

**Univerzita Karlova**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Magdalena Povejšilová**

**Vliv fragmentace krajiny na populace velkých šelem**

Impact of landscape fragmentation on large carnivore populations

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Pavel Hulva, Ph.D.

Praha, 2024

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala mému školiteli prof. RNDr. Pavlu Hulvovi, Ph.D. za vedení práce, cenné rady a připomínky. Dále děkuji své rodině a přátelům za veškerou podporu.

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 2. srpna 2024  
Magdalena Povejšilová

## **Abstrakt**

V antropocénu dochází k silné fragmentaci krajiny například v důsledku výstavby dopravní infrastruktury, sídel a rozvoje plošného zemědělství. Tento proces spočívá v postupném rozpadu souvislé krajiny a zmenšování vytvořených fragmentů. Jednotlivé fragmenty se stávají vzájemně izolovanějšími a ztrácejí integritu. Fragmentace krajiny má silný dopad na živočišné i rostlinné populace, a to jak na jejich rozšíření, tak na jejich životaschopnost. V této práci zpracovávám dostupnou literaturu týkající se fragmentace krajiny a problematiky malých populací. V práci uvádím, jaký vliv má rozdělení souvislé plochy krajiny na populace velkých šelem, konkrétně na populace vlka obecného (*Canis lupus*), rysa ostrovida (*Lynx lynx*) a medvěda hnědého (*Ursus arctos*). Populace velkých šelem jsou specifické v tom, že mají velké prostorové nároky, vyskytují se v nízkých hustotách a jsou závislé na dálkových disperzích. Malé populace s sebou nesou několik rizik, jako je genetický drift, efekt zakladatele nebo například inbreeding, kvůli kterým jsou náchylné k extinkci.

## **Klíčová slova**

Fragmentace krajiny, velké šelmy, malé populace, vlk obecný, rys ostrovid, medvěd hnědý

## **Abstract**

Currently, the landscape is being fragmented for example as a result of the construction of transport infrastructure, settlements, and the development of agriculture. This process consists of the gradual disintegration of the continuous landscape and the reduction of the fragments created. Individual fragments become more isolated from each other and lose their integrity. Landscape fragmentation has a strong impact on animal and plant populations, both on their distribution and on their viability. In this thesis, I review the available literature and the issue of small populations. In this thesis, I consider how the fragmentation of a continuous landscape affects populations of large carnivores, in particular the populations of the grey wolf (*Canis lupus*), the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) and the brown bear (*Ursus arctos*). Large carnivore populations are specific, they have high spatial requirements, occur at low population densities and are dependent on long-distance dispersal. Small populations carry several risks, such as genetic drift, founder effect or inbreeding, which make them prone to extinction.

## **Keywords**

Landscape fragmentation, large carnivores, small populations, grey wolf, Eurasian lynx, brown bear

# Obsah

1. Úvod .....	1
2. Fragmentace populací .....	2
2.1. Fragmentace krajiny .....	2
2.2. Disperze, disperzní bariéry a konektivita habitatu .....	3
2.2.1. Disperze a migrace .....	3
2.2.2. Disperzní bariéry .....	4
2.2.3. Konektivita krajiny .....	4
2.3. Fragmentace krajiny dopravní infrastrukturou .....	6
2.4. Vliv fragmentace krajiny na populace .....	7
2.5. Velké šelmy .....	9
3. Vliv fragmentace krajiny na vlka obecného ( <i>Canis lupus</i> ) .....	11
3.1. Charakteristika ekologie vlka obecného .....	11
3.2. Distribuce populací vlka obecného .....	12
3.3. Vliv fragmentace na populace vlka obecného .....	13
3.3.1. Vliv fragmentace krajiny na rezidenty a nerezidenty .....	13
3.3.2. Hybridizace .....	14
3.3.3. Malá populace v praxi .....	15
4. Vliv fragmentace krajiny na rysa ostrovida ( <i>Lynx lynx</i> ) .....	16
4.1. Charakteristika ekologie rysa ostrovida .....	16
4.2. Distribuce populací rysa ostrovida .....	16
4.3. Vliv fragmentace krajiny na populace rysa ostrovida .....	18
4.3.1. Výběr habitatu .....	18
4.3.2. Disperze .....	19
5. Vliv fragmentace krajiny na medvěda hnědého ( <i>Ursus arctos</i> ) .....	20
5.1. Charakteristika ekologie medvěda hnědého .....	20
5.2. Distribuce populací medvěda hnědého .....	21
5.3. Vliv fragmentace krajiny na populace medvěda hnědého .....	22
5.3.1. Genetická variabilita .....	22
5.3.2. Disperze .....	23
5.3.3. Hibernace .....	24
6. Závěr .....	25
7. Seznam literatury .....	26
8. Seznam obrázků .....	36

# 1. Úvod

Fragmentace krajiny je postupný proces, který rozděluje dříve souvislou krajinu do izolovaných fragmentů. Člověk pro své potřeby buduje dopravní sítě i sídla a přetváří původní krajinu na zemědělskou půdu. Vytváří krajinu, která je prostupná pro člověka. Zvyšuje se životní úroveň a komfort pro lidskou populaci. Zároveň dochází k destrukci habitatů a výraznému narušení konektivity krajiny pro mnoho živočišných i rostlinných druhů.

Fragmentace krajiny má silný vliv zejména na druhy s velkými prostorovými nároky, které potřebují pro udržení životaschopných populací rozsáhlý prostor s velkým množstvím zdrojů. Ve své práci se věnuji vlivu fragmentace krajiny na populace velkých šelem. Konkrétně jak fragmentace ovlivňuje populace vlka obecného (*Canis Lupus* Linnaeus, 1758), rysa ostrovida (*Lynx lynx* Linnaeus, 1758) a medvěda hnědého (*Ursus Arctos* Linnaeus, 1785), pro jejichž život jsou důležité dálkové disperze, a kteří se vyskytují v nízkých populačních hustotách. Fragmentací krajiny dochází k rozdělení populací. Věnuji se úskalím malých populací, které jsou náchylné ke ztrátě genetické variability. Ke ztrátě může docházet v důsledku inbreedingu či genetického driftu. Pravděpodobnost extinkce malých populací je tak vyšší.

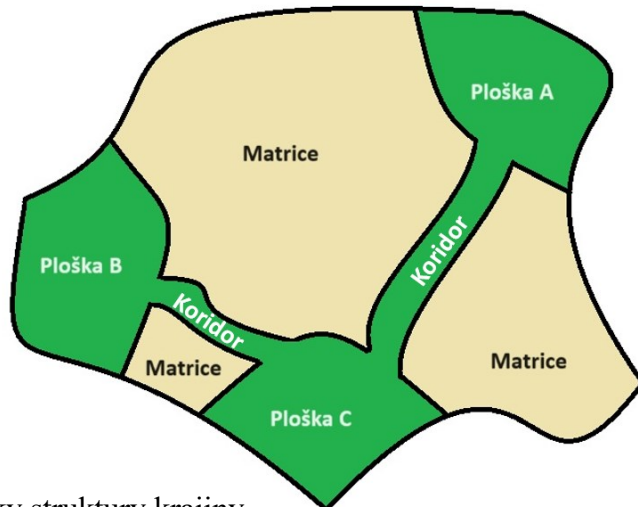
Cílem této bakalářské práce je shrnout dostupné informace o vlivu fragmentace krajiny na populace velkých šelem. Do jaké míry ovlivňuje fragmentace krajiny konkrétní druhy. Práce také poskytuje přehled jevů, které mohou malé populace ovlivňovat.

## 2. Fragmentace populací

### 2.1. Fragmentace krajiny

Forman a Gordon (1993) ve své publikaci „Krajinná ekologie“ rozlišují tři základní prvky struktury krajiny. Prvním je krajinná matrice (*matrix*), jedná se o dominantní, nejrozsáhlejší a nejpropojenější typ krajiny. Můžeme si to znázornit na Obr. 1, na příkladu velkých šelem. Krajinnou matici tvoří velké plochy bezlesí, především zemědělská krajina. Druhým prvkem jsou plošky (*patches*), které znázorňují konkrétní vhodná stanoviště pro určité druhy. Plošky jsou oblasti v krajině, které mají specifické vlastnosti, kterými se odlišují od okolní krajinné matrice. Plošky vhodného stanoviště, neboli habitat, jsou pro velké šelmy obecně charakterizovány lesním porostem. Posledním termínem jsou koridory (*corridors*), autoři je považují za úzké pásy krajiny, které se liší od krajinné matrice na obou stranách. Koridory propojují jednotlivé plošky a určují tak konektivitu krajiny.

Na rozhraní habitatů (či plošek a krajinné matrice) je přechodné okrajové prostředí (*edge*), které je ovlivněné přítomností dvou odlišných habitatů (Wiegand et al., 2005). Tato část habitatu se může stát nevhodnou pro určité populace. Čím více je habitat členěný, tím větší plochu zabírá část podléhající okrajovým vlivům (*edge effects*). Podmínky na rozhraní jsou pozměněné oproti podmínkám na plošce i krajinné matici. Může se jednat o změnu mikroklimatu, chemického složení či změnu v pokryvu vegetace (Forman & Gordon, 1993). Část stanoviště, která je nezměněna vnějšími vlivy jiného habitatu, se označuje jako jádrová oblast (*core area*) (Ewers & Didham, 2005).



**Obr. 1** – Prvky struktury krajiny.  
Vlastní zpracování, podle: Carrière et al., 2011.

Fragmentace krajiny je proces, při kterém dochází k rozpadu souvislé krajiny a postupnému zmenšování vytvořených fragmentů. Jednotlivé fragmenty se stávají vzájemně izolovanějšími, ztrácejí integritu a postupně ztrácejí potenciál udržet životaschopné populace (Andrén, 1997). Mezi jednotlivými fragmenty vznikají bariéry a dochází k narušení ekologických vztahů (Anděl, 2010). Fahrig (2003) označil jako hlavní dopady fragmentace na krajinu: 1. zmenšení rozlohy habitatu; 2. zvýšení počtu plošek, na které je habitat rozdělený; 3. zmenšení velikosti plošek; 4. zvětšení vzdálenosti mezi jednotlivými ploškami a zvýšení izolace. Fragmentace krajiny vede ke zvýšení heterogenity prostředí. Toto může mít pozitivní dopad na krajinu, pokud k rozdělení dochází v malém měřítku. V dnešní době je fragmentace velmi rychlý proces, vzniklé fragmenty nejsou často pro původní druhy vhodné. Ztráta biotopů a fragmentace krajiny jsou považovány za největší současné hrozby pro biodiverzitu. Jsou to dva silně propojené fenomény, které je však třeba odlišovat. Ztráta habitatu může nastat i bez fragmentace krajiny. Ke fragmentaci krajiny nemůže dojít, aniž by ubyl habitat (Fahrig, 2003).

Jaeger (2000) stanovil indexy posuzující fragmentaci krajiny. Stupeň rozdělení krajiny (*degree of landscape division*) určuje pravděpodobnost, že dva náhodně vybrané body najdeme ve stejné nečleněné ploše krajiny. Dále stanovil index rozdělení krajiny (*splitting index*), který určuje počet stejně velkých plošek, které vzniknou rozdělením krajiny. Efektivní velikost oka (*effective mesh size*) můžeme interpretovat jako (maximální) velikost plošek, na které můžeme území rozdělit, abychom dostali stejně velké nefragmentované části. Pomocí indexu efektivní velikosti oka se dají porovnávat oblasti různé velikosti, a také vliv změny fragmentace v části oblasti na celé území.

## **2.2. Disperze, disperzní bariéry a konektivita habitatu**

### **2.2.1. Disperze a migrace**

Živočichové se mimo jiné vyznačují tím, že jsou schopni aktivního pohybu. Mezi tyto pohyby se počítají denní (krátké) přesuny a přesuny na dlouhé vzdálenosti. Mezi přesuny na dlouhé vzdálenosti patří migrace a disperze. Migrace a disperze se liší v několika aspektech. Disperze je oproti migraci považována za přesun na kratší vzdálenosti. Disperze je přesun z rodného místa, od ostatních členů rodinné hierarchie (matky, smečky, rodiny, tlupy, atp.) (Bowler & Benton, 2005). Disperze může být dvojího typu „*natal dispersal*“ – přesun z rodného místa – jde o přesun za účelem nalezení nového vhodného stanoviště a druhým typem disperze je „*breeding dispersal*“ – přesun na jiné místo za účelem nalezení partnera k rozmnožování (Lavers et al., 2007). Na druhou stranu migrace je obousměrný přesun jedinců mezi několika vhodnými stanovišti. Jedná se například o přesun mezi letním – reprodukčním stanovištěm a zimním – nereprodukčním stanovištěm (Dingle & Drake, 2007). Velké šelmy jsou typickými druhy, které podnikají disperze. Naopak tažní ptáci, jako například vlaštovky, jsou typické migrující druhy.

### **2.2.2. Disperzní bariéry**

Disperzní bariéry jsou přírodní a antropogenní struktury, které omezují živočichům volný průchod krajinou. Mezi přírodní bariéry řadíme například řeky a horské masivy. Populace živočichů se vyvíjely současně s formací přírodních bariér, a tak pro ně netvoří zásadní problém při disperzi. Přírodní bariéry byly silným hybatelem při diverzifikaci druhů (Cheptou et al., 2017). V dnešní době způsobují problémy především antropogenní bariéry. Anděl et al. (2010) rozdělili antropogenní bariéry na: 1. silnice a dálnice; 2. železnice; 3. sídla; 4. ploty a ohradníky; 5. bezlesí, které může být jak antropogenní (zemědělská krajina), tak přírodní bariérou (alpínské bezlesí). Největší dopad na disperzi velkých savců mají trvalé bariéry, které přemění krajinu na více než 50 let. Mezi takové bariéry patří především dopravní infrastruktura a zástavba (Anděl, 2010). Existuje mnoho prací pojednávajících o vlivu silnic a dálnic na velké savce (Benson et al., 2019; Hill et al., 2021; Thorsen et al., 2022).

### **2.2.3. Konektivita krajiny**

Fragmentace krajiny způsobuje mnoho negativních dopadů na populace živočichů i rostlin (Fahrig, 2003). Pro snížení dopadů je důležité věnovat se identifikaci a propojování ekologicky významných habitatů za účelem budování a ochrany vhodných koridorů. Propojení habitatů pomáhá chránit nejen malé populace (Alagador et al., 2012). Prostupnost krajiny určuje rozmístění krajinných prvků a odpor bariér (Janin et al., 2009). Konektivita krajiny je druhově specifická a závisí na habitatových nárocích, disperzním chování, toleranci vůči disturbancím a mimo jiné i na populační hustotě jednotlivých druhů (Goicolea et al., 2022). Při definování disperzních koridorů je vhodné řídit se podle druhu, který není hodně tolerantní vůči nehostinnému prostředí. Huck et al. (2010a) usuzují, že v Evropě by vzorovým druhem na určování vhodných koridorů mohl být rys ostrovid. Je méně tolerantní vůči nevhodnému prostředí i vůči člověkem způsobené disturbanci než například vlk či někteří kopytníci (jelen evropský, srnec obecný, prase divoké). Pokud je nezalesněná plocha koridoru delší než 4 km je velmi nepravděpodobné, že ji rys překoná. Takovéto koridory by mohly být vhodné nejen pro ostatní druhy šelem, ale i pro kopytníky (jelena evropského, srnce obecného, prase divoké), kteří jsou více tolerantní než rys či vlk vůči nevhodnému prostředí a lidské disturbanci (Huck et al., 2010a).

Budování disperzních koridorů je nákladné a výběr vhodného prostředí složitý, jelikož musí vyhovovat co nejvíce druhům vázaným na dálkové disperze. Koridory plní důležitou funkci v minimalizování vlivu fragmentace krajiny na populace živočichů. Konektivita krajiny napomáhá disperzi jedinců, ale také při denních pohybech, jako je například pohyb za potravou (Balbi et al., 2019). Pokud je krajina pro druhy prostupná, může docházet ke genovému toku a zvýšení genetické diverzity. Pro hodnocení prostupnosti krajiny a modelování konkrétních opatření lze použít několik nástrojů, které pracují s



konkrétními matematickými a fyzikálními postupy. Mezi dva nejpoužívanější modely patří *least-cost path analysis* a *circuit theory* (Marrotte & Bowman, 2017).

### **Least-cost path analysis - cesta nejnižších nákladů**

Prvním modelem pro znázornění prostupnosti krajiny je cesta nejnižších nákladů (*least cost path analysis* (LCP)). Jedná se o analytický přístup využívaný k nalezení nejefektivnější cesty mezi dvěma body v krajině s ohledem na bariéry. Základem této metody je předpoklad, že veškerý terén má určité vlastnosti ovlivňující pohyb živočichů (Huck et al., 2010b). Mezi tyto vlastnosti patří například topografie, vegetace, lidské struktury atp. Živočichové musí vynaložit „náklady“, aby území překonali. Model předpokládá, že živočichové se pohybují terénem primárně v závislosti na vhodnosti vlastností terénu, a nikoli kvůli rozmnožování, potravě, nebo úkrytu. Pro nalezení cesty nejnižších nákladů se vytváří rastrová mapa znázorňující určitou oblast, ve které je každé buňce přidělena hodnota udávající „náklady“. V souvislosti s tímto modelem se využívají také termíny odpor (*resistance*) a tření (*friction*), které obdobně vysvětlují náklady (Pullinger & Johnson, 2010). Porovnáním různých LCP můžeme identifikovat faktory, které podporují či zamezují prostupnosti krajiny. Nevýhodou tohoto modelu je, že vytváří pouze jednu cestu – pouze tu nejlepší (Pinto & Keitt, 2008).

### **Circuit theory - teorie elektrického obvodu**

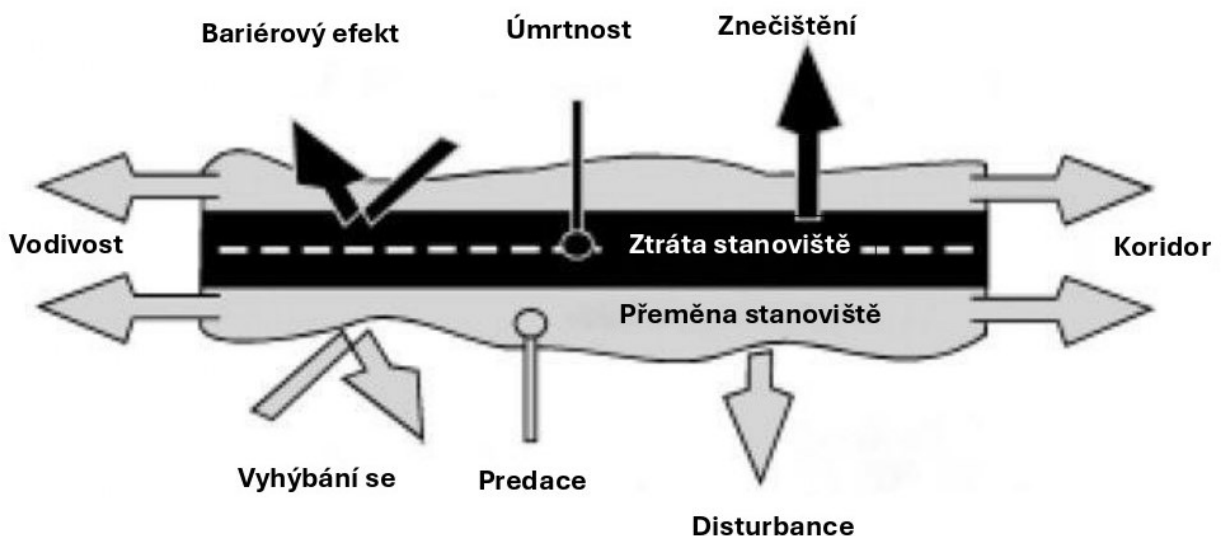
*Circuit theory* byla původně používána ve fyzice. Postupně byla adaptována i v jiných disciplínách jako je ekonomie, sociologie, atp. McRae et al. (2008) představili několik modelů konektivity krajiny založených právě na teorii elektrické vodivosti, které se nyní využívají v krajině ekologii a ochraně přírody. Vztah mezi proudem, napětím a odporem v elektrickém obvodu může být aplikován na pohyby organismů. V *circuit theory* je krajina považována za vodivou plochu, která vykazuje určitou míru odporu. Odpor krajiny je určen prostupností habitatu pro jednotlivé druhy. Špatně prostupná krajina vykazuje silný odpor, naopak dobře prostupná krajina projevuje pouze slabý odpor. Teorie elektrické vodivosti může být použita pro předvídání pohybu jedinců či směru disperze. Pomocí těchto modelů můžeme určit míru izolace habitatů a určit vhodné spojovací prvky pro podpoření průchodnosti krajiny. Modely mohou být využity při plánování koridorů. *Circuit theory* disponuje značnými výhodami nad analytickými modely konektivity jako je *least-cost path* model. Nevytváří totiž pouze jednu nejhodnější cestu, ale analyzuje prostupnost území jako celku (McRae et al., 2008).

Koridory mohou mít na populace i negativní vliv. Lepší prostupnost krajiny podporuje rychlejší šíření nemocí (Reed, 2004). Konektivita krajiny může napomáhat i mezidruhové hybridizaci. Hybridní křížení je problematické především pokud k němu dochází mezi málo hojným druhem a druhem, který je

běžný (Pinto et al., 2016). Pro malé populace je hybridní křížení problém i v případě, že jsou hybridní jedinci sterilní, dochází k promarnění reprodukčního úsilí (Brito & Fernandez, 2000).

### 2.3. Fragmentace krajiny dopravní infrastrukturou

Dopravní infrastruktura má silný dopad na volně žijící druhy viz Obr. 2. Seiler (2000) stanovil pět primárních vlivů dopravní infrastruktury na volně žijící živočichy: **1. Ztráta habitatu** – výstavbou infrastruktury dochází k ztrátě přirozených biotopů. Biotopy se zmenšují a jejich kvalita se zhoršuje; **2. Disturbance** – silnice ničí a znečišťují habitat. Zásah silnic je mnohem větší než jen šířka silnice. Vytváří akustické i chemické znečištění; **3. Mortalita** – srážky s vozidly mohou být přímým důvodem zvýšení mortality; **4. Bariéry** – silnice mohou zamezovat přístup ke zdrojům na druhé straně silnice, omezují pohyb živočichů; **5. Koridory** – málo frekventované silnice či krajnice mohou sloužit jako disperzní koridory či refugia pro různé druhy. Liniové stavby mohou usnadňovat přesun určitým směrem.



**Obr. 2** - Schématická reprezentace pěti primárních vlivů dopravní infrastruktury na volně žijící živočichy

Upraveno dle: Seiler, 2000

Zda se populace na místě s fragmentací udrží, závisí na několika faktorech. Prvním faktorem je vyhýbavé chování druhu tj. jak moc je citlivý na přítomnost silnic (vyhýbání se vozidlům a povrchu silnic) a znečištění, které komunikace produkují (hluk, chemické znečištění). Druhým faktorem je citlivost na výše uvedených pět vlivů. Důležitými ukazateli jsou také charakteristiky silnic jako takových, jak jsou široké, a jak silně jsou vytížené. Pro živočichy je podstatná i časová prodleva mezi vozidly (Jaeger et al., 2005).

Citlivost populace vůči fragmentaci je druhově specifická a záleží na jejich životních strategiích (*life-histories*) (Ewers & Didham, 2005). Rys, který se běžně nachází v malých populacích je citlivý na další rozdělení populací (Kramer-Schadt et al., 2011). Vlci v Minnesotě nezakládají smečky, pokud je hustota silnic vyšší než  $0.45 \text{ km/km}^2$  (Mladenoff et al., 1999 in Seiler, 2000, p. 28). Na druhou stranu populace srnce obecného, které jsou schopny kompenzovat vysokou mortalitu vysokou mírou reprodukce, nebudou vůči dopravní infrastruktuře citlivé (Jaeger et al., 2005).

## 2.4. Vliv fragmentace krajiny na populace

Fragmentace krajiny má vliv na široké spektrum živočichů. Mezi ně patří i populace velkých savců. Jedna velká populace je životaschopnější než několik malých (Reed, 2004). Na malé populace na fragmentech působí silnější okrajové vlivy (*edge effects*) (Laurance & Yensen, 1991). Problematika malých populací spočívá v tom, že jsou více náchylné k extinkci, i když je člověk negativně neovlivňuje (Reed, 2004). Brito a Fernandez (2000) rozdělili náhodné procesy působící na malé populace do čtyř kategorií:

1. **demografická stochasticita** – Proměnné ovlivňující demografickou strukturu jako je poměr pohlaví a věková struktura populace. V malých populacích je větší pravděpodobnost, že se vychýlí rovnováha pohlaví, populace pouze jednoho pohlaví nejsou schopny reprodukce.
2. **environmentální stochasticita** – Zahrnující jevy od drobných klimatických odchylek přes environmentální katastrofy (např. povodně, hurikány) až po epidemie nemocí.
3. **genetická stochasticita** – Změny v genetické struktuře, kterým se budu podrobněji věnovat v této kapitole.
4. **ztráta adaptability** – Malé populace ztrácejí schopnost se přizpůsobovat jiným podmínkám, tento proces je velmi dlouhodobý, proto není pořádně zdokumentován.

Stochastické procesy většinou účinkují dohromady a vytváří tak silnější vliv.

Na roztržité populace fragmentací krajiny se můžeme dívat podle *modelu ostrovní biogeografie* nebo *metapopulačního modelu*. Model ostrovní biogeografie se snaží vysvětlit, jaké faktory ovlivňují druhovou bohatost v ekosystémech. Tato teorie je založena na společenstvech na oceánských ostrovech. Pravděpodobnost osídlení ostrovů závisí na velikosti a vzdálenosti jednotlivých populací/ostrovů. Čím je populace menší a vzdálenější, tím méně často je doplňována disperzí (MacArthur & Wilson, 1967). Tento model byl převzat i pro pevninské populace. Ostrovy jsou míněny plochy vhodného habitatu (plošky) obklopené rozsáhlými plochami nevhodného prostředí (krajinnou maticí). U skutečně oceánských

ostrovních populací fungují tyto zákonitosti dobře, avšak při aplikaci na pevninské populace rozdělené antropogenními a přírodními bariérami, není tato souvislost jednoznačná. Roli hraje více faktorů, které mohou dynamiku narušit. Důležitým ukazatelem determinujícím prostupnost krajiny je krajinná matrice mezi vhodnými fragmenty. Jednotlivé druhy mají různou schopnost nehostinný matrix překonávat. Krajinná matrice tudíž určuje, zda jsou jedinci schopni pohybovat se mezi fragmenty a doplňovat sousední populace. Velikost a vzdálenost populací tedy nemusí být hlavním hybatelem kolonizace „ostrovů“ (Andrén, 1994; Lino et al., 2018).

Richard Levins (1969) definoval model metapopulace jako soubor subpopulací, mezi kterými dochází k disperzi jedinců (Hanski et al., 1996). Pro zachování metapopulace je důležité, aby byly jednotlivé subpopulace blízko sebe nebo byly dostatečně velké (Storch & Mihaluk, 2000, p. 37). Důležitou roli hraje, také typ a prostupnost matrixu, a zda jsou druhy schopné nevhodným prostředím procházet (Watling et al., 2011). Fragmentační bariéry způsobují silnější fluktuaci populací. Dochází tak k tomu, že jsou vhodná stanoviště neosídlená delší dobu. Ve chvíli, kdy jsou mezi subpopulacemi těžko překonatelné bariéry, stává se populace izolovanou a vysoce náchylnou k zániku. Tímto způsobem může dojít i k extinkci celé metapopulace (Opdam et al., 1993).

Populace jednotlivých druhů jsou v krajině často rozmístěny daleko od sebe. V takovém případě je třeba, aby se vytvářely přechodné populace, tzv. „*stepping stone* populace“, aby se navodil genový tok mezi vzdálenými populacemi. „*Stepping stone* populace“ může být založena i na suboptimálním místě, jako mezičlánek k nalezení vhodného vzdáleného území. Každý druh je omezen vzdáleností, kterou je jedinec schopný při disperzi překonat (Kimura & Weiss, 1964). V dnešní době je mnoho subpopulací velkých šelem od sebe ve větší vzdálenosti než je jedinec schopen při disperzi překonat (Gajdárová et al., 2021). Pomocí „*stepping stone* populací“ dochází k propojení vzdálených nebo k osídlení nových území (Kimura & Weiss, 1964).

Fragmentace krajiny může způsobovat genetický drift – proces při kterém dochází k náhodné změně frekvence alel v populaci (Templeton, 2021, p. 77). Jedním z jevů ovlivňujícím malé populace může být vliv zakladatele (*founder effect*). Vznikem bariér v krajině dojde k oddělení subpopulací, tyto subpopulace mají pouze částečnou bohatost genetické variability původní populace. Jiným jevem ovlivňujícím populace je efekt hrdla lahve (*bottleneck effect*), při kterém dochází k zániku původní populace a zůstává pouze část populace, které se podařilo přežít. Genetická variabilita této populace je nižší než té původní (Templeton, 2021, p. 83).

Dalším z úskalí malých populací je větší pravděpodobnost inbreedingu (Gómez-Sánchez et al., 2018), neboli reprodukce mezi geneticky příbuznými jedinci. Inbreeding zvyšuje homozygotnost, což

zvyšuje pravděpodobnost uplatnění recesivních alel v populaci. V populaci se tak mohou uplatňovat méně odolné a méně výhodné formy genu, což oslabuje životaschopnost populace. Inbreeding může způsobovat inbrední deprese (*inbreeding depression*) kvůli, kterým dochází ke snížení fitness jedince. Jedinci jsou více náchylní k vnějším negativním vlivům prostředí, nemocem, atp. Inbreeding nejen snižuje fitness jedince, ale také zvyšuje pravděpodobnost extinkce populace (Keller & Waller, 2002). V malých populacích jsou selekční tlaky méně úspěšné než ve velkých. Lehce škodlivé alely se v nich mohou jevit jako neutrální. Zda se uplatní v populaci, záleží na genetickém driftu. Některé tyto škodlivé alely mohou být více časté a mohou mít za výsledek pokles zdatnosti (Frankham, 2005).

Druhy živočichů žijící ve vysoce fragmentované krajině, s malým rozšířením, kteří se vyznačují velkou tělesnou velikostí, jsou nejvíce ohrožení extinkcí (Crooks et al., 2017). Pokud populace podléhá jak genetickému driftu, tak inbreedingu, může se roztočit extinkční vír (*extinction vortex*). Populace ztrácí genetickou variabilitu, čímž dochází k poklesu individuální fitness a adaptability populace. Populace není schopna reagovat na vnější změny prostředí. V populaci roste úmrtnost a snižuje se úspěšnost reprodukce. Již malá populace se tímto může dále zmenšovat (Blomqvist et al., 2010). Extinkční vír může způsobovat nejen zánik jednotlivých subpopulací, ale i celých metapopulací v daném areálu. Malé populace jsou vysoce náchylné i vůči malým disturbancím (Storch, 2021).

Dalším z dopadů fragmentace krajiny může být hybridizace (*hybridization*). Ve chvíli, kdy jsou populace malé, můžou mít silný nepoměr pohlaví, a pro jedince může být problematické najít vhodného partnera stejného druhu (Brito & Fernandez, 2000). Krajina je různě prostupná pro jednotlivé druhy, a tak může být jednodušší se pářit s jiným příbuzným druhem. Zároveň však tento fenomén narůstá i s tím, jak se populace stávají více propojené. Jedná se o jednu z komplikací, s kterou je třeba počítat při umělém propojování krajiny.

Fragmentace krajiny je postupný proces, a tak i odpověď na ni není okamžitá. Než se vliv projeví na struktuře populace uplyne obvykle alespoň 50 let. Neexistují záznamy, které by přímo potvrdovaly, že dochází k inbreedingu, jakožto v reakci na fragmentaci. Můžeme však předpokládat, že tomu tak je. Jev nebyl dostatečně dlouho pozorován, aby se inbreeding stihl projevit (Lino et al., 2018; Rivera-Ortíz et al., 2015; Schlaepfer et al., 2018). V malých populacích je větší riziko inbreedingu, tudíž i lze očekávat, že se bude jednat o jeden z dlouhodobých dopadů fragmentace krajiny.

## **2.5. Velké šelmy**

Každý živočišný druh má specifické nároky. Biotop, ve kterém se druh vyskytuje, je určen biotickými a abiotickými podmínkami. Druhově specifická je, mimo jiné, i prostupnost krajiny, která silně závisí na

krajinné matici obklopující jednotlivé plošky výskytu daného druhu. Fragmentace krajiny omezuje především pohyb živočichů – zejména pohyby na velké vzdálenosti – disperze. Druhy s velkými prostorovými nároky, druhy závislé na disperzních přesunech, a druhy silně vázané na konkrétní typ prostředí jsou silně ohrožené fragmentací krajiny (Huck et al., 2010a; Lino et al., 2018; Rivera-Ortíz et al., 2015). Velké šelmy jsou závislé na rozsáhlých lesních oblastech, preferují oblasti s nízkým vlivem člověka. Populace velkých šelem se vyznačují nízkou populační hustotou a dlouhou generační dobou. Jsou pro ně typické disperze subadultních či dospělých jedinců z rodného (původního domovského) okrsku. Velké šelmy mají významnou roli v kaskádových efektech, které regulují a udržují ekosystémy (Ripple et al., 2014).

### 3. Vliv fragmentace krajiny na vlka obecného (*Canis lupus*)

#### 3.1. Charakteristika ekologie vlka obecného

Vlk obecný (*Canis lupus*) má původně holarktické rozšíření. Historicky se jednalo o jeden z druhů s největším areálem. Po staletí byl cíleně huben a jeho populace se tak výrazně zmenšily či úplně vymizely. Koncem 20. století se zvýšilo povědomí o významu vlků v ekosystémech. Díky legislativě, ochranným programům a obnově krajiny se jejich populace opět pomalu začaly navyšovat. Abundance vlků je však stále výrazně nižší než před cíleným vybíjením (Anděra & Červený, 2009).

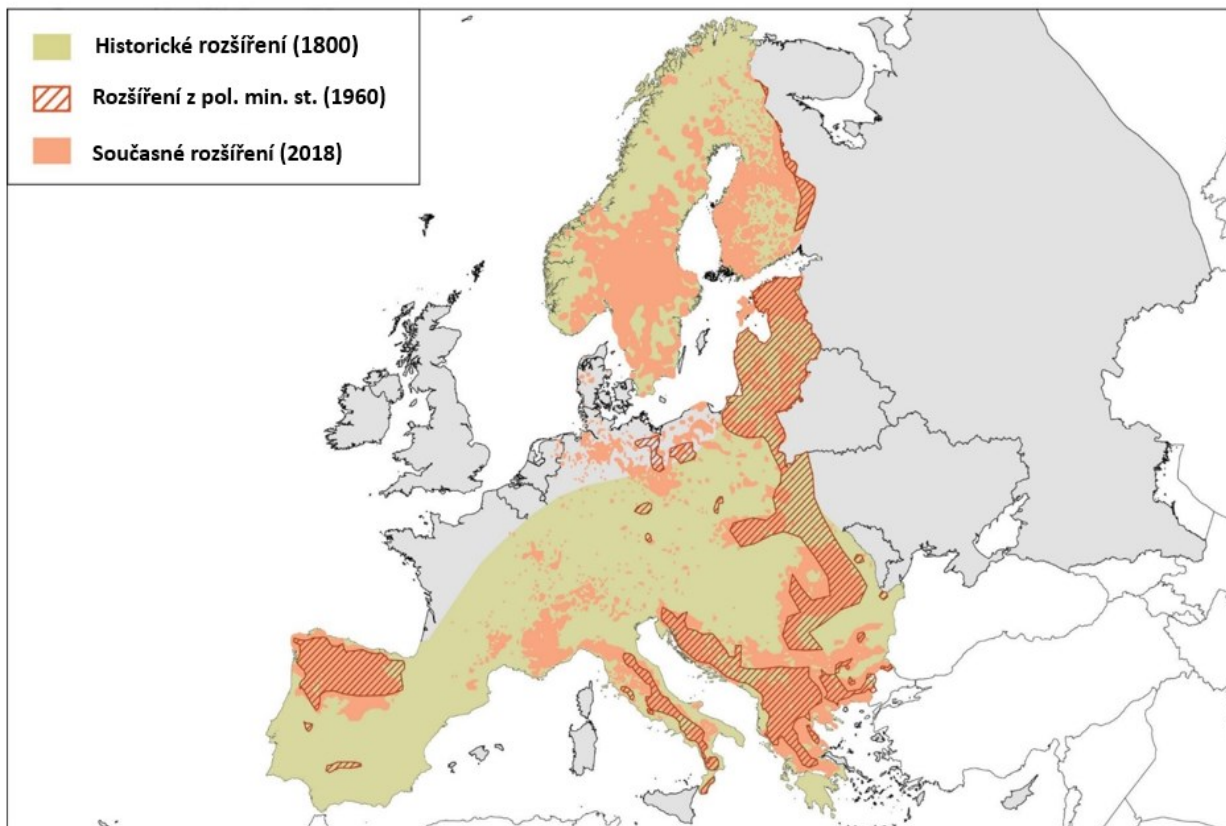
*Canis lupus* je potravní oportunist (Okarma, 1995), složení jeho potravy závisí především na zastoupení kořisti v teritoriu a roční době (Naaykens et al., 2016). Ve střední Evropě jsou hlavní složkou jeho potravy kopytníci – zejména jelen lesní (*Cervus elaphus*), srnec obecný (*Capreolus capreolus*) a prase divoké (*Sus scrofa*) (Okarma, 1995). Pokud je potravy nedostatek, živí se i menšími obratlovci či mršinami (Anděl, 2010). Vlk je kurzoriální vrcholový predátor, jeho význam v ekosystému je značný, silně reguluje populace přemnožených kopytníků, kteří intenzivně spásají vegetaci. Nadměrné spásání ničí přirozenou strukturu biotopů, důsledkem může být pokles druhové diverzity jak rostlin, tak pčevců, kterým ubývají vhodné habitaty (Kutal, 2013).

Vlci žijí sociálním životem, žijí v hierarchických smečkách, které v Evropě tvoří většinou čtyři až pět jedinců (Nowak et al., 2008). Rozmnožuje se zpravidla pouze rodičovský pár. Ostatními členy smečky jsou především mláďata z předchozích dvou let. Mohou pomáhat při lovu a výchově mladších mláďat (Mech, 1999). Vlk obecný je habitatový generalista a s člověkem částečně sdílí ekologickou niku. Člověk do značné míry určuje, kde se vlk může vyskytovat, a od konce Pleistocénu omezuje jeho rozšíření (Wayne et al., 1992). V evropské krajině silně podmaněné člověkem preferují vlci oblasti se silným zalesněním, nízkou fragmentací lesů, nízkou hustotou silnic a řídkým městským osídlením, kde mohou lovit především divoké kopytníky. Nejsilnější vliv na výskyt vlčích populací má procento lesního pokryvu (Jędrzejewski et al., 2008). Ve své studii Jędrzejewski et al. (2004) uvádí, že se vlci vyskytují primárně v oblastech, které jsou z 50 – 80 % zalesněné. V lesních společenstvech se vyskytuje dostatek kořisti a vhodných bezpečných úkrytů pro vlky (Jędrzejewski et al., 2004). V oblastech, kde je nedostatek lesního porostu se mohou vlci vyskytovat v bažinách a na loukách (Jędrzejewski et al., 2008). Vlci patří mezi šelmy, které jsou do značné míry schopné tolerovat heterogenní habitat. Život v mozaikovitém prostředí s sebou nese hrozby, jako je např. zvýšená mortalita související s dopravní infrastrukturou. S nárůstem populace vlka obecného osidlují i suboptimální habitaty. Problém pro něj tvoří území silně pozmeněné člověkem (Jędrzejewski et al., 2004).

Vlci osidlují rozsáhlé domovské okrsky o průměrné rozloze 201 km<sup>2</sup> v rozsahu 116 - 310 km<sup>2</sup> (Jędrzejewski et al., 2007). Velikost domovského okrsku je ovlivněna především kvalitou prostředí a dostupností kořisti (Frame, 2004).

### 3.2. Distribuce populací vlka obecného

Populace vlka obecného jsou v současnosti ve světě roztržštěné do omezených oblastí. Evropa hostí deset geograficky oddělených populací (Chapron et al., 2014), mezi některými z nich v posledních letech dochází k genovému toku (Gula et al., 2020; Hulva et al., 2018, 2024; Szewczyk et al., 2019, 2021). Na Obr. 3 je znázorněno historické rozšíření vlka obecného, jeho drastické zmenšení ve 20. století a nakonec recentní expanzi.



**Obr. 3** - Rozšíření vlka obecného v Evropě v letech 1800, 1960 a 2018.

Mapa nezahrnuje data z Ruska, Běloruska, Ukrajiny a Moldavska.

Zdroj: Rewilding Europe, 2022

Do střední Evropy v dnešní době zasahují čtyři geneticky odlišné vlčí populace, které se začínají prolínat a vznikají mezi nimi kontaktní zóny (Szewczyk et al., 2019). Populace vlků ve střední Evropě jsou dlouhodobě rozděleny přirozenou bariérou, řekou Vislou. Na západ od řeky se vyskytuje středoevropská



populace a na východ baltická (Gula et al., 2020). Nová středoevropská populace vznikla pravděpodobně z malého počtu jedinců z baltické populace se silným vlivem zakladatele. Tato populace, tak vykazuje nižší genetickou variabilitu než baltická populace (Szewczyk et al., 2019). Středoevropská populace v posledních letech rychle expanduje v rámci střední Evropy (Hulva et al., 2018). Již v roce 2019 byly středoevropská a baltická populace propojeny 100 km koridorem (Gula et al., 2020). V posledních letech začínají vlčí populace expandovat i do západní Evropy. Karpatská populace se rozléhá na území karpatského oblouku, vyznačuje se vysokou genetickou variabilitou (Szewczyk et al., 2021). Szewczyk et al. (2019) ve své práci identifikovali čtvrtou populaci zasahující do střední Evropy, jihozápadní populaci. Hranice všech těchto čtyř populací se pravděpodobně nachází ve středu Polska (Szewczyk et al., 2021). Ke kontaktu populací dochází také na Šumavě a v Bavorském lese, kde dochází k propojení alpské a středoevropské populace (Hulva et al., 2024).

Rozsáhlé populace vlků se vyskytují mimo jiné v Rusku, Moldavsku a Bělorusku, konkrétní populace v těchto státech nejsou systematicky sledovány. V Severní Americe se rozsáhlé populace vlka obecného vyskytují v Kanadě a na Aljašce, populace zde jsou rozsáhlé a dobře propojené. Mimo jiné proto, že je zde nižší míra fragmentace krajiny než v Evropě. Ve Spojených státech amerických (kromě Aljašky) byly populace vlka obecného v polovině 20. století skoro eradikovány. Pomocí umělých reintrodukcí, legislativní ochrany a obnovy krajiny se populace vlka obecného obnovují. Jsou rozděleny do malých oddělených populací, mezi kterými je jen omezený genový tok (Worldstats, 2024).

### **3.3. Vliv fragmentace na populace vlka obecného**

#### **3.3.1. Vliv fragmentace krajiny na rezidenty a nerezidenty**

Při hodnocení vlivu fragmentace krajiny na vlka obecného je významným ukazatelem způsob i stádium života. Je nutné rozlišit, zda jedinci žijí ve smečkách v jednom teritoriu – jako rezidenti, či nemají stálé teritorium a dispergují, a to buď sami (častěji), nebo ve smečce či v páru. Pro vlka je typické, že po dosažení dospělosti opouští rodné teritorium a disperguje za účelem nalezení nového teritoria a partnera. Po nalezení vhodného partnera či/a teritoria jedinci zakládají smečky v novém teritoriu a přestávají se přesouvat (Frame, 2004).

Není zatím zcela jasné, jak odlišný je vliv fragmentace krajiny na rezidentní a dispergující jedince. Jedním z pohledů je, že solitérní dispergující vlci čelí většímu riziku, hrozí jim člověkem způsobená mortalita. Předpokládá se, že vysoce modifikovaná krajina zkracuje délku disperzí (Morales-González et al., 2022).

Rio-Maior et al. (2019) se zabývali vlivem fragmentace krajiny na *Canis lupus signatus* (poddruh vlka obecného) na severozápadě Portugalska. Uvádí, že v této oblasti fragmentace krajiny silněji ovlivňuje rezidenty, kteří se výrazněji snaží vyhýbat člověkem podmaněné krajině. Rezidenti si proto vybírají pro přesuny koridory ve vyšších nadmořských výškách, kde je pravděpodobnost setkání s člověkem nižší. Naopak dispergující vlci se lidským osídlením vyhýbají méně, protože musí brát v potaz i teritoria rezidentních smeček, které pro ně představují hrozbu (Rio-Maior et al., 2019).

Na druhou stranu v oblasti Velkých jezer v Severní Americe není patrný rozdíl ve výběru habitatu u rezidentních a nerezidentních vlků obecných. Ve studii je znázorněno, že si vlci vybírají území s vyšším přirozeným krajinným povrchem a vyhýbají se oblastem s vysokou hustotou silnic a stezek (van den Bosch et al., 2023). Rozdíl mezi vlky z Portugalska a Severoamerické oblasti Velkých jezer může být způsoben například velikostí vhodného areálu. V Portugalsku je vhodný biotop pro vlka obecného velmi omezený a z velké části se vyskytuje v člověkem podmaněné krajině. Krajina je v této oblasti silně fragmentovaná. (Rio-Maior et al., 2019). Oblast Velkých jezer je méně osídlená a fragmentace krajiny zde nezpůsobuje takový problém (van den Bosch et al., 2023).

Tento fenomén byl zkoumán i ve Finsku, kde je hustota osídlení člověka nižší než v jiných státech Evropy (Eurostat, 2023). I zde byl pozorován rozdíl ve snaze vyhýbat se silnicím a lidským obydlím. Barry et al. (2020) ve svém článku znázorňují, že se vlci při disperzi stávají více odvážnými a méně se při disperzi i v nově založeném teritorium vyhýbají člověkem podmaněné krajině. Nejméně se při disperzi vyhýbají lesním cestám, díky kterým jsou schopni se rychleji pohybovat terénem. Menší opatrnost vůči člověku však může mít za důsledek, že člověk vlka bude méně tolerovat, jelikož se s ním bude častěji setkávat (Barry et al., 2020). Z dosud dostupných dat není jasný trend, jak se vlci chovají vůči fragmentačním bariérám při disperzi oproti teritoriům. Aspekty, které je třeba vzít v potaz zahrnují typ stanoviště, typ bariér a hustotu osídlení lokality.

### **3.3.2. Hybridizace**

Fragmentace krajiny může mimo jiné oddělovat populace. Problematické je, pokud si jedinci nejsou schopni najít vhodného partnera svého druhu. U velkých šelem může docházet k hybridizaci s běžnými druhy. Salvatori et al. (2020) uvádí, že hybridizace se psem domácím (*Canis lupus familiaris*) je v Evropě prokázána u všech deseti (respektive všech devíti, pokud bereme v potaz, že populace v Sierra Moreně již neexistuje) populací. Vyskytuje se především u vlků v jižní Evropě. Není jisté, zda skutečně dochází k nárůstu, nebo dříve nebyli hybridní jedinci rozpoznáváni (Salvatori et al., 2020).

V jižní Evropě se vyskytuje mnoho toulavých psů, kteří jsou navyklí na antropogenní prostředí. Vlci v jižní Evropě jsou také více přizpůsobeni soužití s člověkem, a tak se někdy vyskytují v těsné blízkosti

měst, případně se i v noci vydávají do měst konzumovat odpadky (Frame, 2004). Křížení psa a vlka způsobuje hrozbu pro populace vlka, protože je možné, že tím bude genetická struktura populace vlka ovlivněna. Management tohoto problému je komplikovaný, jelikož v některých částech jsou populace vlků a hybridů silně provázané (Donfrancesco et al., 2019). S obdobným problémem se potýkají ochranáři v Severní Americe, kde dochází k křížení vlka rudohnědého (*Canis rufus*) s kojotem (*Canis latrans*). Tam však na státní úrovni dochází k eradikaci a úspěšnému potlačení hybridních populací (Gese et al., 2015). Populace vlků jsou v Evropě rozšířeny napříč několika státy, a tak management tohoto problému pouze na státní úrovni není dostačující.

### **3.3.3. Malá populace v praxi**

Gomez-Sánchez et al. (2018) ve své studii uvádí významné důkazy poklesu genetické diverzity v malé vlčí populaci. Jedná se o populaci ze Sierra Morena. Tato populace je složena pouze z malého počtu smeček. Sekvenací genomu se zjistila nízká genetická diverzita u vlka iberského (*Canis lupus signatus*). Genom vlka ze Sierra Morena měl velmi vysoký koeficient inbreedingu a nízkou míru heterozygotnosti. Toto bylo způsobeno dlouhodobou izolací populace. Dále byla zjištěna hybridizace se psem. Skoro třetina genomu odpovídala psímu genomu. Přestože je hybridizace se psem většinou nevítaná, může u vysoce inbredních populací zvýšit genetickou diverzitu. To se z výsledků této genové analýzy nepotvrdilo. Výsledky této analýzy poukazují na značnou problematiku malých populací velkých šelem a aktuálnost dopadů fragmentace krajiny na genetickou diverzitu, které jsem představila v kapitole 2.4.. Gomez- Sanchez et al. (2018) uvádí, že z jejich studie perzistence velmi malých populací během několika generací nemusí znamenat, že je populace (dlouhodobě) životaschopná. Poslední data totiž naznačují, že tato populace vymřela.

## 4. Vliv fragmentace krajiny na rysa ostrovida (*Lynx lynx*)

### 4.1. Charakteristika ekologie rysa ostrovida

Rys ostrovid (*Lynx lynx*) je největší evropská kočkovitá šelma. Dřív byl hojně rozšířen ve většině lesnatých oblastí Eurasie. Během 18. a 19. století byl člověkem loven, a také vytlačován ze svého původního areálu do vyšších nadmořských výšek (Anděl, 2010). Abundance rysa ostrovida se v Evropě silně redukovala, příčinou byl především cílený lov, destrukce vhodného prostředí a fragmentace krajiny (Breitenmoser et al., 2000). Od 70. let 20. století začala na některých místech Evropy umělé reintrodukce. Dodnes však dochází k nelegálnímu lovu. Další významnou příčinou smrti je srážka s vozidly.

Rys se vyskytuje především v hustě zapojeném lese. Na rozdíl od vlka obecného žije samotářsky. V páru se vyskytuje pouze v době říje. Teritoria si výrazně značkuje močí, trusem či škrábanci do kůry. Velikost domovského okrsku se během roku mění v závislosti na dostupnosti potravy a fázi reprodukčního cyklu (Anděl, 2010). Podle odborné literatury je velikost domovského okrsku velmi variabilní, v rozmezí 25-2000 km<sup>2</sup> (Breitenmoser et al., 2000). Během dne rys putuje na vzdálenosti kolem 10 km. Při hledání nového vhodného teritoria může rys dispergovat i stovky kilometrů daleko (Anděl, 2010).

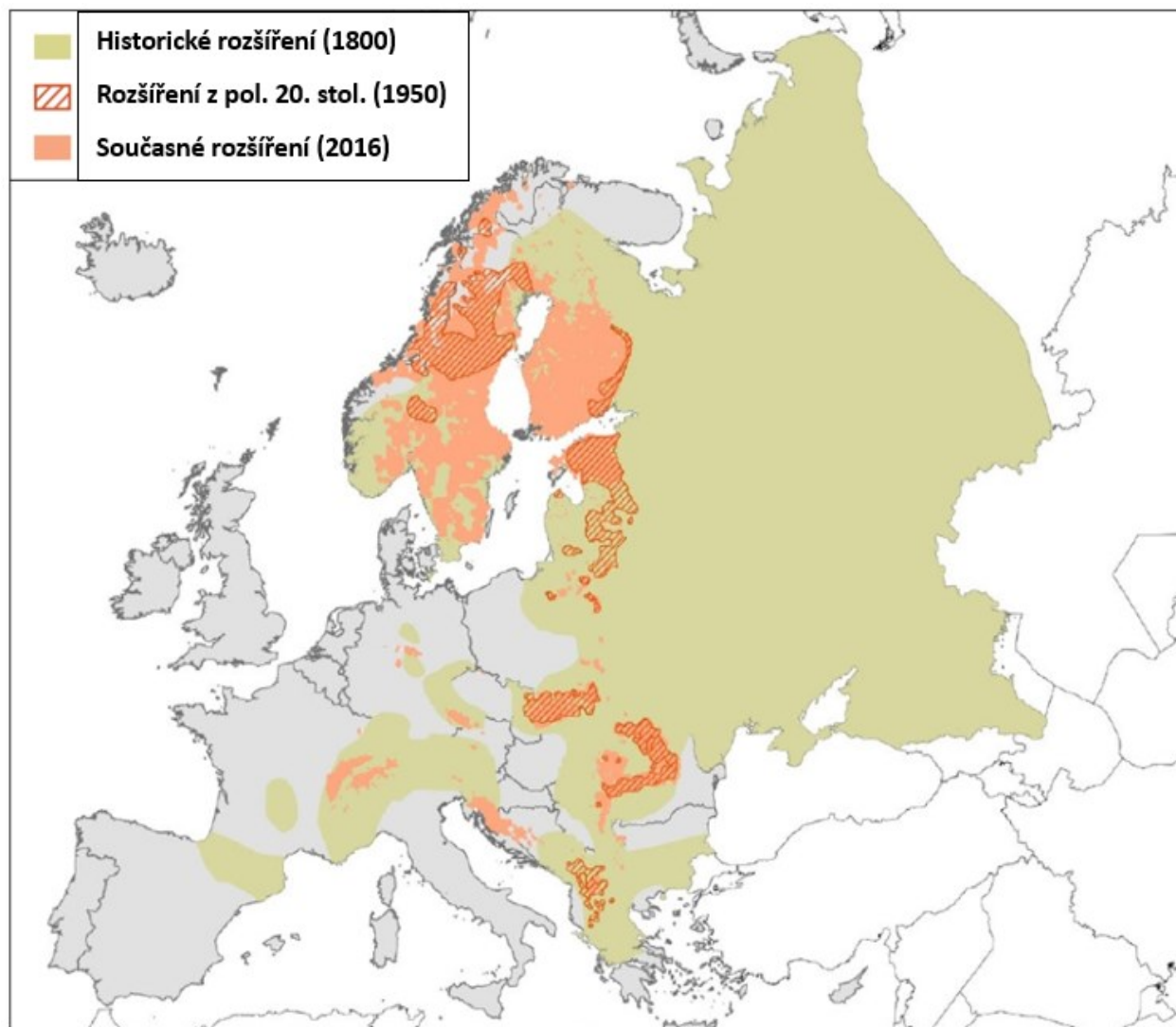
*Lynx lynx* je jedním z vrcholových predátorů, který reguluje populace lesních kopytníků, čímž napomáhá obnově lesa. V České republice se jeho potrava skládá především ze srnce obecného (*Capreolus capreolus*) dále také jelena lesního (*Cervus elaphus*), prasete divokého (*Sus scrofa*) případně zajíce polního (*Lepus europaeus*) (Anděl, 2010). Rys se ke své kořisti plíží, případně na ni číhá a útočí až z bezprostřední blízkosti. Jedná se o „ambush“ neboli „sit and wait“ predátora, rys není vytrvalý běžec. Rys ostrovid je konzervativní disperzor. Většinou je jeho dospělé teritorium v malé vzdálenosti od rodného domovského okrsku oproti např. vlkovi a medvědovi kteří putují na delší vzdálenosti za účelem nalezení nového partnera a teritoria (Zimmermann et al., 2005).

### 4.2. Distribuce populací rysa ostrovida

V Evropě se vyskytuje rys ostrovid v 11 oddělených populacích. Šest z těchto populací bylo uměle reintrodukováno a většinu z nich se příliš nedaří, jelikož reintrodukce nebyly dobře naplánovány a populace nejsou životaschopné bez zásahu člověka (Chapron et al., 2014). Na Obr. 4 je znázorněné historické rozšíření rysa, jak se postupně zmenšovalo, a recentní expanze.

V Rusku jsou hojné kontinuální populace rysa ostrovida především na Sibiři a v evropské části Ruska, kde se vyskytuje přibližně 20 000 jedinců (Breitenmoser et al., 2014). V Asii se dále vyskytuje i v Mongolsku, Kazachstánu a Číně. Roztráštěné malé populace rysa ostrovida se vyskytují především

v evropské části jeho areálu (Bizhanova et al., 2022; Lucena-Perez et al., 2020). Populace mimo Evropu nejsou příliš prozkoumány.



**Obr. 4** - Rozšíření rysa ostrovida v Evropě v letech 1800, 1950 a 2016.

Zdroj: Rewilding Europe, 2022

U velkých šelem se uvažuje, že pro úspěšnou expanzi populací je hlavně zásadní vysoká hustota populace (Dieckmann et al., 1999). U kočkovitých šelem toto není dokázáno. Této hypotéze se věnovala studie ze Švýcarských Alp, která tento trend u rysa ostrovida neprokázala. Na druhou stranu se ukázalo, že obnova populací je značně omezena lineární infrastrukturou. Subadultní rysové většinou podnikají dálkové disperze. Ve většině regionů výskytu rysů je známý rozdíl v délce disperze samců a samic. Samice obecně dispergují na kratší vzdálenosti než samci (Port et al., 2020). U sledované populace ze Švýcarských Alp nebyl znát rozdíl v délce disperzí u samců a samic (Zimmermann et al., 2005).

### 4.3. Vliv fragmentace krajiny na populace rysa ostrovida

Fragmentace krajiny silně ovlivňuje populace rysa ostrovida. Nejsilnější vliv má fragmentace krajiny na výběr stanoviště. Rys ostrovid špatně toleruje rozsáhlé oblasti bezlesí. V reakci na nevhodné podmínky se zkracují vzdálenosti disperze subadultních jedinců.

#### 4.3.1. Výběr habitatu

Rys ostrovid má vysoké habitatové nároky. Jeho výskyt je silně vázán na lesní porost středních a vyšších poloh. Rys si vybírá především lesy s nízkou mírou fragmentace. Vyskytuje se především v oblastech, které jsou odlehlé od vesnic, měst, silnic (především dálnic) a železnic (Niedziałkowska et al., 2006). Rys má pouze omezenou schopnost pohybovat se skrz člověkem podmaněnou krajinu. Významným ukazatelem pro výskyt rysa je procento lesnatosti. Rys je více vázaný na lesní biotop než například vlk, či medvěd, kteří jsou schopni se vyskytovat ve více heterogenním prostředí. Míra lesnatosti, ve které se rys vyskytuje, se mění také v závislosti na jiných podmínkách prostředí. Například ve Švýcarsku vyhledává rys oblasti se 75% lesního pokryvu (Schadt et al., 2002), zatímco například v České republice a Švédsku se rysové dlouhodobě vyskytují v oblastech s minimálně 50% mírou lesnatosti (Červený et al., 2006; Hemmingmoorea et al., 2020). V Polsku se území výskytu rysa ostrovida pohybuje okolo 60% míry lesnatosti (Niedziałkowska et al., 2006). Z těchto hodnot je patrné, že pro rysa je lesnatost stěžejní předpoklad pro život. Ve vysoce lesnatém habitatu je rys schopen se vyhýbat antropogenní disturbanci.

Filla et al. (2017) uvádí, že pro rysa je velmi důležitý výběr vhodného stanoviště. Během ročních období a v závislosti na denní době se jeho preference mění. V této studii konstatují, že velký vliv na rysí chování má obava ze střetu s člověkem. Rys ostrovid se během dne vyskytuje v zapojené krajině. Domovský okrsek rysa je během dne až o 10 % menší než v noci. V noci se vyskytuje i v otevřené krajině, na loukách, kde je častý výskyt kopytníků. Noc využívá pro lov, jelikož si může dovolit proniknout do území, kde by byla během dne vysoká pravděpodobnost setkání s člověkem (Filla et al., 2017). Stejně tak Belotti et al. (2012) zjistili, že během noci při lovu se rysové méně vyhýbají lidské infrastruktuře, zatímco během dne se odebírají dále od cest a silnic, aby se vyhnuli střetu s člověkem. V zimě se srnec obecný pohybuje blíže k lidské infrastruktuře. Z tohoto důvodu musí své chování upravit i rys. V zimě se vyskytuje v nižších nadmořských výškách, musí se však chovat opatrněji, jelikož se snadněji může dostat do kontaktu s lidmi a infrastrukturou (Filla et al., 2017).

Hlavní faktor, který určuje letní stanoviště, je pokryv krajiny, zatímco v zimě je to nadmořská výška. Na krajinné úrovni se rys vyhýbá silnicím a lidským sídlům, ale na úrovni domovského okrsku přírodní krajinné prvky spojené s úkrytem a potravou jsou významnější faktory, podle kterých si vybírá stanoviště

(Ripari et al., 2022). Basille et al. (2009) zkoumali, zda na rýsa ostrovida má silnější vliv dostupnost kořisti či výskyt lidské aktivity. Zjistili, že na rýsy má silnější vliv hojnost kořisti. Jsou schopni se vyskytovat v oblastech s vyšším výskytem lidské aktivity (především silnic) než je v oblasti obvyklé. Zdůrazňují však, že v krajině velmi silně podmaněné člověkem se již rýs nevyskytuje podle dostupnosti kořisti, ale je limitován právě mírou lidské aktivity.

#### 4.3.2. Disperze

Pro rýsa ostrovida bylo zjištěno, že dispergující jedinci jsou méně vybíraví při volení habitatu, skrz který se budou pohybovat, než rezidentní jedinci (Hemmingmoorea et al., 2020). Obnova a expanze populací rýsa ostrovida je složitá, zdá se, že disperze na velké vzdálenosti podnikají pouze samci. Samice se dispergují na podstatně kratší vzdálenosti. Mohou tak vznikat populace neschopné reprodukce (Gajdárová et al., 2021; Port et al., 2020). Roztříštěné populace rýsů v Evropě jsou od sebe v podstatně větších vzdálenostech, než jaké vzdálenosti většinou překonávají samice. Pro expanzi a zajištění genového toku mezi roztříštěnými populacemi v Evropě je tudíž podstatné vytvářet *stepping stone* populace, do kterých však s největší pravděpodobností bude nutné translokovat samice, aby došlo k reprodukci a případnému genovému propojení populací. Ve studii Gajdárová et al. (2021) je prokázáno, že skutečně dochází k dálkovým disperzím samců ve střední Evropě pravděpodobně na větší vzdálenosti než je u rýsů v těchto oblastech běžné (98-456 km).

Lineární infrastruktura pro rýsy sice není nepřekonatelná, ale raději se jí vyhnou, protože se jim bariéry (jako jsou dálnice) špatně překonávají. Rýsové preferují návrat do blízkosti rodného okrsku, kde vědí, že panují vhodné podmínky, než aby si hledali nová vzdálená stanoviště, která jsou špatně dostupná (Belotti et al., 2018). Dálkové disperze pro rýsa představují riziko, jelikož rýs špatně snáší infrastrukturu i rozsáhlé nezalesněné plochy (Huck et al., 2010a). Vyplývá z toho, že pro obnovu a reintrodukcii rýsů by mohlo být zásadní etablovat vícero sousedících populací, protože nové území rýs osidluje jen zřídka, a to i za předpokladu, že se v území vyskytují vhodné podmínky. Mimo jiné rýs přizpůsobuje své chování i při lovu. V oblastech s velkým lidským zásahem zůstává u své kořisti kratší dobu než tam, kde mu nebezpečí nehrozí (Belotti et al., 2018).

## 5. Vliv fragmentace krajiny na medvěda hnědého (*Ursus arctos*)

### 5.1. Charakteristika ekologie medvěda hnědého

Historické rozšíření medvěda hnědého (*Ursus arctos*) se v minulosti rozpínalo přes celý holarktický areál. V současné době jsou populace medvěda hnědého, stejně jako populace rýsa ostrovida a vlka obecného, ve světě roztržštěné. Dobrým ukazatelem je Evropa, ve které žije několik slabě provázaných populací (Chapron et al., 2014). Medvěd hnědý byl v minulosti rozšířen napříč jehličnatými, smíšenými i listnatými lesy Evropy (Curry-Lindahl, 1972). V průběhu let byly jeho populace zmenšovány kvůli úbytku vhodných stanovišť, srážkám s vozidly a přímým střetům s člověkem, který ho cíleně lovil.

Medvěd hnědý se rozděluje do několika poddruhů, ve většině Evropy a Asie se vyskytuje *Ursus arctos arctos* (medvěd eurasijský – brtník) zatímco v Severní Americe najdeme *Ursus arctos horribilis* neboli medvěd grizzly. Poddruhy medvěda hnědého se silně liší především v preferenci různých stanovišť. Dále je také odlišuje chování. Na rozdíl od medvěda hnědého (eurasijského) je medvěd grizzly podstatně agresivnější a je hrozbou nejen pro dobytek, ale i pro člověka samotného (Curry-Lindahl, 1972).

Medvěd hnědý je všežravec a obvykle většinu jeho potravy představuje rostlinná složka jako jsou trávy, bobule (borůvky, brusinky, atp). Z živočišné stravy se živí především hmyzem, drobnými hlodavci a mršinami. Pro aktivní lov velké kořisti se rozhoduje především při nedostatku jiné potravy (Anděl, 2010). Z toho důvodu není medvěd hnědý velkou hrozbou pro člověka a dobytek. Oproti americkému poddruhu medvěda hnědého - medvědu grizzly, je eurasijský poddruh poměrně málo agresivní. Na člověka útočí zřídka, zpravidla pouze pokud se medvěd cítí v ohrožení. Agresivita je vyšší také v případě, že se člověk střetne s matkou s mláďaty, která se cítí v ohrožení (Curry-Lindahl, 1972).

Medvěd žije po většinu roku soliterně. Medvěd hnědý na rozdíl od vlka obecného a rýsa ostrovida není striktně teritoriální. Zda si teritoria hájí, záleží mimo jiné na vhodnosti stanoviště, abundanci jedinců a dostupnosti potravy. Pokud se vyskytují ve vhodném habitatu s hojnou dostupností potravy, tak se jedinci tolerují. Domovské okrsky opačného pohlaví se překrývají především během období říje (Anděl, 2010).

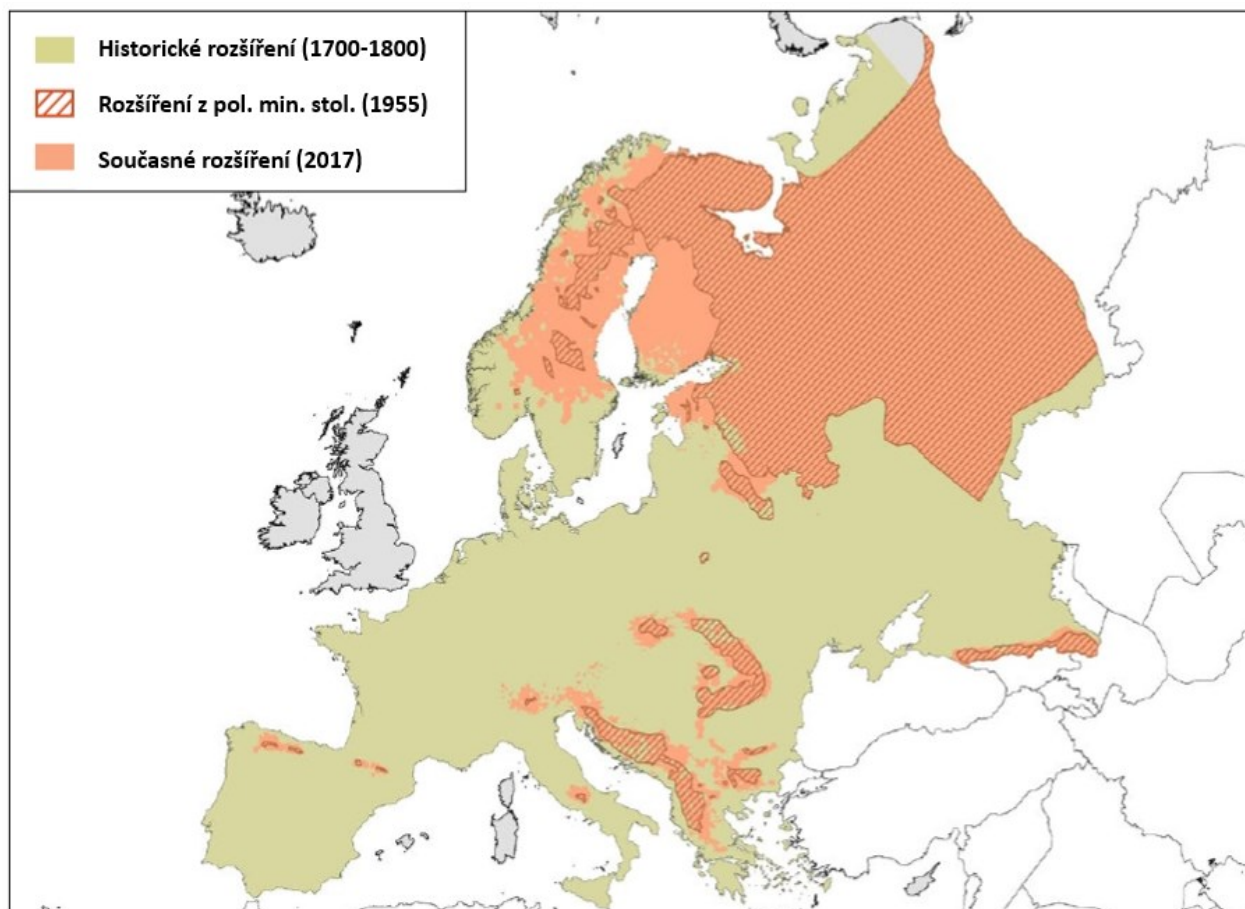
V Evropě se medvěd hnědý jen ojediněle vyskytuje v tundře a arktických polohách bez vegetace. Tímto znakem se značně odlišuje od severoamerického medvěda grizzly, který se v Severní Americe často vyskytuje v bezlesých oblastech (Curry-Lindahl, 1972). Oproti vlkovi a rysovi má medvěd specifické chování během zimy. S prvním sněhem se většinou odebrá do brlohu k nepravé hibernaci (dále jen hibernaci) (González-Bernardo et al., 2020). Jelikož v posledních letech jsou mírnější zimy, dochází tak buď k dřívějšímu probuzení nebo vůbec k zimnímu spánku nedochází. Tento fakt zvyšuje riziko útoků na dobytek, jelikož během zimy je nedostatek vegetace a plodů, aby se medvědi uživil pouze stravou



rostlinnou. Během „zimního spánku“ snižuje medvěd svou tělesnou teplotu maximálně o pět stupňů, dochází k poklesu tepové frekvence a dýchání, dále se zpomaluje i metabolismus (Linnell et al., 2000).

## 5.2. Distribuce populací medvěda hnědého

Populace medvěda hnědého jsou ve světě roztržštěné do izolovaných subpopulací. Populace medvěda hnědého jsou jen v Evropě rozděleny do 10 oddělených populací mezi kterými dochází pouze k omezenému genovému toku. V roce 2014 se odhadovalo, že se v Evropě vyskytuje 17 tisíc jedinců (data nezahrnují Rusko) (Chapron et al., 2014). Na Obr. 5 je znázorněno historické rozšíření medvěda hnědého v Evropě, rozšíření z poloviny 20. století a současná expanze populací.



**Obr. 5** - Rozšíření medvěda hnědého v Evropě v letech 1700-1800, 1955 a 2017.

Zdroj: Rewilding Europe, 2022

Ve Spojených státech amerických se největší populace medvěda hnědého vyskytují na Aljašce, kde se vyskytuje přibližně 30 000 jedinců (McLellan et al., 2017). Ve Spojených státech se vyskytuje především poddruh - medvěd grizzly. V jižních 48 státech USA se vyskytuje v pěti oddělených malých subpopulacích,

mezi kterými nedochází ke genovému toku. Avšak předpokládá se, že tři z těchto populací jsou propojené s populacemi na jižní hranici Kanady (Proctor et al., 2002, 2015). Kanada hostí početné a souvislé populace. Kanadská krajina není tak silně ovlivněna antropogenní fragmentací krajiny jako je například krajina v Evropě.

Rusko hostí nejpočetnější populace medvěda hnědého ve světě. Populace však nejsou dostatečně dobře zdokumentovány, předpokládá se, že se zde vyskytuje 100 000 – 130 000 jedinců (Chestin et al., 1992). Zbytek Asie je řídce osídlen. Početná populace medvěda hnědého se vyskytuje na japonském ostrově Hokkaidó (McLellan et al., 2017). Nejvíce omezeny fragmentací krajiny jsou populace v Evropě a Severní Americe. Populace jsou v těchto lokalitách malé a izolované bez výrazného genového toku.

### **5.3. Vliv fragmentace krajiny na populace medvěda hnědého**

Fragmentace krajiny ovlivňuje populace medvěda hnědého v různých aspektech. Může mít vliv na genetickou variabilitu populací a v reakci na to i na jejich životaschopnost a fitness. Dále může ovlivňovat, jak jsou jedinci schopni se rozšiřovat do nových území. V neposlední řadě má fragmentace krajiny silný vliv na hibernaci medvědů.

#### **5.3.1. Genetická variabilita**

Fragmentace krajiny vede k rozdělení populací medvědů na menší, izolované skupiny, což snižuje genový tok mezi těmito subpopulacemi. Výsledkem je snížení genetické diverzity a zvýšení rizika inbreedingu, což může vést mimo jiné k inbreední depresi (Ashrafzadeh et al., 2018). Ashrafzadeh et al. (2018) zjistili ve své studii z Iránu, že populace medvěda hnědého v izolovaných fragmentovaných habitatech vykazují nižší genetickou diverzitu ve srovnání s populacemi osidlující souvislou krajinu. Podobně, studie provedená na populacích v Severní Americe zjistila, že heterogenita prostředí a ekologická izolace hrají klíčovou roli v distribuci genetické variability medvědů grizzly. Nízká genetická diverzita snižuje adaptivní schopnosti populací na měnící se environmentální podmínky a zvyšuje jejich zranitelnost vůči nemocem a jiným stresovým faktorům (Proctor et al., 2005). Tato zjištění naznačují, že pro udržení genetické diverzity je nezbytné minimalizovat fragmentaci krajiny a podporovat genový tok mezi populacemi.

Studie v Kanadě ukázala, že fragmentace krajiny v důsledku výstavby silnic vedla k významné izolaci populací medvědů grizzly. Tato izolace vedla k snížení demografické stability těchto populací (Proctor et al., 2002). Podobně v Evropě fragmentace krajiny ve středu Apenin v Itálii způsobila izolaci a snížení genetické diverzity místních populací medvěda hnědého (Ciucci et al., 2017).

### 5.3.2. Disperze

Stejně jako pro vlka a rysa, tak i pro medvěda je typická disperze subadultů, kteří si hledají nová neosídlená území (Zedrosser et al., 2007). A to i přesto, že medvědi nejsou striktně teritoriální (McLoughlin et al., 2000). Medvědi potřebují velké domovské okrsky pro hledání potravy, páření a odpočinek. Rozvoj infrastruktury, jako jsou silnice a železnice, může vytvářet bariéry, které omezují pohyb medvědů a zvyšují riziko srážek s vozidly (Bischof et al., 2017). Fragmentace krajiny omezuje schopnost medvědů dispergovat do nových oblastí, což je důležité pro udržení genetické variability a osidlování nových habitatů. Mladí medvědi, kteří hledají nová vhodná stanoviště, často nemohou překonat překážky. Stejně tak, jako pro rysa a vlka, je pro medvěda obtížné překonávat silnice nebo urbanizované oblasti, což omezuje jejich možnosti pro disperzi a osidlování nových území (Proctor et al., 2012).

Udržování konektivity mezi jednotlivými fragmenty habitatů je klíčové pro zajištění dlouhodobé životaschopnosti populací medvěda hnědého. Silniční síť a jiné infrastruktury významně omezují pohyb medvědů a přispívají k fragmentaci jejich habitatů. Studie ukazuje, že správné vybudování ekologických koridorů a přechodů pro volně žijící živočichy může významně snížit negativní dopady fragmentace krajiny a podpořit genový tok mezi izolovanými populacemi (Chetkiewicz & Boyce, 2009). Chetkiewicz a Boyce (2009) ve své studii z Kanady zjistili, že ekologické koridory, které spojují izolované fragmenty habitatu, umožňují medvědům pohyb mezi těmito fragmenty, čímž se zvyšuje genetický tok a snižuje riziko inbreedingu v populaci. Podobně v Evropě byly vybudovány ekologické koridory pro volně žijící druhy, včetně medvěda hnědého, aby se zlepšila konektivita mezi izolovanými populacemi. V Bulharsku byla prostupnost populací pomocí ekologických koridorů otestována. Zjištěním však bylo, že koridory nejsou velmi účinné a medvědům se i tak nedaří mezi subpopulacemi putovat (Kaphegyí et al., 2013). Výzkum provedený v Kanadě ukázal, že vysokorychlostní silnice a další dopravní infrastruktura mají významný negativní dopad na pohybové vzorce medvědů. Pokud je provoz na silnicích hustý, tak se medvědi silnicím více vyhýbají. Toto se může lišit i v závislosti na roční době (Apps et al., 2004). Podobně studie ve Slovinsku zjistila, že medvědi se vyhýbají oblastem s vysokou hustotou silnic, což omezuje jejich přístup k důležitým zdrojům (Kaczensky et al., 2003).

Medvědi hnědí, kteří žijí ve fragmentovaných krajinách jsou vystaveni vyššímu riziku úmrtí kvůli častějším interakcím s lidmi. To zahrnuje střety s automobily na silnicích, konflikty s farmáři kvůli predaci hospodářských zvířat a ilegální lov (Naves et al., 2006).

U medvědů je disperze odlišně dlouhá u jednotlivých pohlaví tak jako u většiny savců. Samice dispergují na podstatně kratší vzdálenosti a méně ochotně překonávají disperzní bariéry než samci. Toto může omezovat schopnost propojování subpopulací a expanzi do nových území (Zedrosser et al., 2007).

### **5.3.3. Hibernace**

Medvěd během zimy zaleze do brlohu a teoreticky vzato by neměl být člověkem ovlivněn. Fragmentace krajiny však nepochybně ovlivňuje výběr doupěte. Pro medvěda je zásadní, aby nebyl během zimy vyrušen. Většinou si brloh buduje alespoň 1 km od lidské aktivity (Linnell et al., 2000).

Hibernace je klíčovým aspektem životního cyklu medvědů, umožňující jim přežít zimní období s omezeným přístupem k potravě. Medvědi si vybírají specifická stanoviště pro hibernaci, která jim poskytují ochranu a vhodné mikroklimatické podmínky (Evans et al., 2016). Fragmentace krajiny může také ovlivnit chování medvědů během hibernace (Linnell et al., 2000). Hibernace je energeticky náročný proces, který vyžaduje klidné a bezpečné prostředí (Evans et al., 2016). Zvýšená lidská aktivita a fragmentace habitatu mohou narušovat hibernaci medvědů, což vede k častějšímu probouzení a vyšším energetickým výdajům (Evans et al., 2016; González-Bernardo et al., 2020; Linnell et al., 2000). Například výzkum provedený ve Švédsku ukázal, že výstavba silnic a další lidské aktivity mohou narušit hibernační stanoviště medvědů, což vede k předčasnému probouzení. Medvědi, kteří byli během hibernace vyrušeni, měli tendenci opustit své nory a hledat nové, což opět může vést ke zvýšené mortalitě, toto nejsilněji ovlivňuje samice s mláďaty (González-Bernardo et al., 2020). Narušení mohou mít dlouhodobé dopady na zdraví a reprodukční úspěch medvědů (vyvádění mláďat).

Fragmentace krajiny ovlivňuje i dostupnost potravy před hibernací. Medvědi před obdobím hibernace prochází tzv. hyperfágií – období ve kterém potřebují získat dostatečné energetické zásoby, aby přečkali zimu. Pokud jsou fragmenty habitatů příliš malé nebo izolované, medvědi mohou mít omezený přístup k potravním zdrojům, což vede k nedostatečnému příjmu potravy a snížení energetických zásob na zimu (Welch et al., 1997).

## 6. Závěr

Fragmentace krajiny způsobená dopravní infrastrukturou, extenzivní výstavbou sídel a dalšími bariérami vytváří prostředí, které znesnadňuje disperzi živočichů mezi jednotlivými habitaty. To může vést k vytvoření malých izolovaných subpopulací, které jsou méně životaschopné a náchylnější k extinkci. Modely ostrovní biogeografie a metapopulační modely poskytují rámec pro pochopení dynamiky těchto izolovaných populací a zdůrazňují význam konektivity mezi fragmenty habitatu.

Specificky u velkých šelem, jako jsou vlk obecný, rys ostrovid a medvěd hnědý je dopad fragmentace krajiny obzvláště silný. Ačkoli každý z těchto druhů má specifické ekologické nároky a rozdílnou schopnost přizpůsobit se měnícímu se prostředí, všechny tři druhy čelí podobným hrozbám spojeným s fragmentací jejich habitatu. Tyto druhy mají velké prostorové nároky a jsou silně závislé na lesních biotopech s nízkou mírou antropogenní disturbance. Disperzní bariéry způsobují, že mladí jedinci obtížně hledají nová teritoria a partnery, což zvyšuje riziko inbreedingu a snižuje celkovou genetickou variabilitu populace.

Z hlediska vlivu fragmentace krajiny na jednotlivé druhy je patrné, že všechny tři šelmy jsou fragmentací negativně ovlivněny, avšak míra a povaha těchto vlivů se liší. Vlč obecný je schopen lépe se přizpůsobit a překonávat fragmentované prostředí, hrozí mu však zvýšené riziko mortality během disperse. Rys ostrovid je z těchto druhů nejvíce závislý na souvislých lesních porostech a jeho schopnost překonávat bariéry je omezená, což ho činí velmi citlivým vůči změnám ve struktuře krajiny. Medvěd hnědý, podobně jako vlk a rys, osidluje rozsáhlé domovské okrsky. Medvěd je více citlivý na vyrušení během zimy, kdy v brlohu přečkává nepříznivé podmínky. Všechny tři druhy čelí zvýšenému riziku genetické izolace a inbreedingu v důsledku fragmentace jejich habitatu. Tento jev je zvláště nebezpečný pro populace s již nízkou genetickou diverzitou, protože může vést ke snížení fitness a adaptabilní schopnosti populace, což zvyšuje pravděpodobnost jejich extinkce. Fragmentace krajiny představuje vážnou hrozbu pro dlouhodobou životaschopnost populací velkých šelem.

Pro efektivní ochranu těchto druhů je nezbytné přijmout komplexní přístup, který zahrnuje, jak ochranu stávajících habitatů, tak obnovení ekologických koridorů za účelem udržení vysoké genetické diverzity. Implementace ekologických koridorů a ochranných zón, stejně jako snaha o minimalizaci konfliktů mezi lidmi a zvířaty, jsou klíčové kroky k zachování těchto významných druhů v ekosystémech. Ochrana velkých šelem a dalších ohrožených druhů vyžaduje spolupráci států a integraci vědeckých poznatků do praktických ochranných strategií. Je důležité monitorovat genetickou variabilitu populací a implementovat opatření ke snížení inbreedingu.

## 7. Seznam literatury

- Alagador, D., Triviño, M., Cerdeira, J. O., Brás, R., Cabeza, M., & Araújo, M. B. (2012). Linking like with like: Optimising connectivity between environmentally-similar habitats. *Landscape Ecology*, 27(2), 291–301. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9704-9>
- Anděl, P. (2010). *Ochrana průchodnosti krajiny pro velké savce* (T. Mináriková & M. Andreas, Ed.). EVERNIA Liberec. ISBN 978-80-903787-5-9
- Anděra, M., & Červený, J. (2009). *Velcí savci v České republice—Rozšíření, historie a ochrana. 2. Šelmy (Carnivora)*. ISBN 978-80-7036-259-4
- Andrén, H. (1994). Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review. *Oikos*, 71(3), 355–366. <https://doi.org/10.2307/3545823>
- Andrén, H. (1997). Habitat Fragmentation and Changes in Biodiversity. *Ecological Bulletins*, 46, 171–181.
- Apps, C. D., McLellan, B. N., Woods, J. G., & Proctor, M. F. (2004). Estimating Grizzly Bear Distribution and Abundance Relative to Habitat and Human Influence. *The Journal of Wildlife Management*, 68(1), 138–152. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2004\)068\[0138:EGBDAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0138:EGBDAA]2.0.CO;2)
- Ashrafzadeh, M.-R., Khosravi, R., Ahmadi, M., & Kaboli, M. (2018). Landscape heterogeneity and ecological niche isolation shape the distribution of spatial genetic variation in Iranian brown bears, *Ursus arctos* (Carnivora: Ursidae). *Mammalian Biology*, 93, 64–75. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.08.007>
- Balbi, M., Petit, E. J., Croci, S., Nabucet, J., Georges, R., Madec, L., & Ernoult, A. (2019). Ecological relevance of least cost path analysis: An easy implementation method for landscape urban planning. *Journal of Environmental Management*, 244, 61–68. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.04.124>
- Barry, T., Gurarie, E., Cheraghi, F., Kojola, I., & Fagan, W. F. (2020). Does dispersal make the heart grow bolder? Avoidance of anthropogenic habitat elements across wolf life history. *Animal Behaviour*, 166, 219–231. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.06.015>
- Basille, M., Herfindal, I., Santin-Janin, H., Linnell, J. D. C., Odden, J., Andersen, R., Arild Høgda, K., & Gaillard, J.-M. (2009). What shapes Eurasian lynx distribution in human dominated landscapes: Selecting prey or avoiding people? *Ecography*, 32(4), 683–691. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05712.x>

- Belotti, E., Heurich, M., Kreisinger, J., Šustr, P., & Bufka, L. (2012). Influence of tourism and traffic on the Eurasian lynx hunting activity and daily movements. *Animal Biodiversity and Conservation*, 35, 235–246. <https://doi.org/10.32800/abc.2012.35.0235>
- Belotti, E., Mayer, K., Kreisinger, J., Heurich, M., & Bufka, L. (2018). Recreational activities affect resting site selection and foraging time of Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 29(2), 181–189. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00053-2018>
- Benson, J. F., Mahoney, P. J., Vickers, T. W., Sikich, J. A., Beier, P., Riley, S. P. D., Ernest, H. B., & Boyce, W. M. (2019). Extinction vortex dynamics of top predators isolated by urbanization. *Ecological Applications*, 29(3), e01868. <https://doi.org/10.1002/eap.1868>
- Bischof, R., Steyaert, S. M. J. G., & Kindberg, J. (2017). Caught in the mesh: Roads and their network-scale impediment to animal movement. *Ecography*, 40(12), 1369–1380. <https://doi.org/10.1111/ecog.02801>
- Bizhanova, N., Steiner, M., Rametov, N., Grachev, A., Grachev, Y., Bepalov, M., Zhaparkulov, T., Saparbayev, S., Sailaukhanuly, A., Bepalov, S., Bolatuly, A., Saparov, K., & Sah, S. A. M. (2022). The Elusive Turkestan Lynx at the Northwestern Edge of Geographic Range: Current Suitable Habitats and Distribution Forecast in the Climate Change. *Sustainability*, 14(15), Article 15. <https://doi.org/10.3390/su14159491>
- Blomqvist, D., Pauliny, A., Larsson, M., & Flodin, L.-Å. (2010). Trapped in the extinction vortex? Strong genetic effects in a declining vertebrate population. *BMC Evolutionary Biology*, 10(1), 33. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-33>
- Bowler, D. E., & Benton, T. G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, 80(2), 205–225. <https://doi.org/10.1017/S1464793104006645>
- Breitenmoser, U., Breitenmoser, C., Okarma, H., Kaphegyi, T., Kaphygyi, U., & Müller, U. (2000). *Action Plan for the Conservation of the Eurasian Lynx in Europe (Lynx lynx)*.
- Breitenmoser, U., Breitenmoser-Würsten, C., Lanz, T., von Arx, M., Antonevitch, A., Bao, W., & Avgan, B. (2014). IUCN Red List of Threatened Species: *Lynx lynx*. *IUCN Red List of Threatened Species*. <https://www.iucnredlist.org/en>, accessed 2024-07-18
- Brito, D., & Fernandez, F. (2000). Dealing with extinction is forever: Understanding the risks faced by small populations. *Ciência E Cultura Journal of the Brazilian Association for the Advanced of Science*, 52, 161–170
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J., von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J. V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., Balčiauskas, L., Balys, V., Bedő, P., Bego, F., Blanco, J., Breitenmoser, U., Brøseth, H., Bufka, L., Bunikyte, R., & Boitani, L. (2014). Recovery of large

- carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science*, 346, 1517–1519.  
<https://doi.org/10.1126/science.1257553>
- Cheptou, P.-O., Hargreaves, A. L., Bonte, D., & Jacquemyn, H. (2017). Adaptation to fragmentation: Evolutionary dynamics driven by human influences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1712), 20160037. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0037>
- Chestin, I. E., Gubar, Y. P., Sokolov, V. E., & Lobachev, V. S. (1992). The brown bear (*Ursus arctos* L.) in the USSR: Numbers, hunting and systematics. *Annales Zoologici Fennici*, 29(2), 57–68.
- Chetkiewicz, C.-L. B., & Boyce, M. S. (2009). Use of Resource Selection Functions to Identify Conservation Corridors. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), 1036–1047.
- Ciucci, P., Altea, T., Antonucci, A., Chiaverini, L., Croce, A. D., Fabrizio, M., Forconi, P., Latini, R., Maiorano, L., Monaco, A., Morini, P., Ricci, F., Sammarone, L., Striglioni, F., Tosoni, E., & Lazio, B. M. N. R. (2017). Distribution of the brown bear (*Ursus arctos marsicanus*) in the Central Apennines, Italy, 2005-2014. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 28(1), 86–91.  
<https://doi.org/10.4404/hystrix-28.1-12049>
- Crooks, K. R., Burdett, C. L., Theobald, D. M., King, S. R. B., Di Marc, M., Rondinini, C., & Boitani, L. (2017). *Quantification of habitat fragmentation reveals extinction risk in terrestrial mammals*.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1705769114>
- Curry-Lindahl, K. (1972). The Brown Bear (*Ursus arctos*) in Europe: Decline, Present Distribution, Biology and Ecology. *Bears: Their Biology and Management*, 2, 74–80.  
<https://doi.org/10.2307/3872571>
- Červený, J., Koubek, P., & Bufka, L. (2006). Velké šelmy v České republice- IV. Rys ostrovid. *Vesmír*, *Vesmír*(85).  
[http://www.velkeselmy.cz/knihovna/a/rok2006/Cerveny\\_et\\_al\\_2006\\_Velke\\_selmy\\_v\\_CR\\_IV\\_Rys\\_ostrovid.pdf](http://www.velkeselmy.cz/knihovna/a/rok2006/Cerveny_et_al_2006_Velke_selmy_v_CR_IV_Rys_ostrovid.pdf) accessed: 2024-2-18
- Dieckmann, U., O'Hara, B., & Weisser, W. (1999). The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(3), 88–90. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01571-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01571-7)
- Dingle, H., & Drake, V. A. (2007). What Is Migration? *BioScience*, 57(2), 113–121.  
<https://doi.org/10.1641/B570206>
- Donfrancesco, V., Ciucci, P., Salvatori, V., Benson, D., Andersen, L. W., Bassi, E., Blanco, J. C., Boitani, L., Caniglia, R., Canu, A., Capitani, C., Chapron, G., Czarnomska, S. D., Fabbri, E., Galaverni, M., Galov, A., Gimenez, O., Godinho, R., Greco, C., ... Mukherjee, N. (2019). Unravelling the Scientific Debate on How to Address Wolf-Dog Hybridization in Europe. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00175>



- Eurostat. (2023). *Demography of Europe*. European Commission, Eurostat.  
<https://data.europa.eu/doi/10.2785/083>
- Evans, A. L., Singh, N. J., Friebe, A., Arnemo, J. M., Laske, T. G., Fröbert, O., Swenson, J. E., & Blanc, S. (2016). Drivers of hibernation in the brown bear. *Frontiers in Zoology*, *13*(1), 7.  
<https://doi.org/10.1186/s12983-016-0140-6>
- Ewers, R. M., & Didham, R. K. (2005). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, *81*(1), 117–142.  
<https://doi.org/10.1017/S1464793105006949>
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *34*(1), 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Filla, M., Premier, J., Magg, N., Dupke, C., Khorozyan, I., Waltert, M., Bufka, L., & Heurich, M. (2017). Habitat selection by Eurasian lynx (*Lynx lynx*) is primarily driven by avoidance of human activity during day and prey availability during night. *Ecology and Evolution*, *7*(16), 6367–6381.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.3204>
- Forman, R. T. T., & Gordon, M. (1993). *Krajinná ekologie* (J. Těšitel, V. Kremsa, & P. Hanousek, Přel.). Praha: Academia. ISBN 80-200-0464-5
- Frame, P. (2004). *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*, edited by L. David Mech and Luigi Boitani. ISBN 9780226516974
- Frankham, R. (2005). Genetics and extinction. *Biological Conservation*, *126*(2), 131–140.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.002>
- Gajdárová, B., Belotti, E., Bufka, L., Duľa, M., Kleven, O., Kutal, M., Ozoliņš, J., Nowak, C., Reiners, T. E., Tám, B., Volfová, J., & Krojerová-Prokešová, J. (2021). Long-distance Eurasian lynx dispersal – a prospect for connecting native and reintroduced populations in Central Europe. *Conservation Genetics*, *22*(5), 799–809. <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01363-0>
- Gese, E. M., Knowlton, F. F., Adams, J. R., Beck, K., Fuller, T. K., Murray, D. L., Steury, T. D., Stoskopf, M. K., Waddell, W. T., & Waits, L. P. (2015). Managing hybridization of a recovering endangered species: The red wolf *Canis rufus* as a case study. *Current Zoology*, *61*(1), 191–205.  
<https://doi.org/10.1093/czoolo/61.1.191>
- Goicolea, T., G. Mateo, R., Aroca-Fernández, M. J., Gastón, A., García-Viñas, J. I., & Mateo-Sánchez, M. C. (2022). Considering plant functional connectivity in landscape conservation and restoration management. *Biodiversity and Conservation*, *31*(5), 1591–1608. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02413-w>
- Gómez-Sánchez, D., Olalde, I., Sastre, N., Enseñat, C., Carrasco, R., Marques-Bonet, T., Lalueza-Fox, C., Leonard, J. A., Vilà, C., & Ramírez, O. (2018). On the path to extinction: Inbreeding and

- admixture in a declining grey wolf population. *Molecular Ecology*, 27(18), 3599–3612.  
<https://doi.org/10.1111/mec.14824>
- González-Bernardo, E., Russo, L. F., Valderrábano, E., Fernández, Á., & Penteriani, V. (2020). Denning in brown bears. *Ecology and Evolution*, 10(13), 6844–6862. <https://doi.org/10.1002/ece3.6372>
- Gula, R., Bojarska, K., Theuerkauf, J., Król, W., & Okarma, H. (2020). Re-evaluation of the wolf population management units in central Europe. *Wildlife Biology*, 2020(2).  
<https://doi.org/10.2981/wlb.00505>
- Hanski, I., Moilanen, A., & Gyllenberg, M. (1996). Minimum Viable Metapopulation Size. *The American Naturalist*, 147(4), 527–541. <https://doi.org/10.1086/285864>
- Hemmingmoorea, H., Aronssona, M., Åkessona, M., Perssona, J., & Andrén, H. (2020). Evaluating habitat suitability and connectivity for a recolonizing large carnivore. *Biological Conservation*, 242, 108352. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108352>
- Hill, J. E., DeVault, T. L., & Belant, J. L. (2021). A review of ecological factors promoting road use by mammals. *Mammal Review*, 51(2), 214–227. <https://doi.org/10.1111/mam.12222>
- Huck, M., Jędrzejewski, W., Borowik, T., Jędrzejewska, B., Nowak, S., & Mysłajek, R. W. (2010b). Analyses of least cost paths for determining effects of habitat types on landscape permeability: Wolves in Poland. *Acta Theriologica*, 56(1), 91–101. <https://doi.org/10.1007/s13364-010-0006-9>
- Huck, M., Jędrzejewski, W., Borowik, T., Miłosz-Cielma, M., Schmidt, K., Jędrzejewska, B., Nowak, S., & Mysłajek, R. W. (2010a). Habitat suitability, corridors and dispersal barriers for large carnivores in Poland. *Acta Theriologica*, 55(2), 177–192. <https://doi.org/10.4098/j.at.0001-7051.114.2009>
- Hulva, P., Černá Bolfíková, B., Woznicová, V., Jindřichová, M., Benešová, M., 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. <https://doi.org/10.1111/ddi.12676>
- Hulva, P., Collet, S., Baránková, L., Valentová, K., Šrutová, J., Bauer, H., Gahbauer, M., Mokry, J., Romportl, D., Smith, A. F., Vorel, A., Zýka, V., Nowak, C., Bolfíková, B. Č., & Heurich, M. (2024). Genetic admixture between Central European and Alpine wolf populations. *Wildlife Biology*, e01281. <https://doi.org/10.1002/wlb3.01281>
- Jaeger, J. A. G. (2000). Landscape division, splitting index, and effective mesh size: New measures of landscape fragmentation. *Landscape Ecology*, 15(2), 115–130.  
<https://doi.org/10.1023/A:1008129329289>

- Jaeger, J. A. G., Bowman, J., Brennan, J., Fahrig, L., Bert, D., Bouchard, J., Charbonneau, N., Frank, K., Gruber, B., & Toschanowitz, K. (2005). Predicting when animal populations are at risk from roads: An interactive model of road avoidance behavior. *Ecological Modelling*, *185*, 329–348. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.12.015>
- Janin, A., Léna, J.-P., Ray, N., Delacourt, C., Allemand, P., & Joly, P. (2009). Assessing landscape connectivity with calibrated cost-distance modelling: Predicting common toad distribution in a context of spreading agriculture. *Journal of Applied Ecology*, *46*(4), 833–841. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01665.x>
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., Zawadzka, B., Borowik, T., Nowak, S., & Mysłajek, R. W. (2008). Habitat suitability model for Polish wolves based on long-term national census. *Animal Conservation*, *11*(5), 377–390. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2008.00193.x>
- Jędrzejewski, W., Niedziałkowska, M., Nowak, S., & Jędrzejewska, B. (2004). Habitat variables associated with wolf (*Canis lupus*) distribution and abundance in northern Poland. *Diversity and Distributions*, *10*(3), 225–233. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00073.x>
- Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jędrzejewska, B., Kowalczyk, R. (2007). Territory size of wolves *Canis lupus*: Linking local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns. *Ecography*. *30*. 66 - 76. [10.1111/j.0906-7590.2007.04826.x](https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04826.x).
- Kaczensky, P., Knauer, F., Krze, B., Jonozovic, M., Adamic, M., & Gossow, H. (2003). The impact of high speed, high volume traffic axes on brown bears in Slovenia. *Biological Conservation*, *111*(2), 191–204. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00273-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00273-2)
- Kaphegyi, T. A. M., Dees, M., Zlatanova, D., Ueffing, C., Dutsov, A., & Kaphegyi, U. (2013). Rapid assessment of linear transport infrastructure in relation to the impact on landscape continuity for large ranging mammals. *Biodiversity and Conservation*, *22*(1), 153–168. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0409-9>
- Keller, L. F., & Waller, D. M. (2002). Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution*, *17*(5), 230–241. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02489-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02489-8)
- Kimura, M., & Weiss, G. H. (1964). *The Stepping Stone Model of Population Structure and the Decrease of Genetic Correlation with Distance*. doi: 10.1093/genetics/49.4.561
- Kramer-Schadt, S., S. Kaiser, T., Frank, K., & Wiegand, T. (2011). Analyzing the effect of stepping stones on target patch colonisation in structured landscapes for Eurasian lynx. *Landscape Ecology*, *26*(4), 501–513. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9576-4>
- Kutal, M. (2013). *Velké šelmy v českých lesích—Význam z pohledu ochrany přírody a myslivosti: Roč. 2. dopl. vydání* (L. Kunc, P. Marhoul, J. Suchomel, & P. Šustr, Ed.). Hnutí DUHA Olomouc. ISBN 978-80-904530-5-0

- Laurance, W. F., & Yensen, E. (1991). Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation*, 55(1), 77–92. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(91\)90006-U](https://doi.org/10.1016/0006-3207(91)90006-U)
- Lavers, J. L., Jones, I. L., & Diamond, A. W. (2007). Natal and Breeding Dispersal of Razorbills (*Alca torda*) in Eastern North America. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 30(4), 588–594. doi: 10.1675/1524-4695(2007)030[0588:NABDOR]2.0.CO;2
- Linnell, J., Swenson, J., Andersen, R., & Barnes, B. (2000). How Vulnerable Are Denning Bears to Disturbance? *Wildlife Society Bulletin*, 28, 400–413. <https://doi.org/10.2307/3783698>
- Lino, A., Fonseca, C., Rojas, D., Fischer, E., & Pereira, M. J. R. (2018). A meta-analysis of the effects of habitat loss and fragmentation on genetic diversity in mammals. *Mammalian Biology*, 94(1), 69–76. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.09.006>
- Lucena-Perez, M., Marmesat, E., Kleinman-Ruiz, D., Martínez-Cruz, B., Węcek, K., Saveljev, A. P., Seryodkin, I. V., Okhlopov, I., Dvornikov, M. G., Ozolins, J., Galsandorj, N., Paunovic, M., Ratkiewicz, M., Schmidt, K., & Godoy, J. A. (2020). Genomic patterns in the widespread Eurasian lynx shaped by Late Quaternary climatic fluctuations and anthropogenic impacts. *Molecular Ecology*, 29(4), 812–828. <https://doi.org/10.1111/mec.15366>
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography* (REV-Revised). Princeton University Press. ISBN 9780691088365
- Marrotte, R., & Bowman, J. (2017). The relationship between least-cost and resistance distance. *PLoS ONE*, 12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174212>
- McLellan, B. N., Proctor, M. F., Huber, D., & Michael, S. (2017). *The IUCN Red List of Threatened Species: Ursus arctos*. IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org/en>, accessed: 2024-07-18
- McLoughlin, P. D., Ferguson, S. H., & Messier, F. (2000). Intraspecific Variation in Home Range Overlap with Habitat Quality: A Comparison among Brown Bear Populations. *Evolutionary Ecology*, 14(1), 39–60. <https://doi.org/10.1023/A:1011019031766>
- McRae, B. H., Dickson, B. G., Keitt, T. H., & Shah, V. B. (2008). Using Circuit Theory to Model Connectivity in Ecology, Evolution, and Conservation. *Ecology*, 89(10), 2712–2724. <https://doi.org/10.1890/07-1861.1>
- Mech, L. D. (1999). *Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs*. <https://doi.org/10.1139/z99-099>
- Morales-González, A., Fernández-Gil, A., Quevedo, M., & Revilla, E. (2022). Patterns and determinants of dispersal in grey wolves (*Canis lupus*). *Biological Reviews*, 97(2), 466–480. <https://doi.org/10.1111/brv.12807>

- Naaykens, T., Roth, J. D., & Dupont, D. (2016). Grey wolf selection for moose calves and factors influencing prey species consumption in southeastern Manitoba. *Proceedings of Manitoba's Undergraduate Science and Engineering Research*, 2. <https://doi.org/10.5203/pmuser.201620553>
- Naves, J., Fernández-Gil, A., Rodríguez, C., & Delibes, M. (2006). Brown bear food habits at the border of its range: a long-term study. *Journal of Mammalogy*, 87(5), 899–908. <https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-318R2.1>
- Niedziałkowska, M., Jędrzejewski, W., Mysłajek, R. W., Nowak, S., Jędrzejewska, B., & Schmidt, K. (2006). Environmental correlates of Eurasian lynx occurrence in Poland – Large scale census and GIS mapping. *Biological Conservation*, 133(1), 63–69. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.022>
- Nowak, S., Mysłajek, R., & B, J. (2008). Density and demography of wolf *Canis lupus* population in the western-most part of the Polish Carpathian Mountains, 1996-2003. *Folia Zoologica -Praha-*, 57, 392–402.
- Okarma, H. (1995). The trophic ecology of wolves and their predatory role in ungulate communities of forest ecosystems in Europe. *Acta Theriologica*, 40, 335–386. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.95-35>
- Opdam, P., Van Apeldoorn, R., Schotman, A., & Kalkhoven, J. (1993). Population responses to landscape fragmentation. In C. C. Vos & P. Opdam (Ed.), *Landscape Ecology of a Stressed Environment* (p. 147–171). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-2318-1\\_7](https://doi.org/10.1007/978-94-011-2318-1_7)
- Pinto, N., & Keitt, T. (2008). Beyond the least-cost path: Evaluating corridor redundancy using a graph-theoretic approach. *Landscape Ecology*, 24, 253–266. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9303-y>
- Pinto, P. V., Beja, P., Ferrand, N., & Godinho, R. (2016). Hybridization following population collapse in a critically endangered antelope. *Scientific reports*, 6, 18788. <https://doi.org/10.1038/srep18788>
- Port, M., Henkelmann, A., Schröder, F., Waltert, M., Middelhoff, L., Anders, O., & Jokisch, S. (2020). Rise and fall of a Eurasian lynx (*Lynx lynx*) stepping-stone population in central Germany. *Mammal Research*, 66(1), 45–55. <https://doi.org/10.1007/s13364-020-00527-6>
- Proctor, M. F., McLellan, B. N., & Strobeck, C. (2002). Population Fragmentation of Grizzly Bears in Southeastern British Columbia, Canada. *Ursus*, 13, 153–160.
- Proctor, M. F., McLellan, B. N., Strobeck, C., & Barclay, R. M. R. (2005). Genetic analysis reveals demographic fragmentation of grizzly bears yielding vulnerably small populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1579), 2409–2416. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3246>

- Proctor, M. F., Nielsen, S. E., Kasworm, W. F., Servheen, C., Radandt, T. G., Machutchon, A. G., & Boyce, M. S. (2015). Grizzly bear connectivity mapping in the Canada–United States trans-border region. *The Journal of Wildlife Management*, 79(4), 544–558. <https://doi.org/10.1002/jwmg.862>
- Proctor, M. F., Paetkau, D., Mclellan, B. N., Stenhouse, G. B., Kendall, K. C., Mace, R. D., Kasworm, W. F., Servheen, C., Lausen, C. L., Gibeau, M. L., Wakkinen, W. L., Haroldson, M. A., Mowat, G., Apps, C. D., Ciarniello, L. M., Barclay, R. M. R., Boyce, M. S., Schwartz, C. C., & Strobeck, C. (2012). Population fragmentation and inter-ecosystem movements of grizzly bears in western Canada and the northern United States: Fragmentation de la Population et Mouvements Inter-Ecosystèmes des Ours Grizzlis dans L’ouest du Canada et le Nord des États-Unis. *Wildlife Monographs*, 180(1), 1–46. <https://doi.org/10.1002/wmon.6>
- Pullinger, M. G., & Johnson, C. J. (2010). Maintaining or restoring connectivity of modified landscapes: Evaluating the least-cost path model with multiple sources of ecological information. *Landscape Ecology*, 25(10), 1547–1560. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9526-6>
- Reed, D. H. (2004). Extinction risk in fragmented habitats. *Animal Conservation*, 7(2), 181–191. <https://doi.org/10.1017/S1367943004001313>
- Rio-Maior, H., Nakamura, M., Álvares, F., & Beja, P. (2019). Designing the landscape of coexistence: Integrating risk avoidance, habitat selection and functional connectivity to inform large carnivore conservation. *Biological Conservation*, 235, 178–188. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.04.021>
- Ripari, L., Premier, J., Belotti, E., Bluhm, H., Breitenmoser-Wursten, C., Bufka, L., Cervený, J., Drouet-Hoguet, N., Fuxjaeger, C., Jedrzejewski, W., Kont, R., Koubek, P., Kowalczyk, R., Krofel, M., Krojerova-Prokesova, J., Molinari-Jobin, A., Okarma, H., Oliveira, T., Remm, J., ... Heurich, M. (2022). Human disturbance is the most limiting factor driving habitat selection of a large carnivore throughout Continental Europe. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 266, 109446. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109446>
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., Schmitz, O. J., Smith, D. W., Wallach, A. D., & Wirsing, A. J. (2014). Status and Ecological Effects of the World’s Largest Carnivores. *Science*, 343(6167), 1241484. <https://doi.org/10.1126/science.1241484>
- Rivera-Ortiz, F. A., Aguilar, R., Arizmendi, M. D. C., Quesada, M., & Oyama, K. (2015). Habitat fragmentation and genetic variability of tetrapod populations. *Animal Conservation*, 18(3), 249–258. <https://doi.org/10.1111/acv.12165>
- Salvatori, V., Donfrancesco, V., Trouwborst, A., Boitani, L., Linnell, J. D. C., Alvares, F., Åkesson, M., Balys, V., Blanco, J. C., Chiriack, S., Cirovic, D., Groff, C., Guinot-Ghestem, M., Huber, D.,

- Kojola, I., Kusak, J., Kutal, M., Iliopoulos, Y., Ionescu, O., ... Ciucci, P. (2020). European agreements for nature conservation need to explicitly address wolf-dog hybridisation. *Biological Conservation*, 248, 108525. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108525>
- Seiler, A. (2000). *Ecological Effects of Roads A review*. 9.
- Schadt, S., Knauer, F., Kaczensky, P., Revilla, E., Wiegand, T., & Trepl, L. (2002). Rule-Based Assessment of Suitable Habitat and Patch Connectivity for the Eurasian Lynx. *Ecological Applications*, 12(5), 1469–1483. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[1469:RBAOSH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[1469:RBAOSH]2.0.CO;2)
- Schlaepfer, D. R., Braschler, B., Rusterholz, H.-P., & Baur, B. (2018). Genetic effects of anthropogenic habitat fragmentation on remnant animal and plant populations: A meta-analysis. *Ecosphere*, 9(10), e02488. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2488>
- Storch, D. (2021). Vymírání – klíčový proces, o němž skoro nevíme. *Živa*. accessed: 20224-3-29
- Storch, D., & Mihulka, S. (2000). *Úvod do současné ekologie*. ISBN 80- 86088-12-0  
[https://www.academia.edu/26363907/%C3%A9vod\\_do\\_sou%C4%8Dasn%C3%A9\\_ekologie](https://www.academia.edu/26363907/%C3%A9vod_do_sou%C4%8Dasn%C3%A9_ekologie)
- Szewczyk, M., Nowak, C., Hulva, P., Mergeay, J., Stronen, A. V., Bolfíková, B. Č., Czarnomska, S. D., Diserens, T. A., Fenchuk, V., Figura, M., Groot, A. de, Haidt, A., Hansen, M. M., Jansman, H., Kluth, G., Kwiatkowska, I., Lubińska, K., Michaux, J. R., Niedźwiecka, N., ... Mysłajek, R. W. (2021). Genetic support for the current discrete conservation unit of the Central European wolf population. *Wildlife Biology*, 2021(2), wlb.00809. <https://doi.org/10.2981/wlb.00809>
- Szewczyk, M., Nowak, S., Niedźwiecka, N., Hulva, P., Špinkytė-Bačkaitienė, R., Demjanovičová, K., Bolfíková, B. Č., Antal, V., Fenchuk, V., Figura, M., Tomczak, P., Stachyra, P., Stępnia, K. M., Zwijacz-Kozica, T., & Mysłajek, R. W. (2019). Dynamic range expansion leads to establishment of a new, genetically distinct wolf population in Central Europe. *Scientific Reports*, 9(1), 19003. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55273-w>
- Templeton, A. R. (2021). Genetic drift. In *Population Genetics and Microevolutionary Theory* (1. vyd.). Wiley. ISBN 978-1-118-50423-9 978-1-119-83607-0
- Thorsen, N. H., Hansen, J. E., Støen, O.-G., Kindberg, J., Zedrosser, A., & Frank, S. C. (2022). Movement and habitat selection of a large carnivore in response to human infrastructure differs by life stage. *Movement Ecology*, 10(1), 52. <https://doi.org/10.1186/s40462-022-00349-y>
- van den Bosch, M., Kellner, K. F., Gantchoff, M. G., Patterson, B. R., Barber-Meyer, S. M., Beyer, D. E., Erb, J. D., Isaac, E. J., MacFarland, D. M., Moore, S. A., Norton, D. C., Petroelje, T. R., Price Tack, J. L., Roell, B. J., Schrage, M., & Belant, J. L. (2023). Habitat selection of resident and non-resident gray wolves: Implications for habitat connectivity. *Scientific Reports*, 13(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-023-47815-0>

- Watling, J. I., Nowakowski, A. J., Donnelly, M. A., & Orrock, J. L. (2011). Meta-analysis reveals the importance of matrix composition for animals in fragmented habitat: Connectivity meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 20(2), 209–217. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00586.x>
- Wayne, R. K., Lehman, N., Allard, M. W., & Honeycutt, R. L. (1992). Mitochondrial DNA Variability of the Gray Wolf: Genetic Consequences of Population Decline and Habitat Fragmentation. *Conservation Biology*, 6(4), 559–569. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.06040559.x>
- Welch, C. A., Keay, J., Kendall, K. C., & Robbins, C. T. (1997). Constraints on Frugivory by Bears. *Ecology*, 78(4), 1105–1119. <https://doi.org/10.2307/2265862>
- Wiegand, T., Revilla, E., & Moloney, K. A. (2005). Effects of Habitat Loss and Fragmentation on Population Dynamics. *Conservation Biology*, 19(1), 108–121. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00208.x>
- Worldostats. (2024, červen 27). Grey Wolf Population By Country 2024. *Worldostats*. <https://worldostats.com> accessed: 2024/7/13
- Zedrosser, A., Støen, O.-G., Sæbø, S., & Swenson, J. E. (2007). Should I stay or should I go? Natal dispersal in the brown bear. *Animal Behaviour*, 74(3), 369–376. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.09.015>
- Zimmermann, F., Breitenmoser-Würsten, C., & Breitenmoser, U. (2005). Natal dispersal of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in Switzerland. *Journal of Zoology*, 267(4), 381–395. <https://doi.org/10.1017/S0952836905007545>

## 8. Seznam obrázků

- Obr. 1- vlastní zpracování podle: Carrière, S., Hervé, D., Andriamahefazafy Ramaromanana, F., & Méral, P. (2011). Corridors: Compulsory passages? The Malagasy example. In *Protected areas, sustainable land* (pp. 53–69).
- Obr. 2- Seiler, A. (2000). Ecological Effects of Roads A review. [https://www.researchgate.net/publication/240639937\\_Ecological\\_Effects\\_of\\_Roads\\_A\\_review](https://www.researchgate.net/publication/240639937_Ecological_Effects_of_Roads_A_review)
- Obr. 3, 4, 5. - Ledger, S.E.H., Rutherford, C.A., Benham, C., Burfield, I.J., Deinet, S., Eaton, M., Freeman, R., Gray, C., Herrando, S., Puleston, H., Scott-Gatty, K., Staneva, A. and McRae, L. (2022) *Wildlife Comeback in Europe: Opportunities and challenges for species recovery*. Final report to Rewilding Europe by the Zoological Society of London, BirdLife International and the European Bird Census Council. London, UK: ZSL, str. 61, 78, 101, ISBN 978-0-900881-95-4