování, sledování činnosti lovců v rámci počítání ulovené zvěře, či pozorování pobytových znaků jedinců, vzdálené sledování, které je primárně založeno na sběru dat pomocí fotopastí, a monitoring pomocí dotazníků. (Prosekov a spol., 2020)

K monitoringu se tedy mohou využívat dotazníky a průzkumy například u veřejnosti, či myslivců, které se využívají především pro monitoring velkých a středně velkých zvířat. U těch je dále využívána metoda sbírání a pozorování pobytových znaků, kterými mohou být například počet exkrementů, stopy po drápech nebo počítání počtu nor. Jednou z dalších metod pro velká a středně velká zvířata je odchyt živých jedinců do pastí, klecí či sítí. Typickou metodou pro velká zvířata je monitoring pomocí leteckého průzkumu, při něm pořizování fotografií, či videí anebo pouze počítání. Další možné metody pozorování zvířat jsou pozorování stop ve sněhu, či odběr vzorků, nebo značení jedinců (nejčastěji ptáci, ale je možné značení i u jiných zvířat). Poslední metodu je možné provádět u většiny zvířat, ptáků, a dokonce i hmyzu, a to tím je vzdálené sledování jedinců za pomoci speciálního vybavení jako mohou být GPS senzory, akustické senzory nebo fotopasti (Prosekov a spol., 2020).

Pro to, aby byly výsledky více akurátní, se často využívá hybridní model monitoringu. Například se může jednat o pozorování jedinců v přírodě, který je zároveň podložen například dotazníky a průzkumy. Nicméně i přes dnešní značně lepší podmínky pro

monitoring, kdy je možné využívání moderních technologií a přesnějších metod, je stále důležité do budoucna zlepšit přesnost jejich detekce a identifikace jedinců. (Prošek a spol., 2020)

7.1 Monitoring vlka

Začátky monitoringu vlka byly značně složité. Kvůli absenci GPS zařízení v minulém století probíhal monitoring především pomocí sledování stop ve sněhu, především ve Skandinávských zemích, kde se tímto způsobem monitoroval vlk od roku 1978. Od roku 1998 se monitoring značně zjednodušil. Stopování vystřídala telemetrie a analýzy DNA, které přinesly mnoho výhod především při zjišťování, odkud jedinec původně pocházel (Åkesson a spol., 2021).

Každá z výše zmíněných metod má své výhody, ale také nevýhody a limitace, kdy je možné je využít. U vlků se primárně využívají především metody přímého pozorování, individuální značení, trasování pomocí obojků s GPS a sledování stop ve sněhu (Randi, 2011).

Problém u těchto metod ale nastává, pokud je zapotřebí, aby se monitoring prováděl za přítomnosti člověka (viz. sledování stop a přímé pozorování). To se samozřejmě snáze aplikuje, pokud areál, ve kterém se vlk pohybuje, není příliš velký. Jak ale již víme, vlk je během svého života v pohybu a disperguje do krajiny, která může být vzdálená stovky kilometrů od původního stanoviště. Tady síly člověka na udržení kroku s šelmou nestačí a musí se zvolit jiná metoda, za pomoci, které se monitoring může uskutečnit.

I v dnešní době je však značný nedostatek dat pro detailnější porozumění genetického toku, a tedy i disperzi v rámci populací samotných, ale i mezi jednotlivými populacemi napříč Evropou, ale i Asií a zeměmi které nepatří k Evropské unii (Hendrikson a spol., 2016).

Jak ve své studii zmiňuje Hendrikson (2016), často je monitoring vlka založen na sběru vzorků z jichž mrtvých jedinců. Nicméně to jsou zvířata, u kterých neznáme jejich život, postavení v populaci a jeho chování. To jsou aspekty, které z mrtvých jedinců nelze vypožorovat i přes to, že jsou pro spoustu dalších studií důležité. Je však těžké stanovit, která metoda studie je nejlepší v rámci ceny a kvality dat z ní získaných, protože přeci

jen je pro každou studii lepší jiná možná metoda, a tudíž nelze stanovit pouze jednu (Hendrikson a spol., 2016).

7.1.1 Obojek s GPS lokátorem

Další možností, která nabízí, jak vlka vzdáleně sledovat, je monitoring pomocí GPS obojku. Ten je v tomto případě velmi užitečný a v dnešní době hojně využívaný.

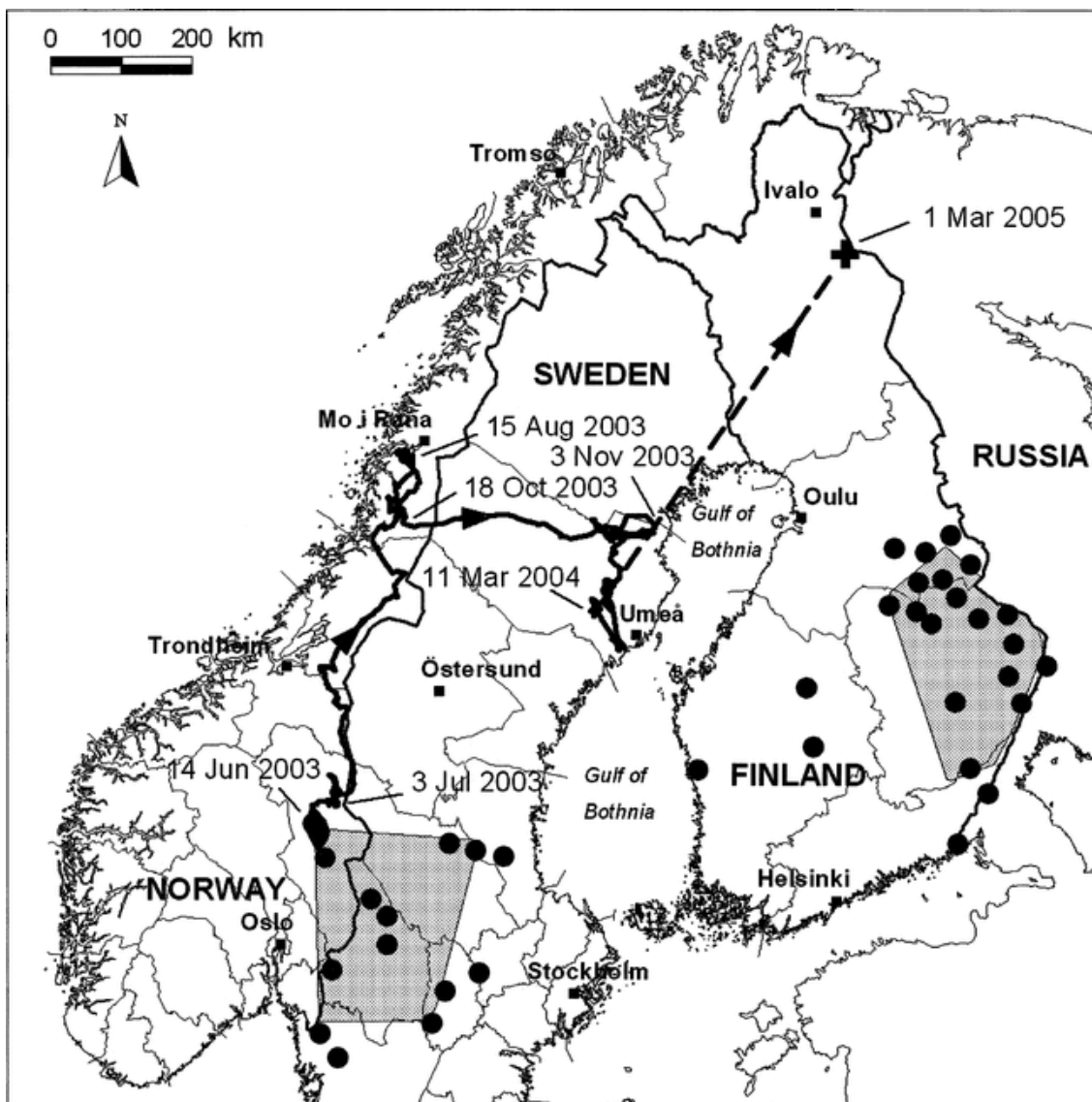
Mimo to, že jsou obojky drahou záležitostí, jejich životnost se pohybuje okolo tří let. Na vině je zde především nutnost baterie, která je sama o sobě dost těžká, tudíž se využívají baterie, které sice tolik neváží, ale jsou limitovány kratší životností. Životnost obojku však není jediný problém, který s sebou využívání GPS obojku nese. **Může se také stát, že při opětovném odebrání obojku zjistíme, že se kvůli technické chybě přestala nahrávat data, nebo že se obojek rozbil úplně** (Wildlife ACT ©2022).

Jedním z příkladů, kdy byl obojek s GPS lokátorem využit, mohu ukázat na následujícím případě Vlčice 0301. Pro tuto vlčici byl použit obojek s GPS lokátorem o hmotnosti 675 g. Celková pozorovací doba trvala od 14.června 2003 do 11.března 2004, kdy obojek selhal z důvodu vybité baterie. Vlčice byla o rok později mapována o 613 km dále vzdušnou čarou v severovýchodním Finsku nedaleko hranic s Ruskem (Wabakken a spol., 2007). Samice byla odchycena 6.prosince 2002, kdy byla ve věku 7 měsíců a vážila 30,5kg. Nebyla však jediná držitelka obojku. Spolu s ní byli označeni i její 3 sourozenci. Jeden z těchto vlků se vzdálil od svého rodného místa 233 km na východ do Švédska, kde byl zabit v prosinci roku 2003 (Wabakken a spol., 2007).

Níže jsou zobrazeny parametry disperze vlčice 0301 (viz. Tab. 1), která dispergovala téměř přes celý Skandinávský poloostrov (viz. Obr. 5).

Dispersal	Period (2003-2004)	D (n)	Straight-line distance (km)	Travel rate (km/d)	Travel speed (km/4 hr)			Travel speed (km/1 hr)		
					\bar{x}	SD	n	\bar{x}	SD	n
Nondirectional	14 Jun - 3 Jul	19	35	1,8	2,9	4,3	62	0,9	2	209
Directional	3 Jul - 15 Aug	42,5	498	11,7	3,9	4,4	120	1,5	1,5	115
Nondirectional	15 Aug - 18 Oct	64,5	95	1,5	1,7	2	169			
Directional	18 Oct - 3 Nov	16	340	21,2	3,5	5,2	45			
Nondirectional	3 Nov - 11 Mar	129	124	1	1,8	2,3	368	1	1	238
Total	14 Jun - 11 Mar	271	486	1,8	2,3	3,2	764	1,4	1,4	562

Tab. 1: Uražená vzdálenost vlčice 0301 v km (Wabakken a spol., 2007)



Obr. 5: Mapové zobrazení trasy vlčice s GPS obojkem (Wabakken a spol., 2007)

7.2 Prostorově explicitní populační modely a populační dynamika

Dřívější modely, které měly předvídat následky disperzí byly příliš jednoduché a v poslední době se ukazuje, že je celá problematika a její konsekvence o mnoho komplexnější, než bylo dodnes předpokládáno a stále nejsou známy všechny zákonitosti s rozptylem spojené, tudíž nelze považovat modely za zcela přesné. Některé z otázek, které modely neobsahují, ve své práci Hanski (2004) zmiňuje a souvisí například s mírou ovlivněnosti jedince, při jakých podmínkách již opustí prostředí, ve kterém se nachází a dále fakt, že důvodů k odchodu může být mnoho a nemůžeme přímo předpokládat, jakým

způsobem to ovlivní prostředí, ze kterého byl učiněn odchod. Souhrnně musí být očekávaná zpětná vazba prostředí, které nelze zcela určit. (Hanski a spol., 2004).

Proto se dále vyvíjí modely, které jsou schopné do určité míry předurčit změny. Mezi takové patří prostorově explicitní populační modely, anglicky „Spatially explicit population models“, to jsou modely, které kombinují využití prostorové rozložení krajinných prvků a zároveň polohu populací. Díky této kombinaci vzniká skvělý nástroj, který je velice užitečný pro určování možných změn v populační dynamice v závislosti na změnách v krajině (Dunning a spol., 1995).

8 Teritorialita, velikost teritorií a disperze

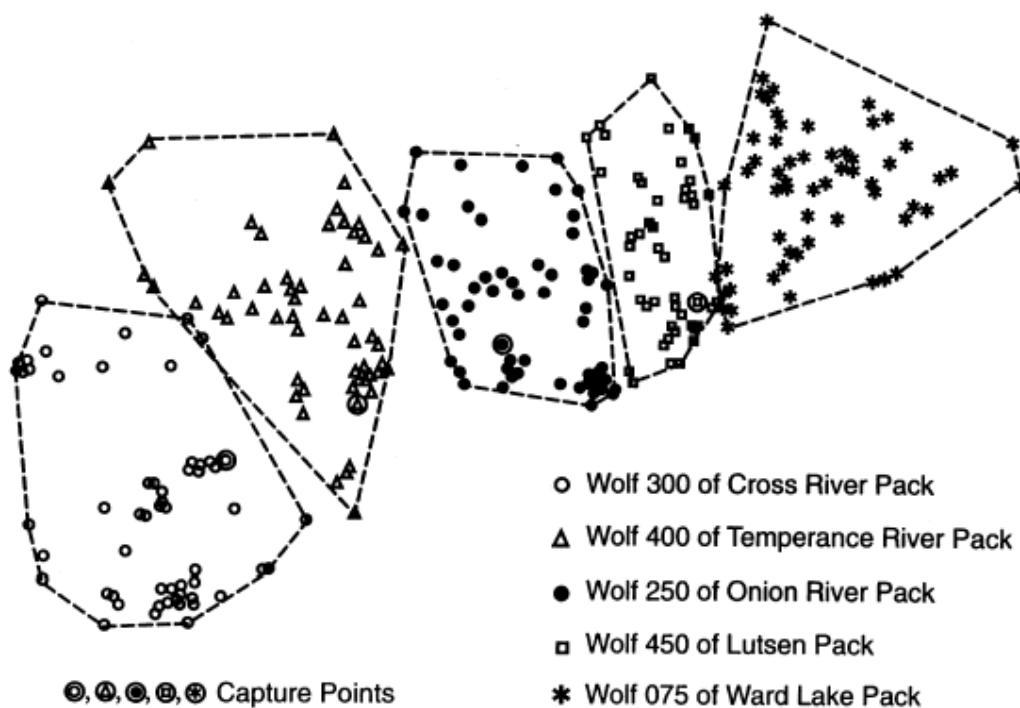
Vzdálenost se stejně jako velikost teritorií liší podle toho, z jaké části areálu druhu vlk pochází, liší se tedy kontinentálně. V Severní Americe čítá velikost teritorií od 80 km² do 2500 km², zatímco v Evropě je teritoriální území většinou od 100 km² do 500 km² (Boitani, 2000). Velikost území teritoria často souvisí s nabídkou prostředí. Vlci se často vyhýbají otevřeným plochám a preferují spíše lesy, především listnaté, smíšené a narušené lesy, které jsou spojeny s ideálním prostředím pro losy (Kittle a spol., 2015).

Své teritorium si vlci udržují především varovnými signály, jako jsou pachové stopy a vytí, a agresí mezi smečkami. Nicméně se vlci snaží nepříjemným střetům spíše vyhýbat a zůstávají na úrovni varovných signálů. Vlci se střetům snaží spíše vyhýbat, a proto se snaží spíše vyhýbat hranicím mezi teritorií. Tato volná plocha čítá přibližně 2 km vzdálenosti od nejbližšího teritoria (Lewis a spol., 1995).

Na obrázku níže lze vidět celkově 5 teritorií vlků ze severovýchodní Minnesoty. V této oblasti se velikost teritorií často různí a pohybuje se od 125 do 310 km². Zároveň je zde možné spatřit určité hranice mezi teritorií, které ve většině případů nebyly překročeny. Překročeny byly pouze dvakrát, a to při narušení teritoria smečky „Temperance River Pack“ jedincem z teritoria „Cross River Pack“ a podruhé, kdy byla hranice teritoria smečky „Lutsen Pack“ překročena jedincem ze smečky „Ward Lake Pack“ (Lewis a spol., 1995).

Důležitost disperze, která je pro vlka krucální, vzhledem k náročnosti vlků na jejich teritorium. Velké problémy mohou nastat, pokud jsou populace izolované a jedinci nejsou schopni dispergovat ze svých rodných teritorií příliš daleko. Problém, který tu díky izolovanosti prostředí vzniká, může vést k inbrední depresi a ztrátě genetické variability. Příkladem situace, ke které tímto způsobem dochází, je právě izolovaná populace *Canis lupus* na Skandinávském poloostrově, která byla založena třemi vlky, kteří v minulém století dispergovali pravděpodobně z Finsko-ruské populace, a kde navíc dochází ke geografické bariéře a zároveň se nejbližší možná populace pro výměnu genetické informace nachází v Rusku (Kojola a spol., 2009).

V rámci disperze do prostředí, je důležitou součástí pro výběr území také dostatek potravních zdrojů. Ve studii týmu vědců O'Neila (2019), porovnávali výběr způsobu rozmístění vlka v krajině. Porovnávaly se základní distribuce výběru stanovišť „idea-free distribution“ (IFD), „ideal-dominant distribution (IDD) a „ideal-preemptive distribution (IPD). IFD, v anglickém plném znění „idea-free distribution“ je model, který předpokládá, jakým způsobem by se živočichové měli mezi dvěma zdroji potravy rozdělit, kde se předpokládá, že bude potrava rovnoměrně rozdělena (Fath,2019), zatímco u IDD se předpokládá, že na území bude o potravu sváděn boj a u IPD se předpokládá preventivní územní výběr. Bylo zjištěno, že způsob, který vlci ve smečkách upřednostňují, je právě IPD neboli preventivní územní výběr. (O'Neil a spol., 2019)



Obr. 6: Teritoria vlků ze severovýchodní Minnesoty (Lewis a spol., 1995)

9 Rizika disperze

9.1 Interakce vlka s člověkem

Jedním z hlavních faktorů dnešní doby zabraňující výměně genetické informace mezi populacemi vlka je člověk. Pro vlka je častým problémem vysoká intenzita dopravní infrastruktury a urbanizovaná, neustále se rozrůstající plocha, kterou zabírá člověk, který stojí nejčastěji za mortalitou způsobenou při střetu dispergujícího jedince. Člověk je tedy významným činitelem zabraňujícím ve výměně genů Skandinávské a Finské populaci (Kojola a spol., 2009). Nicméně je na některých místech těžké dokazovat, jak vlka člověk ovlivňuje, jelikož z některých oblastí není dostatek shromážděných dat. Nejméně dat o výskytu máme z jižní části centrální Evropy, oproti velkému množství shromážděného ze severní Evropy a severní Ameriky (Ciucci a spol., 2009).

V jedné studii z Polska (Gulaet a spol., 2009) se ovšem této problematice tým vědců věnoval a podle výsledků jejich práce se zdálo, že pro vlka nebyla zastavěná obydlená plocha a komunikace problém při jeho přesunu. Navíc podle dat jsou podle studie vlci v Bieszczadském pohoří navyklí na lidskou přítomnost a byli schopni se přizpůsobit antropogenním disturbancím. Vlci jsou tedy schopni se podle této studie určitým způsobem přizpůsobit člověku a neměla by jim ani zastavěná a dopravou frekventovaná oblast dělat při přesunu krajinou příliš velké problémy (Gulaet a spol., 2009).

Nicméně jsou závěry z této práce značně spekulativní. Součástí většiny vědeckých publikací bývá kladen důraz právě na interagování s urbanizovanou plochou a střety vlků na silničních komunikacích. Jako jedem z hlavních důvodů mortality alpské populace bývají udávány právě střety vlka s vlaky, či automobily. V Německu je dokonce mortalita vlka až v 70 % případů způsobena na komunikacích (Boitani, 2018).

9.2 Lov vlka

Do dnešní doby je v některých státech povolený lov vlka. I v oblastech, kde lov vlka povolený není, často v důsledku jeho ochrany, probíhá ilegální způsob lovu. Často docházelo i k případům, kdy byli vlci otráveni. To může značně ovlivnit dispergující jedince, kteří cestují přes jejich území. Takovými státy, kde byl nahlášen ilegální lov, či otrava jedem, jsou například u alpské a iberské populace vlků, v Itálii, na Balkáně a v Karpatech (Boitani, 2018). Nejhuře nelegální lov vlka ovlivňuje populaci Sierra

Morgana, kde už tak malá populace strádá svou izolovaností. Je tedy možné, že bude fatálním faktorem pro její extinkci (Hindrikson a spol., 2016).

Bylo dokázáno, že vlka a funkci ekosystémů lov nepříznivě ovlivňuje a nadměrný lov může mít významné dopady i na tok genů v populaci. Nicméně znalost toho, jak moc vlka lov ovlivňuje je stále nedostatečný a nejsou známy detailnější podrobnosti, které by mohly být využity v jeho ochraně (Hindrikson a kol., 2016).

9.3 Izolované populace

Začátkem 80. let na Skandinávském poloostrově došlo k rekolonizaci vlkem. V těchto místech na Skandinávském poloostrově (resp. Norsko a Švédsko) roku 2021 čítala populace celkem 450 jedinců. Hlavním problémem je ale jeho izolovanost. Finská populace, která je potenciálně nejlepším a nejbližším zdrojem pro výměnu genů se nachází 350 km daleko od skandinávské (Åkesson a spol., 2021). Vlk je známý pro svou schopnost migrovat na velké dálky dokonce přes 1000 km a tato vzdálenost pro něj není takřka významná (Wabakken a spol., 2007). Problematika, která tu však vzniká, je právě vliv člověka, který může z velké části za jeho mortalitu při jeho přesunu z domovského teritoria. V nedávných studiích se také začalo ukazovat, že se snížila efektivní velikost populace ve Finsku, za kterou nejspíše může zhoršená konektivita mezi Ruskem a Finskem. Ta může přímo ovlivnit existenci Skandinávské populace (Åkesson a spol., 2021).

Jednou ze zaniklých populací je populace Sierra Morana. Zdejší populace vlka byla již po 30 let chráněna zákonem z důvodu její postupné extinkce. Nacházela se v jižním Španělsku a byla populací izolovanou. Nicméně i přes legislativní ochranu se populace stále zmenšovala a podle aktuálních dat z IUCN je oficiálně považována za zaniklou. Příčinou byl nejspíše nelegální lov (Hindrikson a spol., 2016).

9.4 Stres

Některé z disperzí vlka nemusí být vždy dobrovolné. Vlci mohou být nuceni k disperzi potravní dostupností, možnostmi prostředí, disturbancemi a často i sociální agresí (Boyd a spol., 1999). Může také nastat situace, kdy je vlk vyhnán svou smečkou. V tu chvíli je

jedinec nutný se přesunout mimo teritorium jeho bývalé rodiny a musí si najít vlastní teritorium, kde se usadí. To může ovšem způsobit nadměrný stres a v kombinaci s dalšími faktory, jako je nedostatek potravy, ho tento přesun může stát život. (Łukomska a spol., 2021).

Takový případ se podle polské studie odehrál na začátku května roku 2020, kdy byl v lesní části města Turek pozorován zvláště se chovající jedinec. Po čtyřech dnech byl nalezen mrtvý a byl podroben vyšetření a pitvě. Na základě výsledků bylo zjištěno znatelné poškození plic, který byl následkem působení bakterií *Streptococcus* a *Enterococcus*, které zavinily jeho smrt. Vzhledem k okolnostem a jeho stavu bylo tedy popsáno, že jeho smrt zapříčinil právě nadměrný stres způsobený nedobrovolným odchodem ze smečky v kombinaci s podvýživou, které daly dohromady příznivé podmínky bakteriím, což bylo pro vlka fatálním (Łukomska a spol., 2021).

10 Hybridizace

I přes to, že v rámci historie domestikace psa došlo k jistému oddálení z hlediska genetické podobnosti psa a vlka, kdy u psa došlo k poměrně velkým genetickým změnám, je dokázáno a dokonce evidováno, že jsou tyto druhy schopny se i přes tyto okolnosti úspěšně křížit. Takové případy křížení mezi vlkem a psem byly pozorovány jak v Severní Americe, tak v Evropě. Nicméně je jejich přesun a difúze málo prozkoumaná a biologické důsledky jejich vlivu na genetiku jsou v různých případech kontroverzní a prozatím neexistuje žádné legislativní nařízení, které by se zabíralo jejich regulací (Randi, 2011).

Panuje ovšem názor, že by tyto jedinci měli být odchytávání z přírody. Pro to, aby se ale tento problém začal řešit je stále nedostatečně málo podkladů. Nicméně jedním z možných příkladů, kdy hybridizace vlka s jinými druhy ovlivnila jeho variabilitu existuje. Takový příklad je podáván právě v případě vlka rudohnědého (*Canis rufus*), kdy právě díky hybridizaci s kojotem se ztrácí genetická variabilita a populace je tímto jevem kriticky ohrožená (Hindrikson a kol., 2016).

11 Diskuse

Vlk je velmi mobilní šelma, jejíž teritorium může zabírat velké plochy a která je schopná dispergovat na velké vzdálenosti.

Historicky byla šelma redukována především lovem, který je nicméně limitující a často existenčně ohrožující i dnes. Stavby vlka se nicméně v posledních letech významně zlepšili a šelma stále expanduje do Evropy. Důležitá je nyní především její ochrana.

Pro disperzi vlka je důležitá konektivita prostředí, která je za poslední století velmi silně narušována. Velmi kontroverzním tématem, co se názorů a dat týká, je limitace vlka v krajině vlivem urbanizace a s ní spojené zástavy a oplocování stále větších ploch a zároveň výstavba komunikací, které jsou dle spousty názorů zásadním rizikem při přesunu vlka po krajině, obzvláště pak dlouhé disperzní cesty, které mohou čítat více jak 1000 km. Nicméně se této problematice věnovala studie z Polska (Gulaet a spol., 2009), která tvrdí, že je vlk schopný se přizpůsobit změnám v prostředí, které člověk vytváří a nedělá mu problém se po takto změněné krajině pohybovat, dokonce i přes osídlené části. Tuto studii nicméně dokládá i spousta studií, která využila k výzkumu trasování vlka pomocí GPS obojků, kdy je doložena disperze zahrnující přesun na poměrně velké dálky. Jako příklad bych zmínila dvouletou samici vlka, která byla odchycena na Slovinsku 17. července 2011, jejíž disperze (započata 20. prosince 2011) pokrývala velkou část Rakouska a část Italských Alp. Během své disperze překročila jak přírodní bariéry (přehradu, řeky a horské hřebeny), tak bariéry antropogenního původu (dálnice, zemědělské plochy, urbanizované plochy a zemědělské oblasti) viz. Obr. 7 (Ražen a spol., 2016). To tedy dokazuje, že je vlk schopen tyto překážky překonávat.



Obr. 7: Trasa disperze Slovinské vlčice (Ražen a spol., 2016)

Nicméně se ročně hlásí určité procento úmrtí vlků. Riziko v souvislosti s touto problematikou podle dostupných studií však existenčně vlka neohrožuje. Jak zmiňuje studie z Itálie (Lovari a spol., 2006), příčinou úmrtí vlků na silnicích může být také zdravotní stav jedince.

V Chorvatsku bylo v letech 1986 – 2001 zaznamenáno celkem 18 vlků z 92 nalezených mrtvých, jejich smrt zavinila dopravní nehoda. Z celkového počtu je to 19.6 % (Huber a spol., 2002). Data ze severovýchodní Minnesoty v USA z let 1979-1986 potvrdila z celkového počtu 71 pozorovaných vlků 69 % uhynulých vlků, z toho bylo 30.6 % zaviněných smrtí člověkem (pozn. autora: lov vlka nebylo započítáno) (Lovari a spol., 2006).

Ohrožení, jaké člověk pro vlka představuje, je velmi diskutabilní. Ačkoliv se najde jistě spousta případů, kdy je hrozba bagatelizována například v souvislosti s tvořením antropogenních bariér, dle dostupných dat si myslím, že procento, jakým člověk vlka ovlivňuje v přesunu krajinou není zrovna zanedbatelné a věřím, že pokud bude pokračovat zástavba krajiny a bude stále více narušována konektivita prostředí, pro vlka by mohl být tento fenomén potenciálně existenčně ohrožující.

Tento problém je však jistě řešitelný. Pokud by byly na základě dat získaných z monitoringu trasování pomocí GPS obojků zjištěny nejfrekventovanější trasy. Na

základě sumarizace těchto dat by se mohly vytvořit biokoridory, díky kterým by se vlk mohl snáze a se sníženým rizikem po krajině pohybovat.

Jedním z dalších aktuálních problémů je lov vlka. V posledních letech se legislativa na ochranu vlka sice značně zlepšila, nicméně ne ve všech státech Evropy, a i přes zakázaný lov ve spoustě států EU dále probíhá ilegální lov vlka. Ten by pro některé z menších populací mohl mít kruciólní význam v jejich existenci. Dokladem toho je populace Sierra Morana, která je již podle oficiální zprávy z IUCN vyhynulá.

V souvislosti tímto tématem jsou tedy hned dva problémy, které nejsou vždy zcela řešitelné. Ve státech, kde je vysoká denzita vlka, je lov stále legální, nicméně je to často ve státech, ze kterých by se mohl vlk dále šířit do Evropy. Dříve se mezi tyto země řadilo i Slovensko, to však roku 2021 lov vlka zakázalo a stal se tak plně chráněným živočichem. To by mohlo mít nyní pozitivní vliv především pro okolní země, a především Českou republiku, do které se vlk pomalu navrácí z okolních států.

Ačkoliv není možné ilegálnímu lovu zcela zabránit, je možnost, jak tuto aktivitu potlačit. K omezení mohou posloužit instalace fotopastí, zavádění lesních hlídek, vytváření chráněných oblastí, zároveň je důležitá osvěta veřejnosti, a především přísnější legislativa a s tím spojené navýšení pokut za nelegální odstřel (Conserve Energy Future ©2022)

12 Závěr

Vlk je v krajině nepostradatelnou součástí pro udržování rovnováhy ekosystémů, a proto je jeho opětovné rozšíření do jeho původního místa výskytu nepostradatelná. Zároveň disperze vlka zajišťuje tok genů v populacích i mezi nimi, to je důležitý faktor pro geneticky variabilní a zdravou populaci.

V historii vlka v Evropě docházelo ke značným výkyvům populací především díky lovu a působení člověka v krajině. Od 2. poloviny 20. století, kdy začaly první snahy o ochranu a znovuoobnovení populací vlka, se vlkům postupně začalo opět dařit a došlo k masivní expanzi této šelmy. Aktuálně se v Evropě nachází 9 populací, které neustále expandují. Do roku 2016 bylo v Evropě populací 10, které zahrnovaly populaci Sierra Morena ze Španělska, bohužel došlo v důsledku ilegálního lovu a izolovanosti populace k její extinkci.

Vlk je velmi variabilní tvor, který je schopný se adaptovat na prostředí, ve kterém se nachází. Od prostředí, ve kterém se pohybuje, se také odvíjí jeho průměrná disperzní vzdálenost, a proto se celosvětově velmi různí disperzní dálka. Vzdálenost rozptylu se může pohybovat od několika desítek kilometrů až do 1000 km, v extrémních případech i více než 1300 km.

V souvislosti s disperzí souvisí mnoho faktorů. V práci jsem popsala faktory, které s disperzím chováním souvisí, ať už jsou to sociální vztahy, denzita populace a s ním související fitness v rámci konkurence vnitrodruhové a mezidruhové, abiotické faktory jako disturbance, antropogenní vliv. Disperze samotná probíhá často u mladých jedinců, ale dispergují i starší vlci. V souvislosti s předvídaním pohybu a vlivu vlka v krajině mohou být využívány „explicitní populační modely“. S ohledem na spoustu zákonitostí a skrytých možností nejsou však zcela přesné, nicméně mohou být využívány v praxi pro předvídaní možných efektů na krajinu, či samotný druh.

Vliv na pohyb vlka po krajině určuje několik faktorů. Mezi ně patří právě ty geografické faktory v souvislosti s krajinou ve které se pohybují, jako jsou bariéry (například moře, či vysoké pohoří) znesnadňující či znemožňující jeho disperzi. Dalším faktorem je vzdálenost mezi populacemi, které by si navzájem zajistily dostatečnou genetickou diverzitu. Dalším faktorem jsou události, které se na území či v jejich populacích odehrály, jako jsou například historické extinkce v souvislosti s přírodními katastrofami,

vyhubení člověkem, či glaciální působení rozšiřujícího se ledovce. V rámci kombinace těchto faktorů docházelo také k izolování některých populací způsobující genetický drift, pokud došlo ke ztrátě části populace. To následně mohlo vést k efektu zakladatele a ke genetickému driftu.

V práci jsem zmínila možné metody monitoringu a především ty, kterými se může vlk v přírodě pozorovat. Nejčastější způsob monitoringu vlka, který byl dříve na bázi přímého pozorování a pozorování stop ve sněhu, byl v dnešní době nahrazen především trasováním pomocí obojku s GPS lokátorem a využívání fotopastí pro detekci vlka v krajině. Zároveň bylo velkým přínosem pro studii různorodosti a bohatosti genetické variability telemetrie a analýza DNA. V rámci monitoringu savců, a především vlků, se za poslední století výrazně zlepšily a zjednodušily jeho způsoby právě díky metodám, které zahrnují analýzu DNA a využití GPS přístrojů.

I disperze si s sebou ale nese určitá rizika, která mohou způsobit smrt dispergujícího jedince. Mezi hlavní faktory se řadí působení člověka v krajině, jako je například zástavba a komunikace, ale i lov ať už legální, či nelegální a nadměrný stres způsobený disperzí.

Ne všechny bariéry a rizika je možné v krajině zničit, nicméně značnou část antropogenních vlivů ovlivnit můžeme. Ať je to vytváření migračních koridorů, či úprava legislativy k zamezení nelegálního lovu.

Vlk má stále velký potenciál v Evropské krajině a je pro evropskou krajinu přínosem. Je však důležité, aby se zmenšily limitace v krajině.

Tato práce shrnuje parametry disperze vlka a faktory ovlivňující jeho ryzptyl a pohyb po krajině a proto věřím, že bude přínosem především v oblasti výzkumu a tato práce poslouží jako podklad pro jeho management a ochranu v krajině.

13 Zdroje

- Andersen, L. W., Harms, V., Caniglia, R., Czarnomska, S. D., Fabbri, E., Jędrzejewska, B., ... & Stronen, A. V. (2015). Long-distance dispersal of a wolf, *Canis lupus*, in northwestern Europe. *Mammal Research*, 60(2), 163-168.
- Boitani, L. (2018). *Canis lupus*. The IUCN Red List of Threatened Species
- Boyd, D. K., & Pletscher, D. H. (1999). *The Journal of Wildlife Management* , 63(4), 1094-1108
- Brandi, E. (2011). Genetics and conservation of wolves *Canis lupus* in Europe. *Mammal review*, 41, 99–111.
- Ciucci, P., Reggioni, W., Maiorano, L., & Boitani, L. (2009). Long-distance dispersal of a rescued wolf from the northern Apennines to the western Alps. *The Journal of Wildlife Management*, 73(8), 1300-1306.
- Clobert, J., Ims, R. A. & Rousset, F. (2004). Causes, Mechanisms and Consequences of Dispersal, Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations. academic Press, 307-335.
- Conserve Energy Future, ©2022. What is Poaching? (online), [cit. 2022.3.20], dostępne z: < <https://www.conserve-energy-future.com/causes-effects-solutions-poaching.php>>
- Dobson, F. (1998). Social Structure and Gene Dynamics in Mammals. *Journal of Mammalogy*. 79. 667-670. 10.2307/1383078.
- Dunning, J., Stewart, D., Danielson, B., Noon, B., Root, T., Lamberson, R. & Stevens, E. (1995). Spatially Explicit Population Models: Current Forms and Future Uses. *Ecological applications*, 5, 3-11.
- Fath, B. (2019). *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier Gezondheidszorg.
- Frame, P. (2004) *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*, edited by L. David Mech and Luigi Boitani. Arctic, 216.
- Fritts, S., Stephenson, R., Hayes, R., Boitani, L. (2003). *Wolves and Humans*. USGS Northern Prairie Wildlife Research Center, 289-316.

- Geffen, E., Anderson, M. J. & Wayne, R. K. (2004). Climate and habitat barriers to dispersal in the highly mobile grey wolf. *Molecular Ecology*, 13(8)
- Hindrikson, M., Männil, P., Ozolins, J., Krzywinski, A., Saarma, U., (2012). Bucking the trend in wolf-dog hybridization: first evidence from Europe of hybridization between female dogs and male wolves. *PLoS One* 7 (10)
- Hindrikson, M., Remm, J., Pilot, M., Godinho, R., Stronen, A.V., Baltrūnaitė, L., Czarnomska, S.D., Leonard, J.A., Randi, E., Nowak, 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. and Saarma, U. (2017), Wolf population genetics in Europe: a systematic review, meta-analysis and suggestions for conservation and management. *Biol Rev*, 92: 1601-1629.
- Huber, Đ., Kusak, J., Gužvica, G., Gomerčić, T. (2002). Causes of wolf mortality in Croatia during 1986-2001. *Veterinarski arhiv*, 72(3),131– 139.
- Hulva, P., Černá Bolfíková, B., Woznicová, V., Jindřichová, M., Benešová, M., Lovari, S., Sforzi, A., Scala, C. & Fico, R. (2007). Mortality parameters of the wolf in Italy: Does the wolf keep himself from the door?. *Journal of Zoology*, 272(2), 117-123
- International Wolf Center, ©2022: Slovakia bans wolf hunting. (online), [cit.2022.01.05], citováno z:< <https://wolf.org/headlines/slovakia-bans-wolf-hunting/>>
- Kaczensky, P., Linnell, J. D. C., Huber, D., Von Arx, Ma., Andren, H., Breitenmoser, U., & Boitani, L. (2021). Distribution of large carnivores in Europe 2012 - 2016: Distribution maps for Brown bear, Eurasian lynx, Grey wolf, and Wolverine. (online), [cit.2022.02.28], dostupné z: < <https://zenodo.org/record/5060137#.YkVUbc3P23C>>
- Kittle, A.M., Anderson, M., Avgar, T., Baker, J.A., Brown, G.S., Hagens, J., Iwachewski, E., Moffatt, S., Mosser, A., Patterson, B.R., Reid, D.E., Rodgers, A.R., Shuter, J., Street, G.M., Thompson, I.D., Vander Vennen, L.M. & Fryxell, J.M. (2015). Wolves adapt territory size, not pack size to local habitat quality. *Journal of Animal Ecology*, 84, 1177-1186
- Knížek, M., Modlinger, R. (2013). Živočišní škůdci v lesích Česka v roce 2012/2013. 12-18.

- Kojola, I., Kaartinen, S., Hakala, A., Heikkinen, S., & VOIPIO, H. M. (2009). Dispersal behavior and the connectivity between wolf populations in northern Europe. *The Journal of Wildlife Management*, 73(3), 309-313.
- Łukomska, A., Serwańska-Leja, K., Uzar, T., Perz, B., Paczkowski, G., Małek, E., Komosa, M. & Houszka, M. (2021). Hemorrhagic and Necrotizing Pleurisy as the Cause of Death of a Migrating Wolf. *Polish Journal of Environmental Studies*, 30 (6), 1-5.
- Lewis, M., White, K. A. J. & Murray, J. (1997). Analysis of a Model for Wolf Territories. *Journal of Mathematical Biology*, 35, 749-774
- Mech, L., Barber-Meyer, S., Blanco, J., Boitani, L., Carbyn, L., Delgiudice, G., ... & Thiel, Richard. (2017). An Unparalleled Opportunity for an Important Ecological Study. *BioScience*, 67(10), 875-876
- Michler, S., Nicolaus, M., Ubels, R., Velde, M., Komdeur, J., Both, Ch. & Tinbergen, J. (2011). Sex-specific effects of the local social environment on juvenile post-fledging dispersal in great tits. *Behavioral ecology and sociobiology*, 65, 1975-1986.
- Morales-Gonzalez, A., Fernandez-Gil, A., Quevedo, M. & Revilla, E. (2021). Patterns and determinants of dispersal in grey wolves (*Canis lupus*). *Biological Reviews*, 2-12.
- Muhly, T., Johnson, Ch., Hebblewhite, M., Neilson, E., Fortin, D., Fryxell, J., Latham, A., Latham, M., ... & Musiani, M. (2019). Functional response of wolves to human development across boreal North America. *Ecology and Evolution*, 9(1), 1-12
- Mysłajek, R. W., Nowak, S., Szewczyk, M., Niedźwiecka, N., Figura, M., Hájková, A., Sándor, A. D., Zyka, V., Romportl, D., Kutal, M., Find'ó, S., & 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.
- Pilot, M., Branicki, W., Jędrzejewski, W., Goszczyński, J., Jędrzejewska, B., Dykyy, I., Shkvyrya, M. & Tsingarska, E. (2010). Phylogeographic history of grey wolves in Europe. *BMC Evolutionary Biology*, 10:104, 1-9.
- Prosekov, A., Kuznetsov, A., Rada, A. & Ivanova, S. (2020). Methods for Monitoring Large Terrestrial Animals in the Wild. *Forests*, 11,808, 1-7.

Ražen, N., Brugnoli, A., Castagna, C., Groff, C., Kaczensky, P., Kljun, F., ... & Potočnik, H. (2016). Long-distance dispersal connects Dinaric-Balkan and Alpine grey wolf (*Canis lupus*) populations. *European journal of wildlife research*, 62(1), 137-142.

Ronquist, F. (1997). Dispersal-Vicariance Analysis: A New Approach to the Quantification of Historical Biogeography, *Systematic Biology*, 46(1), 195-203.

The Humane Society of the United States, ©2022. (online), [cit.2022.02.25], dostupné z: < <https://www.humanesociety.org/sites/default/files/docs/wolf-kill-stats.pdf> >

Tkadlec, E. (2008). Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací. Olomouc, Univerzita Palackého v Olomouci, 59-65

Vojtěchovská, M. ©2019-2022. Co je disperze druhů? (online), [cit.2022.01.23], dostupné z: < <https://zemepisec.cz/biogeografie/disperze/> >

Wabakken, P., Sand, H., Kojola, I., Zimmermann, B., Arnemo, J. M., Pedersen, H. C., & Liberg, O. (2007). Multistage, long-range natal dispersal by a global positioning system-collared Scandinavian wolf. *The Journal of Wildlife Management*, 71(5), 1631-1634.

Wildlife ACT, ©2022. GPS and VHF Tracking Collars used for Wildlife Monitoring. (online), [cit.2022.02.28], dostupné z: <https://wildlifeact.com/blog/gps-and-vhf-tracking-collars-used-for-wildlife-monitoring/>