

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie



**Lucie Kopřivová**

Trofická nika vlka obecného v pleistocénu a recentu  
Trophic niche of the grey wolf in Pleistocene and Recent

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: prof. RNDr. Pavel Hulva, Ph.D.

Praha, 2025

**Charles University**

**Faculty of Science**

Study programme: Biology



**Lucie Kopřivová**

Trophic niche of the grey wolf in Pleistocene and Recent  
Trofická nika vlka obecného v pleistocénu a recentu

Type of thesis

Bachelor's thesis

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

Prague, 2025

*Děkuji svému školiteli prof. RNDr. Pavlu Hulvovi, Ph.D. za odborné vedení, cenné rady a komentáře k mé bakalářské práci. Poděkování patří i mému konzultantovi Mgr. Michalovi Škrobánkovi za podporu a hodnotné rady při zpracování práce.*

*Ráda bych také poděkovala mému věrnému příteli Jackovi, mé rodině, která mi byla společně s mými přítelkyněmi Marií, Adélou, Barborou a Michaelou, vždy pevnou oporou.*

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci napsala sama z uvedených zdrojů a literatury. Při práci jsem využila AI k lepšímu pochopení a překladu některých článků.

V Praze, 28. 4. 2025

Lucie Kopřivová

## **ABSTRAKT**

Vlk obecný (*Canis lupus*) je významným predátorem současných ekosystémů, ve kterých zásadně ovlivňuje strukturu okolních společenstev a podílí se tak na udržování ekologické rovnováhy. Je charakteristický svou hyperkarnivorií, která z něj činí specialistu na lov a konzumaci především živočišné potravy. Trofická nika vlka je ale značně flexibilní a dokáže se přizpůsobit aktuálním podmínkám prostředí i momentálně dostupné kořisti. Tato adaptabilita se projevila již během pleistocénu, na jehož konci vlk dokázal přetrvat i přes proměnlivost klimatu a úbytek tehdejší megafauny, včetně jeho přirozené kořisti. Také v současnosti vlk prokazuje schopnost reagovat na měnící se přírodní podmínky související s výskytem jeho kořisti. Zároveň je dnes jeho trofická nika silně determinována i přítomností lidí, kteří jsou prostřednictvím své činnosti a zásahů do přírodní krajiny podstatným faktorem formujícím jeho potravní strategii. Právě s tím souvisí i momentálně stupňující se konflikt mezi vlky a lidmi, spojený především s predací na hospodářská zvířata, který může mít na populace vlků velice negativní dopad.

**Klíčová slova:** vlk obecný, hyperkarnivorie, megafauny, trofická nika, human-wildlife konflikt

## **ABSTRACT**

The grey wolf (*Canis lupus*) is a significant predator in contemporary ecosystems, where it essentially influences the structure of surrounding communities and contributes to maintaining ecological balance. It is characterized by its hypercarnivory, which makes it a specialist in hunting and consuming primarily animal-based food. However, the wolf's trophic niche is highly flexible and can adapt to current environmental conditions and currently available prey. This adaptability was already evident during the Pleistocene, at the end of which the wolf managed to survive despite climatic fluctuations and the decline of the then-existing megafauna, including its natural prey. Even today, the wolf demonstrates the ability to respond to changing environmental conditions related to its prey availability. At the same time, its trophic niche is now strongly determined by the presence of humans, whose activities and interventions in the natural landscape are a major factor in shaping its feeding strategies. This is closely linked to the currently intensifying conflict between wolves and humans, primarily associated with predation on livestock, which can have a severely negative impact on wolf populations.

**Key words:** grey wolf, hypercarnivory, megafaunas, trophic niche, human-wildlife conflict

# Obsah

1	Úvod.....	1
2	Fylogenetické linie vlka obecného ( <i>Canis lupus</i> ).....	2
3	Role a trofická nika v pleistocénu.....	3
3.1	Potravní ekologie beringských vlků.....	3
3.2	Potravní ekologie indických a himalájských vlků .....	5
4	Výkyvy ve výběru kořisti způsobené klimatickými změnami.....	6
5	Velké pleistocenní vymírání a osud megafauny na konci doby ledové.....	8
5.1	Vliv na potravu vlka.....	8
6	Vývoj trofické niky vlka po pleistocénu .....	10
6.1	Domestikace <i>Canis lupus f. familiaris</i> .....	10
6.2	Dopad lidské přítomnosti na vlky v recentní době.....	11
7	Současná trofická nika .....	12
7.1	Jelenovití.....	12
7.2	Prase divoké.....	14
7.3	Malí savci.....	15
7.4	Rybí složka potravy .....	17
8	Predace na hospodářských zvířatech.....	18
9	Závěr .....	21
10	Seznam použité literatury.....	22

# 1 Úvod

Vlk obecný (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) je zástupcem čeledi psovitých, spadajícího do řádu šelem, a náležejícího do třídy savců. Společně s kojotem (*Canis latrans* Say in James, 1823), šakalem obecným (*Canis aureus* Linnaeus, 1758) a psem domácím (*Canis lupus f. familiaris* Linnaeus, 1758) představují vlci v rámci psovitých šelem monofyletickou skupinu vlkovitých (Bardeleben et al., 2005).

Vlci mají v ekosystémech důležitou roli vrcholových predátorů, kteří mohou ovlivňovat jak populace kořisti, tak i populace jiných predátorů (Levi and Wilmers, 2012; Vucetich et al., 2002). Celkově tedy významně zasahují do složení fauny a flóry místních ekosystémů a formují tak jejich strukturu (Frank, 2008). Již od pleistocénu jsou vlci označováni za hyperkarnivory lovcí převážně kořist větších rozměrů (Landry et al., 2021). Na konci tohoto období se dokázali přizpůsobit měnící se potravní nabídce a na rozdíl od většího a specializovanějšího pravlka obrovského (*Canis dirus* Leidy, 1858), který byl v pleistocénu také významným predátorem, dokázali toto období přežít (Landry et al., 2021; Neufeld, 2018).

Vlci se ale dokázali přizpůsobit i současnému světu, který je značně ovlivněn přítomností člověka, a ačkoliv dnes loví vlci zejména kopytníky, může být jejich potrava za určitých okolností velice různorodá a variabilní (Di Bernardi et al., 2025; Mysłajek et al., 2022; Sidorovich et al., 2017). S tím souvisí i v poslední době vzrůstající útoky na hospodářská zvířata, které mohou být výsledkem několika faktorů, včetně rozsáhlých změn v jejich přirozeném prostředí (Hawkinson et al., 2025; Mayer et al., 2022; Šuba et al., 2023). Tento konflikt mezi lidmi a vlky v poslední době rychle narůstá a vyzdvihuje tak důležitou otázku týkající se ochrany vlků, stejně tak jako nalezení možného způsobu jejich soužití s lidmi a jejich hospodářskými zvířaty (Di Bernardi et al., 2025).

Cílem této bakalářské práce je tedy popsat a sjednotit současné poznatky o trofické nize vlka s ohledem na faktory, které ji ovlivňují a formují, a to v období pleistocénu bez výrazného vlivu člověka a v recentních ekosystémech, kdy má člověk zásadní vliv zejména na společenstva velkých savců. Zároveň se práce snaží porovnat možné rozdíly v preferenci kořisti ovlivněné klimatem, prostředím či dostupnou faunou.

## 2 Fylogenetické linie vlka obecného (*Canis lupus*)

Vlky můžeme rozdělit do tří hlavních linií: Holarktické, Tibetské a Indické (Hennelly et al., 2024). V rámci holarktu, tedy oblasti Eurasie a Severní Ameriky, obývají vlci rozsáhlá území. Významnou roli v jejich rozšíření sehrála v pleistocénu beringská populace, od níž je odvozován původ současných vlků (Koblmüller et al., 2016; Loog et al., 2020; Schär et al., 2018). Oproti tomu linie Tibetská a Indická zůstaly izolovány, což je zřejmě i důvodem jejich genetické unikátnosti (Aggarwal et al., 2003; Hennelly et al., 2021; Sharma et al., 2004). Díky pevninskému mostu v Beringii, který Eurasii se Severní Amerikou spojoval, dokázala tato populace zhruba před 25 000 lety masivně expandovat a rozšířit se tak i do Severní Ameriky (Loog et al., 2020; Salis et al., 2022). Během posledního glaciálního maxima, kdy docházelo v severních oblastech k rozsáhlejším výkyvům klimatu, byla zároveň tato schopnost migrace důležitá pro udržení populací vlků a umožnila tak jejich přežití (Loog et al., 2020).

Tibetská linie, která je označována jako vlk mongolský (*Canis lupus chanco* Gray, 1863), se nachází v oblasti od východního Kašmíru až po území Tibetu a východního Nepálu a je v současné době přiřazována k poddruhu vlka obecného (*Canis lupus*). Indická linie je přiřazována k poddruhu označovanému jako vlk indický (*Canis lupus pallipes* Sykes, 1831) a je rozšířena na území indického subkontinentu (Sharma et al., 2004). Nicméně indický původ byl zjištěn i u vlků v jihozápadní Asii, konkrétně v nížinných oblastech Pákistánu, který představuje podstatné kontaktní zóny mezi všemi třemi liniemi (Hennelly et al., 2024). Obě tyto populace ale v dnešní době výrazně ubývají a jsou zařazeny mezi ohrožené druhy (Dhendup et al., 2024; Jhala et al., 2022).

Právě na indickém subkontinentu byly během pleistocénu přítomny starobylé linie indického a himalájského vlka, které byly důležité pro vývoj zdejších vlků (Aggarwal et al., 2003). Avšak zařazení těchto starobylých linií k dnešnímu vlkovi indickému (*Canis lupus pallipes*) a vlkovi mongolskému (*Canis lupus chanco*) je stále hojně diskutováno (Aggarwal et al., 2003; Joshi et al., 2020). Některé genetické studie podotýkají, že tyto starobylé linie jsou od těch současných distinktní a měly by být řazeny jako druhy samostatně, nikoliv jen jako vnitřní součást zmíněných poddruhů (Hennelly et al., 2021; Srinivas and Jhala, 2024; Wang et al., 2022). Tato otázka ohledně taxonomického zařazení těchto původních vlků není tedy jednoznačně rozřešena a zůstává předmětem dalšího zkoumání.

### 3 Role a trofická nika v pleistocénu

V průběhu pleistocénu obývali vlci rozsáhlé oblasti napříč severní polokoulí, zahrnující celou Eurasii a Severní Ameriku od Velkých jezer na východě až po jižní hranici s Mexikem (Loog et al., 2020). V Evropě byla jejich role predátora stěžejní již od pozdní fáze středního pleistocénu, tedy doby, kdy zde došlo k jejich významnému rozšíření (Flower et al., 2021; Sardella et al., 2014). V tomto období se střídaly fáze glaciálů a interglaciálů, při kterých docházelo ke změnám a posunům areálů tehdejší fauny a flóry (Fox-Dobbs et al., 2008; Pacheco et al., 2022). Kromě proměnlivosti klimatu byly v těchto obdobích časté překryvy trofických nik s ostatními predátory a docházelo zde tak k časté kompetici (Flower et al., 2021). Konkurence s ostatními masožravci a typ dostupné kořisti byly hlavními faktory, které vedly k výrazným posunům v potravě vlků směrem k mrchožravosti nebo specializaci na menší kořist (Flower and Schreve, 2014). Vzhledem k tomu, že důležitý aspekt určující složení potravy vlků v pleistocénu bylo právě prostředí, a jejich areál rozšíření zahrnoval takřka celou severní polokouli, u nich můžeme pozorovat značné rozdíly ve složení kořisti dle regionů, které osidlovali (Flower and Schreve, 2014; Loog et al., 2020). Schopnost vlků přizpůsobit se značně proměnlivé potravní nabídce v průběhu pleistocenních glaciálních a interglaciálních cyklů poukazuje, že byli úspěšnými potravními generalisty (Flower et al., 2021).

#### 3.1 Potravní ekologie beringských vlků

Oblast Beringie, nacházející se na severozápadě Severní Ameriky a na východě Asie, je považována za důležité místo mezikontinentální výměny terestrické fauny čtvrtohor a za klíčovou pro vytvoření tamější struktury a biogeografie. Již dříve zmiňovaný pevninský most, oddělující západní a východní Beringii, představoval pro tyto regiony významnou křižovatku (Cook et al., 2005; Salis et al., 2022). Díky tomu se oblast východní Beringie, která zahrnovala území Aljašky a Yukonu, v pleistocénu vyznačovala bohatou diverzitou savčí fauny (Fox-Dobbs et al., 2008).

Na území Aljašky byla velice komplexní a dynamická síť tamních masožravců, včetně lvů jeskynních (*Panthera spelaea* Goldfuss, 1810), medvědů jeskynních (*Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794), kočkovitých šelem (*Homotherium serum* Cope, 1893) anebo medvědů krátkočelých (*Arctodus simus* Cope, 1897) (Bocherens, 2015; Fox-Dobbs et al., 2008). V porovnání s většinou pleistocenních druhů dokázali vlci přežít po dlouhá období pozdního pleistocénu. Jejich potrava zahrnovala četné druhy býložravců, jako byli koně (*Equus lambei* Hay, 1917), sobi (*Rangifer tarandus* Linnaeus, 1758) a bizoni (*Bison bison* Linnaeus, 1758), ale také se v ní objevovali jelenovití, včetně jelena evropského (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758), losa evropského (*Alces alces* Linnaeus, 1758) nebo jelena wapiti (*Cervus canadensis* Erxleben, 1777) (Dale Guthrie, 2006;

Drucker et al., 2003; Fox-Dobbs et al., 2008). Byla zaznamenána i přítomnost rostlinných materiálů a v určitých obdobích byli jejich kořistí i mamuti srstnatí (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799) a někteří turovití (*Symbos cavifrons* Leidy, 1852) (Fox-Dobbs et al., 2008). Diverzita tehdejších býložravců byla v pleistocénu výrazně vyšší, což by mohlo v určitých případech vést i k degradaci habitatů. Vlci mohli jejich lovem významně regulovat velikosti jejich populací a zabraňovat tak možným škodám (Van Valkenburgh et al., 2016).

V různých časových obdobích pozdního pleistocénu se vlci živili různorodou kořistí. Dle analyzovaných fosilií byla například v pre-glaciálu kořist většiny vlků složena z různých druhů býložravců, jako byli například turovití nebo sobi. (Fox-Dobbs et al., 2008; Leonard et al., 2007). Fox-Dobbs et al. (2008) také uvádí, že byly zjištěny i případy dvou individuálních vlků, kteří byli přímo specialisty na lov sobů, což u žádného jiného masožravce v tomto období pozorováno nebylo. Podstatná část vlků se ale zaměřovala i na koně či bizony, kteří se v potravě vlků vyskytovali i během ostatních period (Leonard et al., 2007). Navíc byl také v této době zjištěn překryv ve výběru kořisti s kočkovitými šelmami. Během doby maximálního zalednění a postglaciálu docházelo k překryvu se lvy americkými (*Panthera atrox* Leidy, 1853), ale také například s medvědy hnědými (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758), kteří v těchto fázích lovíli soby stejně jako vlci. U dvou individuálních vlků z doby maximálního zalednění byla dokonce zjištěna specializace na mamuty, zde však nemůžeme jistě mluvit o predaci, ale spíše o konzumaci již mrtvých jedinců, ulovených jinými většími masožravci nebo uhynulých jedinců v důsledku přirozené smrti (Fox-Dobbs et al., 2008). V první řadě byli ale mamuti loveni hlavně lidmi, kteří k tomuto náročnému úkonu měli odpovídající schopnosti a strategie, a v potravě beringských masožravců se mamut objevoval pouze vzácně (Fox-Dobbs et al., 2008; Wilczyński et al., 2019).

Yukonští vlci byly již od pleistocénu považováni za specialisty na lov několika velkých kopytníků a nejvýznamnější složkou jejich potravy byli právě koně (*Equus sp.* Linnaeus, 1758) (Landry et al., 2021). Výhodou byla jejich hojnost, ale také dominance v tehdejší bohaté fauně Yukonu (Harrington, 2011). Koně zaujímali více než polovinu souhrnné potravy, přičemž velká část byla tvořena i soby, a v menší míře se zde mohli objevovat také pižmoni (*Ovibos moschatus* E. A. W. von Zimmermann, 1780) nebo ovce aljašské (*Ovis dalli* E. W. Nelson, 1884) (Landry et al., 2021).

Západní Beringie, konkrétně oblast Sibíře, byla v pleistocénu obývána bohatou megafaunou velkých býložravců. Čítala rozmanité množství druhů včetně mamutů srstnatých (*Mammuthus primigenius*), bizonů pravěkých (*Bison priscus* Bojanus, 1827), nosorožců srstnatých (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799) a pižmoňů (*Ovibos moschatus*) (Baryshnikov et al., 2010; Fox-Dobbs et al., 2008). U těchto býložravců ale docházelo dost často k uhynutí kvůli hladu, špatnému

počasí nebo díky povodním. Nabízeli tak pravidelný přísun mršin, což vedlo k tomu, že mnoho masožravců se stalo mrchožrouty, a právě vlci mezi ně v této oblasti patřili (Baryshnikov et al., 2010). V potravní preferenci se zde ale vlci překrývali s medvědy jeskynnými (*Ursus spelaeus*) a lvy jeskynnými (*Panthera spelaea*), kteří zde byli také podstatnými predátory a zřejmě i mrchožrouty (Kosintsev et al., 2022).

### 3.2 Potravní ekologie indických a himalájských vlků

V pleistocénu byla fauna pestrá i v rámci indického subkontinentu, na kterém zahrnovala mnohé druhy z čeledi koňovitých, jako byli *Equus cf. E. hemionus* (Pallas, 1775) a *Equus cf. E. sivalensis* (Falconer & Cautley, 1849). Vyskytovali se zde také zástupci z čeledi nosorožcovitých, například *Rhinoceros cf. R. unicornis* (Linnaeus, 1758) (Costa, 2017). Hojně zastoupená tu byla i čeleď turovitých, včetně *Boselaphus sp.* (de Blainville, 1816), *Bos sp.* (Linnaeus, 1758), *Gazella sp.* (de Blainville, 1816) a například i *Antilope cervicapra* (Linnaeus, 1758). Kromě velkých kopytníků se zde vyskytovali i menší savci, jako například *Lepus sp.* (Linnaeus, 1758) (Roberts et al., 2014).

Faunu v okolí Tibetské náhorní plošiny výrazně ovlivnilo její postupné a dlouhodobé vyzdvihování. Druhy obývající její okolí, které zahrnovaly například zástupce čeledi turovitých a jelenovitých, se tak musely potýkat s velice nehostinnými a extrémními podmínkami (He et al., 2018; Qiu and Li, 2005). Významným zde byl například *Equus kiang* (Moorcroft, 1841) z čeledi koňovitých, který se těmto vysokohorským oblastem přizpůsobit dokázal (Ren et al., 2024). I zde se ale vyskytovali menší savci z řádů zajíců či hlodavců (Qiu and Li, 2005).

Vlci měli tedy v těchto oblastech přístup k bohaté diverzitě druhů, které mohly představovat jejich potenciální kořist. Avšak složení potravy zdejších vlků z období pleistocénu zůstává i nadále málo prozkoumané a tím pádem představuje možný cíl pro budoucí studie v této oblasti, které by tuto problematiku mohly pokrýt.

## 4 Výkyvy ve výběru kořisti způsobené klimatickými změnami

Nestálé podnebí pleistocénu bylo důležitým faktorem určujícím kořist vlků (Flower and Schreve, 2014; Pacheco et al., 2022). V důsledku klimatických výkyvů, zapříčiněných přechody mezi glaciály a interglaciály, docházelo k přeměnám prostředí, které výrazně ovlivňovaly megafaunu představující místní ekosystémy (Mann et al., 2015; Pacheco et al., 2022). Populační velikosti druhů tak procházely opakovanými obdobími růstu a propadu (Mann et al., 2015). Rozmanitost kořisti a otevřenost prostředí byly tak společně s klimatickými faktory rozhodujícími činiteli určujícími potravu psovitých šelem pleistocénu (Flower and Schreve, 2014). Schopnost překonávat tyto proměnlivé podmínky byla určující pro dlouhodobé přežití vlků (Flower et al., 2021). Posuny ve výběru kořisti, a tedy i určitý stupeň jejich potravní flexibility, byly prokázány ve studiích prováděných na britských fosilních vlcích, ve kterých byly demonstrovány i morfologické adaptace týkající se čelistí, chrupu a také tělesné hmotnosti (Flower, 2016; Flower et al., 2021). Tato dovednost, pohotově reagovat na měnící se okolí, vedla ke zmírnění potenciálních environmentálních dopadů (Flower et al., 2021).

V rámci interglaciálu středního pleistocénu MIS 7 byla pozornost vlků zaměřena jak na malou kořist, tvořenou zajícem bělákem (*Lepus timidus* Linnaeus, 1758), tak na velkou kořist, tvořenou tarpanem stepním (*Equus ferus* P. Boddaert, 1785). Ve výsledku vlci konzumovali širokou škálu býložravců, což zřejmě umožňovala příznivost této periody (Flower et al., 2021). Díky bohatšímu spektru bezmasé potravy, na jejichž zpracování zde byli jedinci i přizpůsobeni, docházelo také k všežravosti. Celkově se vlci v tomto období vyznačovali mělčími čelistmi a výrazně menší velikostí těla (Flower, 2016; Flower and Schreve, 2014). Toto tvrzení je však v kontrastu s výše zmíněnou recentní studií Flower et al. (2021), jejíž výsledky naznačují, že vlci v tomto čase lovíli i kořist velkých rozměrů, i když jejich kranio-dentální morfologie odpovídala spíše přizpůsobení na menší kořist (Flower and Schreve, 2014). Výsledky studie Flower et al. (2021) tedy poukazují na evidentní zpoždění mezi morfologickou odpovědí a predátorským chováním. Zároveň zde vlci obývali společný prostor s hyenami skvrnitými (*Crocota crocuta* Erxleben, 1777), se kterými v této fázi sdíleli stejnou niku. Nicméně ze získaných dat nevyplývalo, že by vlci v jejich přítomnosti museli lovit menší kořist. Vzájemně se tedy tyto dva druhy nevytlačovaly a byly schopny stále konzumovat dostatečné množství kořisti (Flower et al., 2021).

V pozdějším úseku MIS 5, tedy rané části poslední doby ledové, lovíli vlci v této oblasti pouze kořist větších rozměrů, převážně soby nebo bizony pravěké (*Bison priscus*) (Flower et al., 2021). To jim zřejmě ulehčovala jejich větší velikost, kterou se značně lišili od jedinců v jiných periodách. Vzhledem k přítomnosti velice chladných a drsných podmínek lze předpokládat, že větší velikost

těla byla podmíněna Bergmannovým pravidlem (Flower, 2016). Vlci se tu ale také lišili svou hyperkarnivorií a silnějšími čelistmi, které byly adaptovány na efektivní zpracovávání masa. Zároveň u nich byla zvýšená úroveň mrchožravosti, pravděpodobně v souvislosti s nepřítomností hyeny skvrnité (*Crocuta crocuta*), pro kterou je toto chování typické a v tomto období se zde nevyskytovala (Flower and Schreve, 2014; Shao et al., 2022). S ohledem na zvýšené opotřebení zubů a značný výskyt jejich zlomenin, byla patrná i konzumace kostí (Flower and Schreve, 2014). Právě tyto znaky mohou sloužit jako ukazatele obtížnosti získání potravy, a tedy i potřeby využívat veškeré přístupné zdroje (Flower and Schreve, 2014; Van Valkenburgh et al., 2019). Souhrnně s odlišnou morfologií vlků tohoto období to nejspíše odráželo vysoké hodnoty potravního stresu a nedostatečné množství dostupné potravy (Flower and Schreve, 2014). Navíc zde docházelo k překryvu s medvědem hnědým (*Ursus arctos*), který mohl lovit bizony stejně jako vlci (Flower et al., 2021).

Pokročilejší úsek poslední doby ledové se vyznačoval více stlačenými nikami býložravců. V této době, zvané MIS 3, lovili vlci široký rozsah velké kořisti, která představovala tarpany stepní (*Equus ferus*), bizony pravěké (*Bison priscus*) nebo nosorožce srstnaté (*Coelodonta antiquitatis*) (Flower et al., 2021). I přes to, že se MIS 3 nacházel v chladném stádiu, symbolizoval oproti MIS 5 klimatické zlepšení a byl specifický ve vysoké kořistní dostupnosti (Flower et al., 2021; Flower and Schreve, 2014). Současně velikost vlků odpovídala víceméně té u jedinců z periody MIS 7, se kterými sdíleli i specializaci na drcení potravy a vyšší sklony k všežravosti. V tomto časovém úseku tedy opět nebyly morfologie a predátorské chování v souladu. Toto zjištění je překvapivé vzhledem k situaci v MIS 5, kde morfologie i výběr kořisti ve shodě byly (Flower et al., 2021; Flower and Schreve, 2014).

Podobnost vlků z MIS 3 a MIS 7 je přisuzována srovnatelným paleo-environmentálním podmínkám panujícím v těchto úsecích (Flower, 2016; Flower et al., 2021; Flower and Schreve, 2014). V této fázi doby ledové vlci opět koexistovali a dělili se o prostor s hyenami skvrnitými (*Crocuta crocuta*), ale například i lvy jeskynnými (*Panthera spelaea*) (Flower et al., 2021; Robu et al., 2024). Studie provedená na pozdně pleistocenní populaci vlků z oblasti Jižních Karpat v Rumunsku odhalila také možnou interakci s medvědy jeskynnými (*Ursus spelaeus*), kteří jeskyně využívali k hibernaci. Medvědi byli patrně i součástí potravy vlků, ale jednalo se spíše o vzácnou mrchožravost než o aktivní lov, a stále byl jejich podíl v potravě výrazně menší v porovnání s převládajícími jelenovitými, mezi něž patřil například jelen evropský (*Cervus elaphus*) (Robu et al., 2024). Tato mimořádná adaptabilita vůči měnícímu se okolí a vysoká odolnost vlka v MIS 3 umožnila jeho přetrvání a přítomnost v době, kdy ostatní druhy již postihlo vyhynutí (Flower, 2016; Robu et al., 2024).

## 5 Velké pleistocenní vymírání a osud megafauny na konci doby ledové

V průběhu starších čtvrtohor došlo k masivnímu vymírání, které vedlo ke značnému kolapsu globální megafauny a k výrazné ztrátě biodiverzity (Barnosky, 2008; Smith et al., 2022). Tato poslední velká epizoda vymírání na Zemi se odehrála přibližně před 11,7 tisíci lety a vyžádala si až dvě třetiny přítomných savců (Barnosky, 2008; Landry et al., 2021). Míra intenzity vymírání se geograficky odlišovala, ale nejvýraznější byl dopad v Severní Americe. Změny v distribuci druhů, a vymírání se ale týkaly i severní Eurasie, kde byla zaznamenána podobná situace (Stuart, 2015). Velkou roli zde hrál radikální přechod závěrečného glaciálu poslední doby ledové (Mann et al., 2015; Polyak et al., 2012).

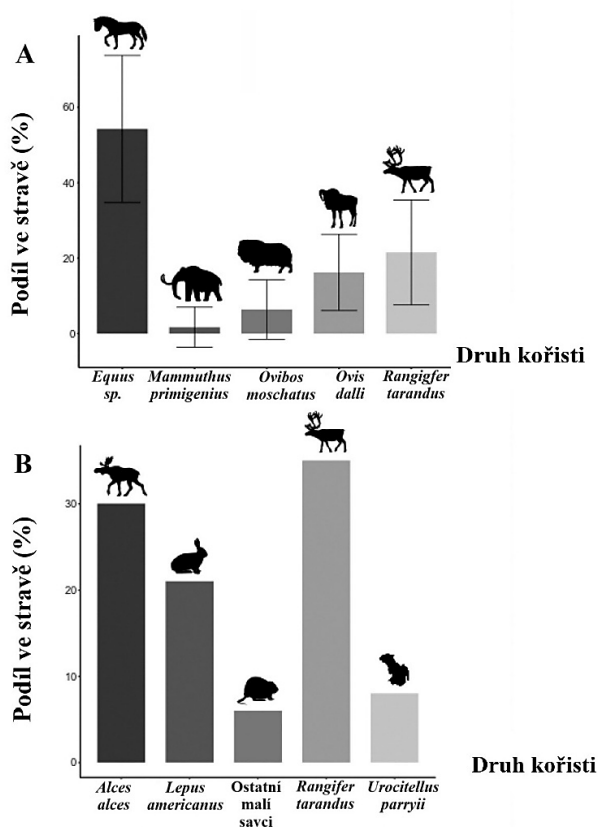
Tehdy velmi rozmanitá pleistocenní fauna se musela vypořádat s měnící se krajinou, a také zablokovanými disperzními cestami. Výrazně snížená možnost disperze mohla být rozhodujícím kritériem přežití (Harington, 2011; Mann et al., 2015). V souhrnu byla dostupnost některých habitatů snížena, čímž došlo ke změnám v demografii druhů a tedy pravděpodobně i následnému vymírání (Sandom et al., 2014; Van Der Zee et al., 2022). Stěžejním faktorem se ale zdají být i lidé, kteří růstem své populace a zdokonalováním svých loveckých strategií výrazně narušovali přírodní stanoviště (Barnosky, 2008; Sandom et al., 2014). Lovem megafauny býložravců mohlo dojít k jejich výrazné eliminaci a tím pádem i ztrátě jejich funkčních rolí spásáčů v ekosystému. To bylo nepříznivé pro menší býložravce, kteří byli závislí na rozmanité vegetaci vytvořené právě jejich vlivem. Skutečnost, že růst lidské populace s vymíráním na konci čtvrtohor koreloval, byla zřejmě rozdílem, který odlišoval změny na konci pleistocénu od ostatních přechodů mezi glaciály a interglaciály (Barnosky, 2008; Smith et al., 2022).

### 5.1 Vliv na potravu vlka

Vlk obecný (*Canis lupus*) pleistocenní vymírání jako jeden z mála druhů přežil a dokázal si své rozšíření na severní části zeměkoule zachovat (Leonard et al., 2007; Loog et al., 2020). I přes to, ale měly tyto události markantní vliv na složení jeho kořisti (Landry et al., 2021; Mann et al., 2015). Ztrátou ekologické pestrosti došlo k reorganizaci zbylých přeživších taxonů a v kontextu s vyhnutím jiných velkých predátorů i k modifikaci interakcí mezi jednotlivými masožravci. Avšak vcelku byla pro vlky tato výhoda, dosažená zmizením potenciálních větších konkurentů, zcela převážena ztrátou býložravců (Pardi and Smith, 2016; Smith et al., 2022).

Posuny v potravě vlků, spojené s tímto čtvrtohorním vymíráním, byly demonstrovány ve studii Landry et al. (2021) prováděné na yukonských vlčích. Zde bylo ukázáno, že i po této kruté fázi,

zůstali vlci predátory zaměřenými na velké kopytníky. Byl zde ale zjištěn významný přechod z potravy původně tvořené především koňmi (*Equus sp.*) na potravu složenou primárně z jelenovitých (viz Obr. 1), kteří byli společně s vidlorohy a bizony největšími přeživšími býložravci (Landry et al., 2021). Jednalo se o druhy jako byli sobi (*Rangifer tarandus*) nebo losi evropská (*Alces alces*) (Gauthier and Theberge, 1986; Smith et al., 2022). Schopnost vlků přejít na tento druh kořisti pravděpodobně představoval zásadní aspekt k jejich přežití (Gauthier and Theberge, 1986; Landry et al., 2021; Smith et al., 2022). I nadále se potrava vlků skládala primárně z masa a přítomnost kostí byla zaznamenána v zanedbatelné míře. To se v tomto období odráželo na menším poškození chrupu a zlomených zubů a tím pádem i snížené úrovni mrchožravosti (Landry et al., 2021; Van Valkenburgh et al., 2019). Dovednost masožravců rychle zareagovat a přizpůsobit se novým okolnostem byla velice důležitá pro jejich budoucí přežití a určující v jejich pozdější distribuci v rámci holocénu (Pardi and Smith, 2016; Smith et al., 2022).



**Obr. 1** Zastoupení kořisti v potravě vlků z Yukonu. **A** – potrava v období pleistocénu, **B** – potrava současná (převzato a upraveno od Gauthier and Theberge, 1986; Landry et al., 2021).

## 6 Vývoj trofické niky vlka po pleistocénu

Období holocénu, které započalo před 11,7 tisíci lety a trvá dodnes, spadá spolu s předcházejícím pleistocénem do éry čtvrtohor (Walker et al., 2019). I přesto, že klima v holocénu vykazuje jistou míru proměnlivosti, nejedná se o tak markantní výkyvy, které byly spojeny s přechody glaciálů a interglaciálů v předchozím období (Mayewski et al., 2004). Odlišný stav megafauny po událostech pozdního pleistocénu se projevil i v geografickém rozšíření jednotlivých druhů. Výrazněji oddělenější niky poté vedly k posunům v propojenosti trofických úrovní (Barnosky, 2008; Pardi and Smith, 2016). A právě trofická nika vlků prošla v holocénu výraznými změnami, které byly spojeny s rozšiřujícím se osídlováním lidí, ale také s přítomností psa domácího (*Canis lupus f. familiaris*) (Pardi and Smith, 2016).

### 6.1 Domestikace *Canis lupus f. familiaris*

Navzdory tomu, že je průběh domestikace psa domácího stále hojně diskutován a nevyskytuje se ohledně něho jedna ucelená představa, je tato událost obecně považována za postupný přechod, který zřejmě trval po dlouhou dobu let (Germonpré et al., 2015; Ovodov et al., 2011; Perri, 2016). Návrhy o počátku domestikace ještě před obdobím posledního glaciálního maxima jsou často předmětem spekulací, zejména v souvislosti pravděpodobné nedostatečnosti morfologických důkazů podporujících tato tvrzení (Perri, 2016). Na základě nově získaných genetických dat odhadují recentní studie úplný začátek procesu domestikace do období před 23 000 lety, a to konkrétně v oblasti dnešní Sibiře (Ní Leathlobhair et al., 2018; Perri et al., 2021). Vlci byli zřejmě jedněmi z prvních zvířat, která byla domestikována, a ačkoliv existuje mnoho hypotéz pojednávajících o hlavní příčině, za stěžejní jsou považovány převážně interakce vlků s lidmi (Elzinga et al., 2025).

Jedním z vysvětlení příčiny tohoto procesu byla i hypotéza samodomestikace, která však bývá mnohdy zpochybňována vzhledem k přirozenému chování vlků, kteří se lidským obydlím spíše vyhýbají, než že by je z vlastní vůle vyhledávali (Germonpré et al., 2021; Mech and Janssens, 2022). Vlci se v blízkosti lidí pravděpodobně zdržovali, jelikož byli lidmi často krmeni, nikoliv z důvodu, že by se k nim přibližovali sami od sebe. Zároveň si na tento přísun potravy mohli lehce zvyknout, protože pro ně představoval mnohem výhodnější cestu zajištění si své potravy, na rozdíl od energeticky náročnějšího a potenciálně nebezpečného lovu divoké kořisti (Mech and Janssens, 2022). Velkou roli hrála zřejmě také přitažlivost lidí k mláďatům vlků, kteří je viděli jako potenciální domácí zvířata. To mohlo nakonec vést i k odnášení vlčat z jejich nor a následnému odchovu lidmi (Germonpré et al., 2021). A právě tato mláďata vlků, která posléze s lidmi žila, mohla být pro průběh domestikace klíčová, jelikož se po dosažení dospělosti mohla mezi sebou

pářit a tím pádem v lidské společnosti jako domestikovaní vlci přetrvat i nadále (Mech and Janssens, 2022). Tedy i přes hojně debaty ohledně průběhu a datace domestikace psa se dá bezesporu říci, že lidská expanze měla na život vlků podstatný vliv.

## **6.2 Dopad lidské přítomnosti na vlky v recentní době**

Stále vzrůstající míra lidského osídlení má ale obrovský vliv i na dnešní ekosystémy, ve kterých může výrazně ovlivňovat chování zvířat, které je obývají, ale také ohrožovat jejich samotnou existenci (Ahmadi et al., 2014). Samotní vlci jsou lidskou přítomností ovlivňováni stále, především co se týká jejich přirozených habitatů, které jsou v dnešní době ovlivňovány například těžbou lesního dřeva, ale také fragmentací způsobenou rozšiřováním dopravních komunikací (Lesmerises et al., 2012; Musiani et al., 2010). V takových případech může dojít i k úhynu některých smeček kvůli ztížené možnosti obstarat si potravu (Musiani et al., 2010).

Přítomnost lidí ovlivňuje u některých jedinců i aktivitu ve dne, kdy v oblastech, které jsou lidmi více frekventované, jsou vlci v denních hodinách méně aktivní (Ferreiro-Arias et al., 2024). Teritoria jednotlivých smeček se mohou díky lidem výrazně zmenšovat, což může být pro vlky, tedy šelmy závislé na dostupnosti málo fragmentované krajiny, v určitých situacích fatální (Musiani et al., 2010; Smith et al., 2024). Tato přizpůsobení vlků, související s vlivem a působením lidí v dnešním světě, mohou ale podstatně zasáhnout do vztahu vlka a jeho kořisti (Smith et al., 2024).

## 7 Současná trofická nika

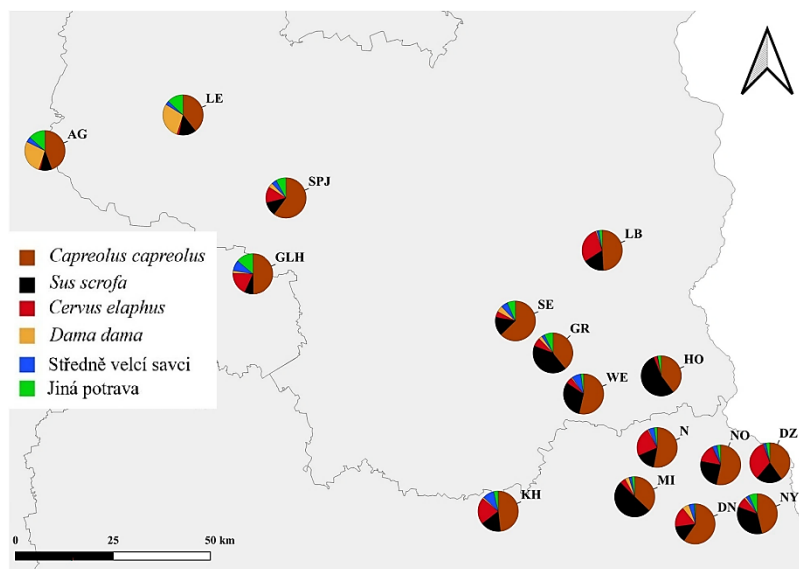
Predace vlků je důležitou součástí ekosystémů, jelikož vlci mohou svým vlivem regulovat abundanci jednotlivých druhů a tím pádem udržovat společenstva ve stabilním stavu (Kochetkov, 2023). Hlavní kořisti současných vlků jsou zejména kopytníci, kteří v určitých případech mohou tvořit naprostou většinu celkové potravy (Ansorge et al., 2006; Belardi et al., 2024; Lippitsch et al., 2024). Výběr kořisti je ovlivněn nejen jejím výskytem a hustotou, ale také fyziologickým stavem daného jedince nebo i charakteristikou daného biotopu (Capitani et al., 2004; Kübarsepp and Valdmann, 2003). Při sníženém výskytu kopytníků může tedy docházet k posunům ve výběru kořisti, například směrem k menším savcům, ptákům, hmyzu nebo bobulím (Capitani et al., 2004; Gade-Jørgensen and Stagegaard, 2000; Sidorovich et al., 2003). Tedy i přes to, že jsou vlci známí převážně jako predátoři kopytníků, vykazuje jejich potrava značnou variabilitu a proměnlivost (Mysłajek et al., 2022).

### 7.1 Jelenovití

Čeď jelenovitých je hojně rozšířena napříč severními oblastmi světa a je důležitou složkou potravy vlků (Gilbert et al., 2006; Landry et al., 2021). Preference určitého druhu kořisti může být často ovlivněna jejím výskytem, což byl i případ polských vlků ze Sloviňského národního parku, kde vlci lovili převážně jelena evropského (*Cervus elaphus*), který byl v tomto regionu hojně zastoupen (Belardi et al., 2024). Podobná situace byla zaznamenána i na Slovensku, kde byl vlky opět preferován jelen (Guimarães et al., 2022; Trabalíková and Solár, 2024). Původně první volbou byl i u vlků obývajících jižní a východní regiony Polska (Jędrzejewski et al., 2000; 2002; Nowak et al., 2005). Vlci zde dávali přednost této větší kořisti i přes to, že se v oblasti zřetelně hojněji vyskytoval srnec obecný (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758) (Jędrzejewski et al., 2012; Nowak et al., 2005). Nicméně podle novějších studií je nyní pro vlky důležitější právě srnec, který dnes tvoří dominantní složku potravy vlků, na rozdíl od jelena, který je vlky navzdory jeho dostupnosti v oblasti spíše opomíjen (Mysłajek et al., 2021; 2022).

Ve východním Německu jsou vlky také jasně preferováni kopytníci, a i když se jejich potrava v průběhu let měnila, hlavní složkou byli po celou dobu právě jelenovití (viz Obr. 2) (Lippitsch et al., 2024). Například u saských vlků byli hojnou kořisti jelen i srnec, z nichž oba měli v potravě vlků téměř rovné zastoupení (Ansorge et al., 2006). I přes to, že jelen dříve patřil mezi hlavní kořisti, jeho podíl v celkovém složení potravy postupně během let výrazně klesl a naopak došlo k výraznému posunu směrem k srncům, kteří současně v potravě německých vlků dominují (Lippitsch et al., 2024; Wagner et al., 2012). Upřednostnění srnce může být způsobeno vícero faktory, včetně skutečnosti, že pro vlky představuje díky jeho zranitelnosti jednodušší kořist

(Lippitsch et al., 2024). V některých oblastech Německa mají ale stále stěžejní význam mládřata jelena, která se v potravě zdejších vlků vyskytovala během každého ročního období a tvořila až polovinu jelení kořisti (Lippitsch et al., 2024; Wagner et al., 2012).



**Obr. 2** Složení potravy německých vlků. Studie probíhala v rámci jednotlivých teritorií od roku 2001 do roku 2021 (převzato a upraveno od Lippitsch et al., 2024).

Ve Skandinávii byl již dříve za typickou kořist tamějších vlků považován los evropský (*Alces alces*) (Gade-Jørgensen and Stagegaard, 2000; Olsson et al., 1997; Wikenros et al., 2009). I přes to, že nebyl v potravě nejčastější, byl díky své tělesné hmotnosti její významnou součástí (Olsson et al., 1997). Vlci měli tendenci lovit jinou kořist pouze v případě, pokud v oblasti výrazně převažovala (Sand et al., 2016). I tak ale v potravě zdejších vlků stále velice jasně dominoval právě los (Di Bernardi et al., 2021; Ståhlberg et al., 2017). Převážně se jednalo o dospělé jedince, nicméně během letního období byla zaznamenána vyšší predace mládřat, pravděpodobně díky faktu, že si s nimi byli vlci schopni lépe poradit (Ståhlberg et al., 2017). V reakci na potenciální ohrožení vlky byla také pozorována změna v chování losů, která se projevovala rychlejším útekem a celkově zvýšenou aktivitou oproti oblastem, kde se vlci nevyskytovali (Pusenius et al., 2020). Během zimního období však byla tato schopnost výrazně ztěžována sněhem, což poté lov vlků samozřejmě usnadňovalo. Nicméně v některých případech losi dokonce na potenciální nebezpečí žádnou reakci neprojevovali a vlci měli tak vyšší šanci na úspěch (Pusenius et al., 2020; Wikenros et al., 2016).

Los byl vlky upřednostňován i v Severní Americe, konkrétně v oblasti Minnesoty, kde vlci lovili převážně jeho mláďata. Avšak tato predace zde pravděpodobně negativně ovlivnila populaci losů, jelikož v ní byl pozorován rapidní úbytek (Chenaux-Ibrahim et al., 2024).

Vlci mají vliv také na populační hustotu soba karibu (*Rangifer tarandus caribou* Gmelin, 1788), která se současně v Severní Americe prudce zmenšuje, a za jeden z hlavních důvodů je považována právě intenzivní predace vlky (Lamb et al., 2024; McLellan et al., 2025). Například v severní části kanadské provincie Québec byl v oblasti Nunavik zřejmě nejdůležitější kořistí vlků právě karibu, a to jak v zimním, tak i v letním období (Bonin et al., 2023). V souvislosti s tím bylo zajímavým zjištěním, že migrace této kořisti má velký vliv na přesuny samotných vlků, kteří sledují migrační trasy karibů mezi zimovišti a telišti, čímž si usnadňují zisk své potravy (Michelot et al., 2024). Naproti tomu vlci z Národního parku Yellowstone na severozápadě Spojených států amerických se absenci jelenovitých v době jejich sezónní migrace přizpůsobit dokázali a naučili se zde lovit mohutnější bizony (*Bison bison*). Vlci zde většinou využívali situací, kdy byli bizoni jednodušší kořistí, tedy například v období zimy nebo během jejich oslabení (Smith et al., 2000). Bizoni se tak mohou postupně stávat důležitou kořistí vlků a ti, pokud mají možnost, se pomalu mohou naučit tuto náročnější kořist lovit (Jung et al., 2023). Více zranitelná kořist byla preferována i vlky v horských oblastech Oregonu, kde byla lovena převážně nezkušená mláďata jelena wapiti (*Cervus canadensis*) (Orning et al., 2021).

## 7.2 Prase divoké

Mezi hlavní oblasti, ve kterých je prase divoké (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758) hlavní kořistí vlků, patří bezesporu Itálie (Bassi et al., 2020; Belardi et al., 2024). V Národním parku Maremma na západě Itálie bylo sice zaznamenáno, že po návratu vlků do této oblasti dominoval v jejich potravě po dobu následujících dvou let daněk evropský (*Dama dama* Linnaeus, 1758), poté se ale složení potravy vlků v tomto regionu výrazně změnilo a vlky začalo být jasně preferováno právě prase (Lazzeri et al., 2024a). Toto tvrzení je v souladu i se studií Belardi et al. (2024), dle které byl později daněk zastoupen v potravě vlků již méně než prase. Bylo také prokázáno, že daňci kvůli potenciálnímu nebezpečí přizpůsobili své chování a místo noci byli spíše aktivní v průběhu dne, čímž se vyhlí kontaktu s vlky (Lazzeri et al., 2024b). U prasete ale k takovému přizpůsobení nedošlo, a proto se zřejmě stalo nejpodstatnější složkou potravy zdejších vlků (Lazzeri et al., 2024a; 2024b). Stejně výsledky byly zaznamenány i v oblasti Apenin, konkrétně ve východní části, ve které bylo opět hlavní složkou potravy prase (Bassi et al., 2020). Predace vlků může mít tedy vliv i na chování jejich potenciální kořisti, což poté vede k přizpůsobení samotných vlků, kteří loví snadněji dostupnou kořist.

V oblasti na severu Běloruska bylo prase také původně primární kořistí vlků, ale ke konci dvacátého století zde byly populace kopytníků poznamenány masivním pytláctvím a jejich výsledný úbytek vedl k vyšší konzumaci spíše jiné menší kořisti (Sidorovich et al., 2003). Podobná situace byla zaznamenána v oblasti Vitebsk na severu Běloruska, kde studie Klich et al. (2021b) poukázala na vliv afrického moru prasat, díky jehož vypuknutí po roce 2013 začal být vlky upřednostňován los, na rozdíl od původně primárního prasete. Stejným způsobem byla ovlivněna i prasata v Polsku, ve kterém měl mor na jejich populace drastický dopad a vedl tím pádem u vlků k vyššímu lovu jelenovitých (Klich et al., 2021a). Oproti tomu na západě Běloruska, v oblasti Grodno, dominoval ve vlčí potravě před i po rozšíření moru jelen, a nebyl zde zaznamenán ani markantní pokles v intenzitě lovu prasete, čímž bylo prokázáno, že epidemie ovlivnila pouze oblasti, ve kterých bylo prase primární kořistí vlků (Klich et al., 2021b).

Preference prasete byla zaznamenána i u vlků v Chorvatsku, u kterých bylo téměř vždy první volbou (Octenjak et al., 2020). Prase bylo důležité také v horských oblastech Bosny a Hercegoviny, kde bylo preferováno před ostatními kopytníky výhradně v létě, jelikož zde v tento čas neprobíhal jeho lov (Trbojević et al., 2020). Oproti tomu v jiných výše položených místech, jako byla například Muráňská náhorní plošina na Slovensku, byla patrnější predace prasete zaznamenána v zimě, a to i přes nízkou míru jeho zastoupení v této lokalitě. Velký vliv na tento výběr měla nejspíše menší zdatnost prasete oproti větší kořisti, a také zdejší ztížené klimatické podmínky (Guimarães et al., 2022). To je tedy důkazem, že důležitým faktorem určujícím kořist vlků je kromě ročního období i konkrétní okolní prostředí.

### 7.3 Malí savci

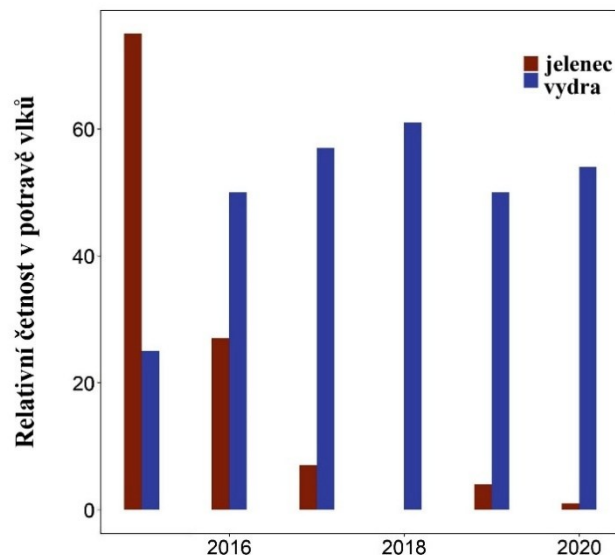
Dostupnost této alternativní kořisti může pro vlky představovat velmi důležitý zdroj potravy převážně v oblastech s vysokou sezónní proměnlivostí klimatu (Sidorovich et al., 2017). Obzvláště během jara a léta může být důležitým zdrojem potravy pro vlky bobr evropský (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) a bobr kanadský (*Castor canadensis* Kuhl, 1820) (Latham et al., 2013; Mysłajek et al., 2021). Jejich predací zároveň mohou vlci významně regulovat funkční roli bobrů v ekosystémech (Gable et al., 2020; 2023). Během teplejších období roku, kdy jsou vodní plochy nezamrzlé, je pro vlky mnohem snazší se k této kořisti dostat (Klich et al., 2021b; Sidorovich et al., 2017). Také menší velikost bobra je důležitým faktorem, což platí zejména pro vlky s mlád'aty, jelikož po ulovení mohou dospělí jedinci k mlád'atům svou kořist bez větších obtíží přenést (Sidorovich et al., 2017). Tento fakt byl potvrzen i ve studii Mysłajek et al. (2019), ve které byl výskyt bobra v potravě mlád'at mnohonásobně vyšší než u dospělých jedinců. Ve většině případů vlci využívali přítomnosti bobrů na souši, na kterou se bobří často vydávali kvůli obstarání své

potravy, nicméně jejich lov byl pozorován i v rámci zimy, během které vlci vyčkávali u otvorů v ledu, kterými se bobři dostávali ven (Gable et al., 2021). Mimo to byla zpozorována u vlků i spolupráce při lovu této kořisti za účelem zvýšení úspěchu (Gable et al., 2024).

Bobr kanadský (*Castor canadensis*) byl loven například vlky v Národním parku Voyageurs v Minnesotě, a i když jeho zastoupení v potravě zdejších vlků bylo opravdu vysoké, nedocházelo k úbytkům v početnosti jeho populace (Gable et al., 2016; Gable and Windels, 2018). Bobr evropský (*Castor fiber*) byl hlavní kořistí vlků v některých oblastech Evropy, například v Romnickém lese nacházejícím se na pomezí ruské, litevské a polské hranice, kde byla zřejmě hlavní příčinou lovu velká početnost bobrů (Nowak et al., 2024a). A obdobně tomu bylo i v přírodní rezervaci Kaluzhskiye Zaseki v Rusku, kde se po úbytku prasete stával postupně častější kořistí, navzdory tomu, že byly v okolí pro vlky dostupné jiné, větší druhy (Viricheva et al., 2024). V létě byl ale bobr značně zastoupen i v potravě vlků z Polska a v menší míře i u vlků z Lotyšska (Andersone and Ozoliņš, 2004; Mystajek et al., 2021).

Součástí vlčí potravy může být i zajíc polní (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) nebo zajíc běláček (*Lepus timidus*) (Di Bernardi et al., 2021; Klich et al., 2021b; Nowak et al., 2024b). Například v Severní Karélii, tedy regionu ve východní části Finska, byl zajíc relativně častou a podstatnou složkou potravy vlků (Gade-Jørgensen and Stagegaard, 2000). Významnou kořistí může být zajíc polární (*Lepus arcticus* Ross, 1819), jehož vysoké zastoupení v potravě vlků bylo zaznamenáno v kanadském teritoriu Nunavut (Anderson et al., 2025). V Nepálu byla součástí potravy tamních vlků také lasice kolčava (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766), kuna (*Martes spp.* Pinel, 1792) nebo pišťucha (*Ochotona spp.* Link, 1795) (Lamichhane et al., 2025). Zajímavou byla v některých případech volba vlků na severu Pákistánu, u kterých se v potravě vyskytoval i makak rhesus (*Macaca mulatta* E. A. W. von Zimmermann, 1780), ale také například krysa křovinná (*Golunda ellioti* J. E. Gray, 1837), oviječ maskovaný (*Paguma larvata* C. H. Smith in Griffith, C. H. Smith & Pidgeon, 1825) a myš domácí (*Mus musculus* Linnaeus, 1758) (Khan et al., 2019).

Pozoruhodným zjištěním v nedávné studii Roffler et al. (2023) byla změna v predaci vlků na ostrově Pleasant Island, nacházejícím se na jihovýchodní Aljašce, na kterém vlci po osídlení této oblasti změnili svou potravní preferenci ze zde ubývajícího jelence ušatého (*Odocoileus hemionus* Rafinesque, 1817) na hojně rozšířenou vydru mořskou (*Enhydra lutris* Linnaeus, 1758) (viz Obr. 3). Ta se stala nejdůležitější složkou potravy zdejších vlků, kteří si tu zřejmě díky ní dokázali stále své populace udržet, což bylo ještě podpořeno bohatým výskytem vyder i v okolních oblastech, které představovaly alternativní přísun nové potravy v případě jejího úbytku v původní oblasti (Roffler et al., 2023).



**Obr. 3** Postupná preference vlků z Pleasant Island vůči vydře mořské (*Enhydra lutris*) oproti jelencovi ušatému (*Odocoileus hemionus*) (převzato a upraveno od Roffler et al., 2023).

#### 7.4 Rybí složka potravy

Z celkového pohledu se může zdát, že vodní zdroje jsou spíše minoritní složkou vlčí potravy, nicméně v situacích, kdy jiná potenciální kořist vlkům dostupná není, se mohou ryby stát majoritní kořistí (Stanek et al., 2017). Tato situace byla po dobu léta a podzimu pozorována u skupiny vlků z kanadské oblasti Labrador, u kterých tvořily ryby z čeledi lososovitých poměrně podstatnou složku potravy, v čemž zřejmě hrála roli i omezená přítomnost soba karibu (*Rangifer tarandus caribou*), který jinak u vlků figuroval jako hlavní kořist v okolních oblastech (Bonin et al., 2023). Zásadní potravou ale byli lososovití i pro vlky obývající jižní Aljašku (Stanek et al., 2017; Watts and Newsome, 2016). Z výzkumu na Aljašském poloostrově zároveň vyplynulo, že čím blíže se vlci pohybovali u pobřeží, tím více pro ně představovaly ryby důležitější zdroj potravy, zatímco pro vlky s optimálnějším přístupem k terestrické kořisti, byly spíše volbou okrajovou (Watts and Newsome, 2016). V národním parku Lake Clark and Preserve bylo dokonce u jednoho jedince v potravě zjištěno až 89% zastoupení ryb v období zimy, ale obecně se zde v potravě objevovaly více v létě. V zimě byla vlčí kořist tvořena hlavně kopytníky, což bylo zřejmě způsobeno jejich oslabením, které bylo spojeno s příchodem tohoto nepříznivého počasí (Stanek et al., 2017). Vlci ryby využívali i ve formě mršin, které se díky mrazu mohly vyskytovat u pobřeží po celé zimní období (Stanek et al., 2017; Watts and Newsome, 2016).

## 8 Predace na hospodářských zvířatech

Populace vlků v rámci Evropy i Severní Ameriky v poslední době významně narůstají a musejí se tak potýkat s přežitím ve světě, ve kterém zcela dominují lidé (Hawkinson et al., 2025; Paring, 2025). Vlci se těmto podmínkám sice dokázali přizpůsobit, nicméně se jejich hojnější výskyt samozřejmě neobešel bez střetnutí s lidskými sídly, což souvisí s tzv. human-wildlife konfliktem, tedy střetem mezi zájmem člověka a chováním volně žijících zvířat (Di Bernardi et al., 2025; Mayer et al., 2022). To je spojeno právě i s lovem hospodářských zvířat a tím pádem i s tím, jak lidé na vlky nahlízejí (Mahajan et al., 2022).

Mezi nejčastěji lovenou kořist se v mnoha oblastech řadí ovce, ale velmi častými jsou také kozy, které se mohou občas od stáda zatoulat, a díky tomu vlkovi napadení ještě usnadnit (Franchini et al., 2025; Khorozyan and Heurich, 2022; Ugarković et al., 2023). Naopak ovce pro vlky mohou představovat vhodnější volbu vzhledem k jejich rozsáhlejšími stádům a tím pádem i více potenciální potravě (Ugarković et al., 2023). Součástí potravy vlků je občas také domácí skot, což se týká nejčastěji období jara, kdy probíhá telení (Kiffner et al., 2022). V některých oblastech mohou naopak vlci více lovit osly, jaky či koně (Khan et al., 2019; Shrotriya et al., 2022). Ve většině případů jsou útoky spojovány s teplými obdobími, tedy hlavně létem a podzimem, během kterých se zvířata volně pasou na loukách (Franchini et al., 2025; Hawkinson et al., 2025; Šuba et al., 2023). V potravě vlků se hospodářská zvířata mohou objevovat i v období zimy, nicméně v této situaci jde spíše o mršiny, na které vlci mohou občas natrefit (Ciucci et al., 2020). Vlci loví dobytek často v noci, kdy mají přístup ke stádu nashromážděném na jednom místě. Nicméně zaznamenány byly v určitých případech i denní útoky (Fabbri et al., 2018; Soofi et al., 2022; Ugarković et al., 2023).

Za hlavní příčinu predace hospodářských zvířat je často považován nedostatečný výskyt přirozené kořisti vlků, tedy kopytníků, kvůli němuž poté volí tuto dostupnější kořist (Mayer et al., 2022; Mohammadi et al., 2019; Sidorovich et al., 2003). Takováto změna v potravě, vyvolaná určitým nedostatkem, byla pozorována již mnohokrát (Grente et al., 2022; Shrotriya et al., 2022; Šuba et al., 2023). Nicméně v některých situacích vlci i přes výrazně dostupnější hospodářskou zvěř, upřednostňovali kořist divokou, což svědčí o jejich přirozené preferenci vůči ní (Werhahn et al., 2019). Důležitou roli může hrát také samotné prostředí, s čímž souvisí i fragmentace krajiny způsobená lidskou činností (Fedyň et al., 2022; Hawkinson et al., 2025). Právě narušení přírodních stanovišť může vlkům zamezit v možnosti dostat se k jejich přirozené a hlavní kořisti (Hawkinson et al., 2025). Podnětem ale mohou být i mrtvá těla hospodářských zvířat, které poté vlky lákají do blízkého okolí míst, které jsou obývané lidmi (Mohammadi et al., 2019; 2022). Vzhledem k tomu, že se populační hustoty vlků v Evropě i Severní Americe stále zvyšují, je nutné se této problematice

věnovat, aby byli vlci v přírodě i nadále zachováni (Hawkinson et al., 2025). Názor veřejnosti na vlky není v souvislosti s těmito útoky úplně pozitivní, což může mít neblahý vliv celkově na ochranu těchto šelem (Petridou et al., 2023).

V mnoha situacích je běžným řešením tohoto problému odstřel vlků, což souvisí i s přirozeným strachem, který lidé z tohoto predátora mají a tím pádem i jejich podpory tohoto přístupu (Parchizadeh et al., 2024; Trebo et al., 2025). Velká podpora tohoto opatření je hlavně u farmářů nebo myslivců, kteří sami byli již součástí nějakého přímého konfliktu (Šuba et al., 2023; Vervaecke et al., 2025). V několika studiích ale bylo potvrzeno, že lov nebyl účinným vůči zmírnění útoků, jelikož v reakci na něj byli vlci ještě aktivnější a intenzivněji obsazovali území po mrtvých jedincích, přičemž se i nadále vyskytovali v oblastech chovu hospodářských zvířat (Grente et al., 2024; Preiss-Bloom et al., 2025; Šuba et al., 2023).

Užitečnějšími se ale prokázaly být preventivní kroky, po kterých se počet útoků výrazně omezil (Mayer et al., 2022; Singer et al., 2023). Pro zamezení predace je nutné zvířata před vnější hrozbou hlavně oddělit, v čemž se osvědčily řádné ploty a elektrické ohradníky okolo stád (Kiffner et al., 2022; Meier et al., 2024). Podstatnými jsou ale také pastevečtí psi, střežící zvířata na pastvě, a nebo uzavírání zvířat do stodol či stájí na noc (Franchini et al., 2025; Parchizadeh et al., 2024; Petridou et al., 2023). Zavedení těchto metod je důležité i v oblastech, ve kterých žádné útoky prozatím zaznamenány nebyly, jelikož bylo zjištěno, že obecně docházelo k útokům častěji na místech, kde opatření nebyla (Kiffner et al., 2022; Šuba et al., 2023). S tím samozřejmě souvisí i systém odškodňování a případná dotace materiálů potřebných pro vybudování ochrany zvířat (Fedyň et al., 2022; Mahajan et al., 2022). Systém finančních náhrad nemusí být ve všech zemích efektivní, a proto může být vnímán negativně. Často totiž výše odškodnění nemusí odpovídat skutečně vzniklé škodě a samotné získání náhrad bývá obvykle dlouhým a náročným procesem (Ugarković et al., 2023). Poškození musejí ztrátu způsobenou vlky také důkladně doložit, což může představovat problém, zvláště pokud je kořist predátorem odnesena pryč, nebo se případně jedná o hodně znetvořená mrtvá těla (Nickerson et al., 2024). Farmáře často tato negativa odrazují, a proto je kladen veliký důraz na zlepšení celkového systému vyplácení náhrad a také větší informovanost poškozených (Desai et al., 2023; Nickerson et al., 2024). Právě zvýšení povědomí o této problematice by mohlo být klíčové k lepšímu vnímání vlků lidmi, vzhledem ke skutečnosti, že skeptické názory na vlky bývají často výsledkem nedostatečných znalostí o chování a způsobu života této šelmy (Mahajan et al., 2022; Trebo et al., 2025). Důraz je kladen i na monitoring vlků, který by mohl usnadnit mapování jednotlivých potenciálních útoků a tím pádem i předcházet konfliktům (Desai et al., 2023; Khorozyan and Heurich, 2022). Zároveň dochází stále

k představování a testování moderních metod, které by ve vztahu lidí a vlků mohly pomoci (Primi et al., 2024; Ranglack et al., 2024).

Lze tedy říci, že vlci v reakci na změny ve svém okolí prokazují určitý stupeň flexibility ve výběru své kořisti, který je ovlivněn přítomností nové, potenciální a dostupné kořisti v blízkosti lidí (Shrotriya et al., 2022). Stále rostoucí vlčí populace představuje obrovský pokrok v ochraně těchto šelem, a proto je velmi důležité, aby lidé jejich rozšíření v dnešním světě, dominovaném právě člověkem, zachovali i nadále (Di Bernardi et al., 2025).

## 9 Závěr

V mé bakalářské práci jsem se soustředila na shrnutí dosavadních poznatků ohledně trofické niky vlka obecného (*Canis lupus*), s důrazem na její proměnlivost v čase a její závislost na okolních podmínkách prostředí. V průběhu práce bylo poukázáno na mimořádnou flexibilitu vlka, co se výběru jeho kořisti týče, a která byla zřejmě i důvodem jeho přežití až do dnešní doby.

Situace byla popsána od období pleistocénu včetně jeho konečné fáze, během které došlo v potravě vlků k velkým změnám. Studie zabývající se potravou vlků v tomto období se opírají zejména o paleontologické nálezy a data získaná z analýz stabilních izotopů. Přestože je k dispozici určité množství literatury, zůstává tato oblast výzkumu nerovnoměrně pokryta z hlediska jednotlivých období i lokalit. S ohledem na rozsáhlý areál výskytu vlka lze však z dosavadních poznatků stanovit jednotný obraz trofické niky vlka v této době.

Dále se práce soustředila na složení potravy vlků v současnosti, ovlivněné převážně dostupností jejich přirozené kořisti, ale také přítomností lidí, jejich domestikantů a potenciálního dopadu na vlky. V tomto případě dochází v řadě oblastí ke konfliktu predátorů a lidské společnosti, který se kromě vlků týká i ostatních velkých šelem. S narůstajícími konflikty mezi lidmi a vlky lovicími jejich hospodářská zvířata se postoj části veřejnosti vůči vlkům zhoršuje. Proto je důležité soustředit pozornost budoucího výzkumu na možné metody a řešení, které by stupňování konfliktu mohly zamezit a tím pádem udržet populace vlků i nadále ve stabilním stavu.

Důležité jsou v tomto ohledu molekulární metody, založené na neinvazivním způsobu výzkumu, které mohou sloužit nejen k objasnění druhové příslušnosti predátora, ale i identity daného vlka a jeho kořisti. Proto by měl být kladen důraz na sběr dostatečného množství vzorků (např. ve formě trusu, moči, chlupů či krve), které jsou důležité pro genetickou analýzu DNA, a tedy i pro potravní analýzy. Nicméně zásadní význam má i samostatný monitoring vlků, který poskytuje klíčové informace o výskytu, chování a také interakcích vlků s lidmi. Spolu s tím je nezbytná i komunikace s veřejností a její edukace o této problematice.

Tímto směrem bych se chtěla vydat i ve své diplomové práci, ve které bych se chtěla zaměřit právě na okolnosti útoků na hospodářská zvířata, podpořit tak osvětu daného tématu a podílet se na ochraně tohoto druhu.

## 10 Seznam použité literatury

- Aggarwal, R.K., Ramadevi, J., Singh, L., 2003. Ancient origin and evolution of the Indian wolf: evidence from mitochondrial DNA typing of wolves from Trans-Himalayan region and Pennisular India. *Genome Biol.* 4, P6. <https://doi.org/10.1186/gb-2003-4-6-p6>
- Ahmadi, M., López-Bao, J.V., Kaboli, M., 2014. Spatial Heterogeneity in Human Activities Favors the Persistence of Wolves in Agroecosystems. *PLOS ONE* 9, e108080. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108080>
- Anderson, M.L., Cluff, H.D., Mech, L.D., MacNulty, D.R., 2025. Wolf density and predation patterns in the Canadian High Arctic. *J. Wildl. Manag.* 89, e22671. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22671>
- Andersone, Ž., Ozoliņš, J., 2004. Food habits of wolves *Canis lupus* in Latvia. *Acta Theriol. (Warsz.)* 49, 357–367. <https://doi.org/10.1007/BF03192534>
- Ansorge, H., Kluth, G., Hahne, S., 2006. Feeding ecology of wolves *Canis lupus* returning to Germany. *Acta Theriol. (Warsz.)* 51, 99–106. <https://doi.org/10.1007/bf03192661>
- Bardeleben, C., Moore, R.L., Wayne, R.K., 2005. A molecular phylogeny of the Canidae based on six nuclear loci. *Mol. Phylogenet. Evol.* 37, 815–831. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.07.019>
- Barnosky, A.D., 2008. Megafauna biomass tradeoff as a driver of Quaternary and future extinctions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 11543–11548. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801918105>
- Baryshnikov, G.F., Mol, D., Tikhonov, A.N., 2010. Finding of the Late Pleistocene carnivores in Taimyr Peninsula (Russia, Siberia) with paleoecological context. *Russ. J. Theriol.* 8, 107–113. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.08.2.04>
- Bassi, E., Gazzola, A., Bonghi, P., Scandura, M., Apollonio, M., 2020. Relative impact of human harvest and wolf predation on two ungulate species in Central Italy. *Ecol. Res.* 35, 662–674. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12130>
- Belardi, I., Borkowski, J., Lazzeri, L., Banul, R., Pacini, G., Poerling, A., Ferretti, F., 2024. Spatiotemporal plasticity of prey selection in the wolf. *J. Zool.* 324, 118–127. <https://doi.org/10.1111/jzo.13205>
- Bocherens, H., 2015. Isotopic tracking of large carnivore palaeoecology in the mammoth steppe. *Quat. Sci. Rev.* 117, 42–71. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.03.018>
- Bonin, M., Dussault, C., Taillon, J., Pisapio, J., Lecomte, N., Côté, S.D., 2023. Diet flexibility of wolves and black bears in the range of migratory caribou. *J. Mammal.* 104, 252–264. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyad002>

- Capitani, C., Bertelli, I., Varuzza, P., Scandura, M., Apollonio, M., 2004. A comparative analysis of wolf (*Canis lupus*) diet in three different Italian ecosystems. *Mamm. Biol.* 69, 1–10. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-112>
- Ciucci, P., Mancinelli, S., Boitani, L., Gallo, O., Grottoli, L., 2020. Anthropogenic food subsidies hinder the ecological role of wolves: Insights for conservation of apex predators in human-modified landscapes. *Glob. Ecol. Conserv.* 21, e00841. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00841>
- Cook, J.A., Hoberg, E.P., Koehler, A., Henttonen, H., Wickström, L., Haukisalmi, V., Galbreath, K., Chernyavski, F., Dokuchaev, N., Lahzuhtkin, A., MacDonald, S.O., Hope, A., Waltari, E., Runck, A., Veitch, A., Popko, R., Jenkins, E., Kutz, S., Eckerlin, R., 2005. Beringia: Intercontinental exchange and diversification of high latitude mammals and their parasites during the Pliocene and Quaternary. *Mamm. Study* 30, 33–44. [https://doi.org/10.3106/1348-6160\(2005\)30\[33:BIEADO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3106/1348-6160(2005)30[33:BIEADO]2.0.CO;2)
- Costa, A.G., 2017. A new Late Pleistocene fauna from arid coastal India: Implications for inundated coastal refugia and human dispersals. *Quat. Int.* 436, 253–269. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.07.002>
- Dale Guthrie, R., 2006. New carbon dates link climatic change with human colonization and Pleistocene extinctions. *Nature* 441, 207–209. <https://doi.org/10.1038/nature04604>
- Desai, S.K., Gosai, C.M., Chaubey, G., 2023. Preliminary Status, and distribution of Indian grey wolf (*Canis lupus pallipes*) in the Bhal region of Gujarat. *Int. J. Ecol. Environ. Sci.* 49, 563–569. <https://doi.org/10.55863/ijees.2023.2919>
- Dhendup, T., Letro, Tandin, Wangdi, S., 2024. Distribution and potential habitat of the Vulnerable Himalayan wolf *Canis lupus chanco* in Bhutan. *Oryx* 1–4. <https://doi.org/10.1017/S0030605324000127>
- Di Bernardi, C., Chapron, G., Kaczensky, P., Álvares, F., Andrén, H., Balys, V., Blanco, J.C., Chiriac, S., Ćirović, D., Drouet-Hoguet, N., Huber, D., Iliopoulos, Y., Kojola, I., Krofel, M., Kutal, M., Linnell, J.D.C., Majić Skrbinišek, A., Männil, P., Marucco, F., Melovski, D., Mengüllüoğlu, D., Mergeay, J., Mysłajek, R.W., Nowak, S., Ozoliņš, J., Ranc, N., Reinhardt, I., Rigg, R., Salvatori, V., Schley, L., Sunde, P., Trajçe, A., Trbojević, I., Trouwborst, A., Von Arx, M., Zlatanova, D., Boitani, L., 2025. Continuing recovery of wolves in Europe. *PLOS Sustain. Transform.* 4, e0000158. <https://doi.org/10.1371/journal.pstr.0000158>
- Di Bernardi, C., Wikenros, C., Hedmark, E., Boitani, L., Ciucci, P., Sand, H., Åkesson, M., 2021. Multiple species-specific molecular markers using nanofluidic array as a tool to detect prey DNA from carnivore scats. *Ecol. Evol.* 11, 11739–11748. <https://doi.org/10.1002/ece3.7918>
- Drucker, D., Bocherens, H., Bridault, A., Billiou, D., 2003. Carbon and nitrogen isotopic composition of red deer (*Cervus elaphus*) collagen as a tool for tracking palaeoenvironmental change during the Late-Glacial and Early Holocene in the northern Jura (France). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 195, 375–388. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(03\)00366-3](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00366-3)

- Elzinga, D.C., Kulwicki, R., Iselin, S., Spence, L., Capaldi, A., 2025. Rapid evolution of prehistoric dogs from wolves by natural and sexual selection emerges from an agent-based model. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 292, 20242646. <https://doi.org/10.1098/rspb.2024.2646>
- Fabbri, E., Velli, E., D'Amico, F., Galaverni, M., Mastrogiuseppe, L., Mattucci, F., Caniglia, R., 2018. From predation to management: monitoring wolf distribution and understanding depredation patterns from attacks on livestock. *Hystrix Ital. J. Mammal.* 29, 0. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00070-2018>
- Fedyń, I., Bojarska, K., Gerber, N., Okarma, H., 2022. Blood trail of expansion? Long-term patterns of livestock depredation by wolves in Poland. *Ecol. Res.* 37, 370–380. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12301>
- Ferreiro-Arias, I., García, E.J., Palacios, V., Sazatornil, V., Rodríguez, A., López-Bao, J.V., Llaneza, L., 2024. Drivers of wolf activity in a human-dominated landscape and its individual variability toward anthropogenic disturbance. *Ecol. Evol.* 14, e70397. <https://doi.org/10.1002/ece3.70397>
- Flower, L.O.H., 2016. New body mass estimates of British Pleistocene wolves: Palaeoenvironmental implications and competitive interactions. *Quat. Sci. Rev.* 149, 230–247. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.07.023>
- Flower, L.O.H., Schreve, D.C., 2014. An investigation of palaeodietary variability in European Pleistocene canids. *Quat. Sci. Rev.* 96, 188–203. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.04.015>
- Flower, L.O.H., Schreve, D.C., Lamb, A.L., 2021. Nature of the beast? Complex drivers of prey choice, competition and resilience in Pleistocene wolves (*Canis lupus* L., 1754). *Quat. Sci. Rev.* 272, 107212. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2021.107212>
- Fox, J.L., Nurbu, C., Chundawat, R.S., 1991. The mountain ungulates of Ladakh, India. *Biol. Conserv.* 58, 167–190. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(91\)90118-S](https://doi.org/10.1016/0006-3207(91)90118-S)
- Fox-Dobbs, K., Leonard, J.A., Koch, P.L., 2008. Pleistocene megafauna from eastern Beringia: Paleocological and paleoenvironmental interpretations of stable carbon and nitrogen isotope and radiocarbon records. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 261, 30–46. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.12.011>
- Franchini, M., Raniolo, S., Corazzin, M., Ramanzin, M., Della Longa, G., Zanghellini, P., Bragalanti, N., Bovolenta, S., 2025. Environmental factors influencing the odds of livestock predations by wolves in North–Eastern Italy across 10 years: a network analysis approach. *Ital. J. Anim. Sci.* 24, 842–858. <https://doi.org/10.1080/1828051X.2025.2477752>
- Frank, D.A., 2008. Evidence for top predator control of a grazing ecosystem. *Oikos* 117, 1718–1724. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16846.x>

- Gable, T.D., Homkes, A.T., Johnson-Bice, S.M., Windels, S.K., Bump, J.K., 2021. Wolves choose ambushing locations to counter and capitalize on the sensory abilities of their prey. *Behav. Ecol.* 32, 339–348. <https://doi.org/10.1093/beheco/araa147>
- Gable, T.D., Homkes, A.T., Windels, S.K., Bump, J.K., 2024. Evidence that wolves use cooperative ambush strategies to hunt beavers. *Ethol. Ecol. Evol.* 36, 220–231. <https://doi.org/10.1080/03949370.2023.2248608>
- Gable, T. D., Johnson-Bice, S.M., Homkes, A.T., Fieberg, J., Bump, J.K., 2023. Wolves alter the trajectory of forests by shaping the central place foraging behaviour of an ecosystem engineer. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 290, 20231377. <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.1377>
- Gable, T.D., Johnson-Bice, S.M., Homkes, A.T., Windels, S.K., Bump, J.K., 2020. Outsized effect of predation: Wolves alter wetland creation and recolonization by killing ecosystem engineers. *Sci. Adv.* 6, eabc5439. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abc5439>
- Gable, T.D., Windels, S.K., 2018. Kill rates and predation rates of wolves on beavers. *J. Wildl. Manag.* 82, 466–472. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21387>
- Gable, T.D., Windels, S.K., Bruggink, J.G., Homkes, A.T., 2016. Where and How Wolves (*Canis lupus*) Kill Beavers (*Castor canadensis*). *PLOS ONE* 11, e0165537. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165537>
- Gade-Jørgensen, I., Stagegaard, R., 2000. Diet composition of wolves *Canis lupus* in east-central Finland. *Acta Theriol. (Warsz.)* 45, 537–547. <https://doi.org/10.4098/at.arch.00-52>
- Gauthier, D.A., Theberge, J.B., 1986. Wolf predation in the Burwash caribou herd, southwest Yukon. *Rangifer* 6, 137. <https://doi.org/10.7557/2.6.2.638>
- Germonpré, M., Lázničková-Galetová, M., Losey, R.J., Rääkkönen, J., Sablin, M.V., 2015. Large canids at the Gravettian Předmostí site, the Czech Republic: The mandible. *Quat. Int.* 359–360, 261–279. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.07.012>
- Germonpré, M., Van Den Broeck, M., Lázničková-Galetová, M., Sablin, M.V., Bocherens, H., 2021. Mothering the orphaned pup: the beginning of a domestication process in the upper palaeolithic. *Hum. ecol.* 49, 677–689. <https://doi.org/10.1007/s10745-021-00234-z>
- Gilbert, C., Ropiquet, A., Hassanin, A., 2006. Mitochondrial and nuclear phylogenies of Cervidae (Mammalia, Ruminantia): Systematics, morphology, and biogeography. *Mol. Phylogenet. Evol.* 40, 101–117. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.02.017>
- Grete, O., Bauduin, S., Santostasi, N.L., Chamailé-Jammes, S., Duchamp, C., Drouet-Hoguet, N., Gimenez, O., 2024. Evaluating the effects of wolf culling on livestock predation when considering wolf population dynamics in an individual-based model. *Wildl. Biol.* 2024, e01227. <https://doi.org/10.1002/wlb3.01227>

- Grente, O., Saubusse, T., Gimenez, O., Marboutin, E., Duchamp, C., 2022. Wolf depredation hotspots in France: Clustering analyses adjusting for livestock availability. *Biol. Conserv.* 267, 109495. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109495>
- Guimarães, N.F., Álvares, F., Ďurová, J., Urban, P., Bučko, J., Il'ko, T., Brndiar, J., Štofík, J., Pataky, T., Barančková, M., Kropil, R., Smolko, P., 2022. What drives wolf preference towards wild ungulates? Insights from a multi-prey system in the Slovak Carpathians. *PLOS ONE* 17, e0265386. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0265386>
- Harington, C.R., 2011. Pleistocene vertebrates of the Yukon Territory. *Quat. Sci. Rev.* 30, 2341–2354. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.05.020>
- Hawkinson, V.F., Schmitz, O.J., Ferraro, K.M., 2025. Understanding contingency in wolf-mediated livestock predation across a mosaic of land uses: An agent-based modelling approach. *People Nat.* pan3.70002. <https://doi.org/10.1002/pan3.70002>
- He, J., Kreft, H., Lin, S., Xu, Y., Jiang, H., 2018. Cenozoic evolution of beta diversity and a Pleistocene emergence for modern mammal faunas in China. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 1326–1338. <https://doi.org/10.1111/geb.12800>
- Hennelly, L.M., Habib, B., Modi, S., Rueness, E.K., Gaubert, P., Sacks, B.N., 2021. Ancient divergence of Indian and Tibetan wolves revealed by recombination-aware phylogenomics. *Mol. Ecol.* 30, 6687–6700. <https://doi.org/10.1111/mec.16127>
- Hennelly, L.M., Sarwar, G., Fatima, H., Werhahn, G., Abbas, F.I., Khan, A.M., Mahmood, T., Kachel, S., Kubanychbekov, Z., Waseem, M.T., Zahra Naqvi, R., Hamid, A., Abbas, Y., Aisha, H., Waseem, M., Farooq, M., Sacks, B.N., 2024. Genomic analysis of wolves from Pakistan clarifies boundaries among three divergent wolf lineages. *J. Hered.* 115, 339–348. <https://doi.org/10.1093/jhered/esad066>
- Chenaux-Ibrahim, Y., Moore, S.A., Windels, S.K., Severud, W.J., Moen, R.A., 2024. Moose in wolf diets across northeastern Minnesota. *J. Wildl. Manag.* 88, e22595. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22595>
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., Okarma, H., Schmidt, K., Zub, K., Musiani, M., 2000. Prey selection and predation by wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland. *J. Mammal.* 81, 197–212. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081<0197:PSAPBW>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081<0197:PSAPBW>2.0.CO;2)
- Jędrzejewski, W., Niedziałkowska, M., Hayward, M.W., Goszczyński, J., Jędrzejewska, B., Borowik, T., Bartoń, K.A., Nowak, S., Harmuszkiewicz, J., Juszcyk, A., Kałamarz, T., Kloch, A., Koniuch, J., Kotiuk, K., Mysłajek, R.W., Nędzyńska, M., Olczyk, A., Teleon, M., Wojtulewicz, M., 2012. Prey choice and diet of wolves related to ungulate communities and wolf subpopulations in Poland. *J. Mammal.* 93, 1480–1492. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-132.1>

- Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jędrzejewska, B., Selva, N., Zub, K., Szymura, L., 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ecology* 83, 1341. <https://doi.org/10.2307/3071948>
- Jhala, Y., Saini, S., Kumar, S., Qureshi, Q., 2022. Distribution, status, and conservation of the Indian peninsular wolf. *Front. Ecol. Evol.* 10, 814966. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.814966>
- Joshi, B., Lyngdoh, S., Singh, S.K., Sharma, R., Kumar, V., Tiwari, V.P., Dar, S.A., Maheswari, A., Pal, R., Bashir, T., Reshamwala, H.S., Shrotriya, S., Sathyakumar, S., Habib, B., Kvist, L., Goyal, S.P., 2020. Revisiting the Woolly wolf (*Canis lupus chanco*) phylogeny in Himalaya: Addressing taxonomy, spatial extent and distribution of an ancient lineage in Asia. *PLOS ONE* 15, e0231621. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231621>
- Jung, T.S., Larter, N.C., Lewis, C.J., Thacker, C., Taylor, S.D., 2023. Wolf (*Canis lupus*) predation and scavenging of reintroduced bison (*Bison bison*): a hallmark of ecological restoration to boreal food webs. *Eur. J. Wildl. Res.* 69, 50. <https://doi.org/10.1007/s10344-023-01676-0>
- Khan, M.R., Mahmood, T., Fatima, H., Akrim, F., Andleeb, S., Hamid, A., 2019. Distribution, diet menu and human conflict of grey wolf *Canis lupus* in Mahoodand Valley, Swat District, Pakistan. *Pak. J. Zool.* 52. <https://doi.org/10.17582/journal.pjz/2020.52.1.179.191>
- Khorozyan, I., Heurich, M., 2022. Large-scale sheep losses to wolves (*Canis lupus*) in Germany are related to the expansion of the wolf population but not to increasing wolf numbers. *Front. Ecol. Evol.* 10, 778917. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.778917>
- Kiffner, C., Uthes, S., Ostermann-Miyashita, E.-F., Harms, V., König, H.J., 2022. Patterns of livestock loss associated with a recolonizing wolf population in Germany. *Front. Conserv. Sci.* 3, 989368. <https://doi.org/10.3389/fcosc.2022.989368>
- Klich, D., Sobczuk, M., Basak, S.M., Wierzbowska, I.A., Tallian, A., Hędrzak, M., Popczyk, B., Żoch, K., 2021a. Predation on livestock as an indicator of drastic prey decline? The indirect effects of an African swine fever epidemic on predator–prey relations in Poland. *Ecol. Indic.* 133, 108419. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108419>
- Klich, D., Yanuta, G., Sobczuk, M., Balcerak, M., 2021b. Indirect effect of african swine fever on the diet composition of the gray wolf *Canis lupus*—a case study in Belarus. *Animals* 11, 1758. <https://doi.org/10.3390/ani11061758>
- Koblmüller, S., Vilà, C., Lorente-Galdos, B., Dabad, M., Ramirez, O., Marques-Bonet, T., Wayne, R.K., Leonard, J.A., 2016. Whole mitochondrial genomes illuminate ancient intercontinental dispersals of grey wolves (*Canis lupus*). *J. Biogeogr.* 43, 1728–1738. <https://doi.org/10.1111/jbi.12765>

- Kochetkov, V.V., 2023. The Wolf (*Canis lupus* L.) as a model in studies of the structural and functional hierarchy of the species life strategy. Biol. Bull. Rev. 13 (Suppl 3), 313–320. <https://doi.org/10.1134/S2079086423090062>
- Kosintsev, P.A., Bocherens, H., Kirillova, I.V., Levchenko, V.A., Zazovskaya, E.P., Trofimova, S.S., Lan, T., Lindqvist, C., 2022. Palaeoecological and genetic analyses of Late Pleistocene bears in Asiatic Russia. Boreas 51, 465–480. <https://doi.org/10.1111/bor.12570>
- Kübarsepp, M., Valdmann, H., 2003. Winter diet and movements of wolf (*Canis lupus*) in Alampedia nature reserve, Estonia. Acta Zool. Litu. 13, 28–33. <https://doi.org/10.1080/13921657.2003.10512540>
- Lamb, C.T., Williams, S., Boutin, S., Bridger, M., Cichowski, D., Cornhill, K., DeMars, C., Dickie, M., Ernst, B., Ford, A., Gillingham, M.P., Greene, L., Heard, D.C., Hebblewhite, M., Hervieux, D., Klaczek, M., McLellan, B.N., McNay, R.S., Neufeld, L., Nobert, B., Nowak, J.J., Pelletier, A., Reid, A., Roberts, A., Russell, M., Seip, D., Seip, C., Shores, C., Steenweg, R., White, S., Wittmer, H.U., Wong, M., Zimmerman, K.L., Serrouya, R., 2024. Effectiveness of population-based recovery actions for threatened southern mountain caribou. Ecol. Appl. 34, e2965. <https://doi.org/10.1002/eap.2965>
- Lamichhane, S., Shrestha, B., Tharu, B.P.C., Koirala, R.K., Bhattarai, B.P., Poudel, P., Adhikari, B., Khanal, G., 2025. Narrow dietary niche with high overlap between snow leopards and Himalayan wolves indicates potential for resource competition in Shey Phoksundo National Park, Nepal. Ecol. Evol. 15, e70873. <https://doi.org/10.1002/ece3.70873>
- Landry, Z., Kim, S., Trayler, R.B., Gilbert, M., Zazula, G., Southon, J., Fraser, D., 2021. Dietary reconstruction and evidence of prey shifting in Pleistocene and recent gray wolves (*Canis lupus*) from Yukon Territory. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 571, 110368. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110368>
- Latham, A.D.M., Latham, M.C., Knopff, K.H., Hebblewhite, M., Boutin, S., 2013. Wolves, white-tailed deer, and beaver: implications of seasonal prey switching for woodland caribou declines. Ecography 36, 1276–1290. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00035.x>
- Lazzeri, L., Belardi, I., Pacini, G., Fattorini, N., Ferretti, F., 2024a. Beyond ungulate density: Prey switching and selection by the wolf in a recolonised area. Glob. Ecol. Conserv. 54, e03069. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e03069>
- Lazzeri, L., Pacini, G., Belardi, I., Fini, G., De Lillo, C., Ferretti, F., 2024b. Switch or perish? Prey–predator interactions in a Mediterranean area. Anim. Conserv. 27, 830–850. <https://doi.org/10.1111/acv.12973>
- Leonard, J.A., Vilà, C., Fox-Dobbs, K., Koch, P.L., Wayne, R.K., Van Valkenburgh, B., 2007. Megafaunal extinctions and the disappearance of a specialized wolf ecomorph. Curr. Biol. 17, 1146–1150. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.05.072>

- Lesmerises, F., Dussault, C., St-Laurent, M.-H., 2012. Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. *For. Ecol. Manag.* 276, 125–131. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.025>
- Levi, T., Wilmers, C.C., 2012. Wolves–coyotes–foxes: a cascade among carnivores. *Ecology* 93, 921–929. <https://doi.org/10.1890/11-0165.1>
- Lippitsch, P., Kühn, H., Reinhardt, I., Kluth, G., Böcker, F., Kruk, M., Michler, F.-U., Schumann, H., Teubner, Jana, Teubner, Jens, Trost, M., Weber, H., Ansorge, H., 2024. Feeding dynamics of the wolf (*Canis lupus*) in the anthropogenic landscape of Germany: a 20-year survey. *Mamm. Biol.* 104, 151–163. <https://doi.org/10.1007/s42991-024-00399-2>
- Loog, L., Thalmann, O., Sinding, M.S., Schuenemann, V.J., Perri, A., Germonpré, M., Bocherens, H., Witt, K.E., Samaniego Castruita, J.A., Velasco, M.S., Lundstrøm, I.K.C., Wales, N., Sonet, G., Frantz, L., Schroeder, H., Budd, J., Jimenez, E., Fedorov, S., Gasparyan, B., Kandel, A.W., Lázničková-Galetová, M., Napierala, H., Uerpmann, H., Nikolskiy, P.A., Pavlova, E.Y., Pitulko, V.V., Herzig, K., Malhi, R.S., Willerslev, E., Hansen, A.J., Dobney, K., Gilbert, M.T.P., Krause, J., Larson, G., Eriksson, A., Manica, A., 2020. Ancient DNA suggests modern wolves trace their origin to a Late Pleistocene expansion from Beringia. *Mol. Ecol.* 29, 1596–1610. <https://doi.org/10.1111/mec.15329>
- Mahajan, P., Chaudhary, R., Kazi, A., Khandal, D., 2022. Spatial determinants of livestock depredation and human attitude toward wolves in Kailadevi Wildlife Sanctuary, Rajasthan, India. *Front. Ecol. Evol.* 10, 855084. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.855084>
- Mann, D.H., Groves, P., Reanier, R.E., Gaglioti, B.V., Kunz, M.L., Shapiro, B., 2015. Life and extinction of megafauna in the ice-age Arctic. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 14301–14306. <https://doi.org/10.1073/pnas.1516573112>
- Mayer, M., Olsen, K., Schulz, B., Matzen, J., Nowak, C., Thomsen, P.F., Hansen, M.M., Vedel-Smith, C., Sunde, P., 2022. Occurrence and livestock depredation patterns by wolves in highly cultivated landscapes. *Front. Ecol. Evol.* 10, 783027. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.783027>
- Mayewski, P.A., Rohling, E.E., Curt Stager, J., Karlén, W., Maasch, K.A., Meeker, L.D., Meyerson, E.A., Gasse, F., Van Kreveland, S., Holmgren, K., Lee-Thorp, J., Rosqvist, G., Rack, F., Staubwasser, M., Schneider, R.R., Steig, E.J., 2004. Holocene climate variability. *Quat. Res.* 62, 243–255. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2004.07.001>
- McLellan, M.L., Ford, A.T., Hervieux, D., Lamb, C.T., Hessami, M., Bridger, M.C., Serrouya, R., 2025. Restoring historical moose densities results in fewer wolves killed for woodland caribou conservation. *J. Wildl. Manag.* 89, e22673. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22673>

- Mech, L.D., Janssens, L.A.A., 2022. An assessment of current wolf *Canis lupus* domestication hypotheses based on wolf ecology and behaviour. *Mammal Rev.* 52, 304–314. <https://doi.org/10.1111/mam.12273> \*
- Meier, V., Leitinger, G., Walde, J., Tasser, E., 2024. Wolf-related damage in livestock management: Long-term data analyses in Saxony, Germany. *Glob. Ecol. Conserv.* 54, e03031. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e03031>
- Michelot, C., Leclerc, M., Taillon, J., Dussault, C., Hénault Richard, J., Côté, S.D., 2024. Evidence of migratory coupling between grey wolves and migratory caribou. *Oikos* 2024, e10150. <https://doi.org/10.1111/oik.10150>
- Mohammadi, A., Alambeigi, A., López-Bao, J.V., Taghavi, L., Kaboli, M., 2022. Living with wolves: Lessons learned from Iran. *Conserv. Sci. Pract.* 4, e12667. <https://doi.org/10.1111/csp2.12667>
- Mohammadi, A., Kaboli, M., Sazatornil, V., López-Bao, J.V., 2019. Anthropogenic food resources sustain wolves in conflict scenarios of Western Iran. *PLOS ONE* 14, e0218345. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218345>
- Musiani, M., Morshed Anwar, Sk., McDermid, G.J., Hebblewhite, M., Marceau, D.J., 2010. How humans shape wolf behavior in Banff and Kootenay National Parks, Canada. *Ecol. Model.* 221, 2374–2387. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.06.019>
- Mysłajek, R.W., Romański, M., Kwiatkowska, I., Stępnik, K.M., Figura, M., Nowak-Brzezińska, A., Diserens, T.A., Nowak, S., 2021. Temporal changes in the wolf *Canis lupus* diet in Wigry National Park (northeast Poland). *Ethol. Ecol. Evol.* 33, 628–635. <https://doi.org/10.1080/03949370.2021.1907787>
- Mysłajek, R.W., Stachyra, P., Figura, M., Nędzyńska-Stygar, M., Stefański, R., Korga, M., Kwiatkowska, I., Stępnik, K.M., Tołkacz, K., Nowak, S., 2022. Diet of the grey wolf *Canis lupus* in Roztocze and Solska Forest, south-east Poland. *J. Vertebr. Biol.* 71. <https://doi.org/10.25225/jvb.22040>
- Mysłajek, R.W., Tomczak, P., Tołkacz, K., Tracz, Maciej, Tracz, Magdalena, Nowak, S., 2019. The best snacks for kids: the importance of beavers *Castor fiber* in the diet of wolf *Canis lupus* pups in north-western Poland. *Ethol. Ecol. Evol.* 31, 506–513. <https://doi.org/10.1080/03949370.2019.1624278>
- Neufeld, B.T., 2018. The dire consequences of specializing on large herbivores. *USURJ Univ. Sask. Undergrad. Res. J.* 5. <https://doi.org/10.32396/usurj.v5i1.347> \*
- Ní Leathlobhair, M., Perri, A.R., Irving-Pease, E.K., Witt, K.E., Linderholm, A., Haile, J., Lebrasseur, O., Ameen, C., Blick, J., Boyko, A.R., Brace, S., Cortes, Y.N., Crockford, S.J., Devault, A., Dimopoulos, E.A., Eldridge, M., Enk, J., Gopalakrishnan, S., Gori, K., Grimes, V., Guiry, E., Hansen, A.J., Hulme-Beaman, A., Johnson, J., Kitchen, A., Kasparov, A.K., Kwon, Y.-M., Nikolskiy, P.A., Lope, C.P., Manin, A., Martin, T., Meyer, M., Myers, K.N., Omura, M., Rouillard, J.-M., Pavlova, E.Y., Sciulli, P., Sinding, M.-H.S.,

- Strakova, A., Ivanova, V.V., Widga, C., Willerslev, E., Pitulko, V.V., Barnes, I., Gilbert, M.T.P., Dobney, K.M., Malhi, R.S., Murchison, E.P., Larson, G., Frantz, L.A.F., 2018. The evolutionary history of dogs in the Americas. *Science* 361, 81–85. <https://doi.org/10.1126/science.aao4776>
- Nickerson, R., Hoag, D., Evangelista, P.H., Niemiec, R., Few, A., Breck, S.W., 2024. U.S. livestock producer interest in alternatives to compensation programs for wolf depredation. *Hum. Dimens. Wildl.* 1–16. <https://doi.org/10.1080/10871209.2024.2414880>
- Nowak, S., Mysłajek, R.W., Jędrzejewska, B., 2005. Patterns of wolf *Canis lupus* predation on wild and domestic ungulates in the Western Carpathian Mountains (S Poland). *Acta Theriol. (Warsz.)* 50, 263–276. <https://doi.org/10.1007/BF03194489>
- Nowak, S., Szewczyk, M., Stępnia, K.M., Kwiatkowska, I., Kurek, K., Mysłajek, R.W., 2024a. Wolves in the borderland – changes in population and wolf diet in Romincka Forest along the Polish–Russian–Lithuanian state borders. *Wildl. Biol.* 2024, e01210. <https://doi.org/10.1002/wlb3.01210>
- Nowak, S., Tomczak, P., Kraśkiewicz, A., Więckowski, J., Tołkacz, K., Baranowska, W., Kasprzak, A., Mysłajek, R.W., 2024b. Wolf diet in the Notecka Forest, western Poland. *Wildl. Biol.* 2024, e01224. <https://doi.org/10.1002/wlb3.01224>
- Octenjak, D., Pađen, L., Šilić, V., Reljić, S., Vukičević, T.T., Kusak, J., 2020. Wolf diet and prey selection in Croatia. *Mammal Res.* 65, 647–654. <https://doi.org/10.1007/s13364-020-00517-8>
- Olsson, O., Wirtberg, J., Andersson, M., Wirtberg, I., 1997. Wolf *Canis lupus* predation on moose *Alces alces* and roe deer *Capreolus capreolus* in south-central Scandinavia. *Wildl. Biol.* 3, 13–25. <https://doi.org/10.2981/wlb.1997.003>
- Orning, E.K., Dugger, K.M., Clark, D.A., 2021. Gray wolf (*Canis lupus*) predation patterns following recent recolonization in a multi-predator, multi-prey system. *Can. J. Zool.* 99, 902–911. <https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0027>
- Ovodov, N.D., Crockford, S.J., Kuzmin, Y.V., Higham, T.F.G., Hodgins, G.W.L., Van Der Plicht, J., 2011. A 33,000-year-old incipient dog from the Altai Mountains of Siberia: Evidence of the earliest domestication disrupted by the Last Glacial Maximum. *PLOS ONE* 6, e22821. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022821>
- Pacheco, C., Stronen, A.V., Jędrzejewska, B., Plis, K., Okhlopov, I.M., Mamaev, N.V., Drovetski, S.V., Godinho, R., 2022. Demography and evolutionary history of grey wolf populations around the Bering Strait. *Mol. Ecol.* 31, 4851–4865. <https://doi.org/10.1111/mec.16613>
- Pardi, M.I., Smith, F.A., 2016. Biotic responses of canids to the terminal Pleistocene megafauna extinction. *Ecography* 39, 141–151. <https://doi.org/10.1111/ecog.01596>

- Parchizadeh, J., Arias, M.G., Belant, J.L., 2024. Livestock predation patterns by gray wolves and persian leopards in Iran. *Sci. Rep.* 14, 26899. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-78117-8>
- Paring, G., 2025. Multispecies ethics and space: Coexisting with wolves. *J. Bus. Ethics.* <https://doi.org/10.1007/s10551-024-05914-6>
- Perri, A., 2016. A wolf in dog's clothing: Initial dog domestication and Pleistocene wolf variation. *J. Archaeol. Sci.* 68, 1–4. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2016.02.003> \*
- Perri, A.R., Feuerborn, T.R., Frantz, L.A.F., Larson, G., Malhi, R.S., Meltzer, D.J., Witt, K.E., 2021. Dog domestication and the dual dispersal of people and dogs into the Americas. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 118, e2010083118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2010083118> \*
- Petridou, M., Benson, J.F., Gimenez, O., Iliopoulos, Y., Kati, V., 2023. Do husbandry practices reduce depredation of free-ranging livestock? A case study with wolves in Greece. *Biol. Conserv.* 283, 110097. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110097>
- Polyak, V.J., Asmerom, Y., Burns, S.J., Lachniet, M.S., 2012. Climatic backdrop to the terminal Pleistocene extinction of North American mammals. *Geology* 40, 1023–1026. <https://doi.org/10.1130/G33226.1>
- Preiss-Bloom, S., Shamon, H., Ben-Ami, D., Dayan, T., 2025. Landscape of risk: Responses of grey wolves to lethal control in a mosaic landscape. *Eur. J. Wildl. Res.* 71, 24. <https://doi.org/10.1007/s10344-025-01910-x>
- Primi, R., Viola, P., Girotti, P., Danieli, P.P., Ronchi, B., Spina, R., 2024. Performance evaluation of a prototype for the defense against wolf attacks on livestock animals. *Acta IMEKO* 13, 1–7. <https://doi.org/10.21014/actaimeko.v13i1.1650>
- Pusenius, J., Kukko, T., Melin, M., Laaksonen, S., Kojola, I., 2020. Wolf predation risk and moose movement in eastern Finland. *Wildl. Biol.* 2020, 1–9. <https://doi.org/10.2981/wlb.00685>
- Qiu, Z., Li, C., 2005. Evolution of Chinese mammalian faunal regions and elevation of the Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau. *Sci. China Ser. Earth Sci.* 48, 1246–1258. <https://doi.org/10.1360/03yd0523> \*
- Ranglack, D.H., McCurdy, L.M., Wolf, P.C., Miller, L., 2024. Drones as a potential hazing tool to prevent wolf depredations on livestock. *Glob. Ecol. Conserv.* 56, e03333. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e03333>
- Ren, Y., Xu, Z., Li, M., Dai, W., Wang, J., 2024. How geomorphology maps the dispersal barriers of large herbivorous mammals in China. *J. Biogeogr.* 51, 2512–2525. <https://doi.org/10.1111/jbi.15007>
- Roberts, P., Delson, E., Miracle, P., Ditchfield, P., Roberts, R.G., Jacobs, Z., Blinkhorn, J., Ciochon, R.L., Fleagle, J.G., Frost, S.R., Gilbert, C.C., Gunnell, G.F., Harrison, T., Korisettar, R., Petraglia, M.D., 2014.

Continuity of mammalian fauna over the last 200,000 y in the Indian subcontinent. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 5848–5853. <https://doi.org/10.1073/pnas.1323465111>

Robu, M., Marom, N., Mirea, I.-C., Faur, L.-M., Petculescu, A., Kenesz, M., Shafir, R., Égüez, N., Constantin, S., 2024. Intraguild interactions among carnivorans of the last glacial: The case of wolves and bears from Muierilor Cave, Romania. *Quat. Sci. Rev.* 334, 108720. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2024.108720>

Roffler, G.H., Eriksson, C.E., Allen, J.M., Levi, T., 2023. Recovery of a marine keystone predator transforms terrestrial predator–prey dynamics. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 120, e2209037120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2209037120>

Salis, A.T., Bray, S.C.E., Lee, M.S.Y., Heiniger, H., Barnett, R., Burns, J.A., Doronichev, V., Fedje, D., Golovanova, L., Harington, C.R., Hockett, B., Kosintsev, P., Lai, X., Mackie, Q., Vasiliev, S., Weinstock, J., Yamaguchi, N., Meachen, J.A., Cooper, A., Mitchell, K.J., 2022. Lions and brown bears colonized North America in multiple synchronous waves of dispersal across the Bering Land Bridge. *Mol. Ecol.* 31, 6407–6421. <https://doi.org/10.1111/mec.16267>

Sand, H., Eklund, A., Zimmermann, B., Wikenros, C., Wabakken, P., 2016. Prey selection of Scandinavian wolves: Single large or several small? *PLOS ONE* 11, e0168062. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168062>

Sandom, C., Faurby, S., Sandel, B., Svenning, J.-C., 2014. Global late Quaternary megafauna extinctions linked to humans, not climate change. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281, 20133254. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3254>

Sardella, R., Bertè, D., Iurino, D.A., Cherin, M., Tagliacozzo, A., 2014. The wolf from Grotta Romanelli (Apulia, Italy) and its implications in the evolutionary history of *Canis lupus* in the Late Pleistocene of Southern Italy. *Quat. Int.* 328–329, 179–195. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.11.016>

Shao, Y., Wang, X.-B., Zhang, M.-L., Liu, Y., Wang, S., Zhang, B.-L., Yang, M.-M., Yang, M.-H., Jia, T., Pu, T.-C., Lu, Y., Liu, H., Xu, Z., Li, B., Liu, N., Onsongo, V.M., Wu, D.-D., Zhang, C.-L., Ruan, J., Li, Y., 2022. Long-read genome sequencing provides molecular insights into scavenging and societal complexity in spotted hyena *Crocuta crocuta*. *Mol. Biol. Evol.* 39, msac011. <https://doi.org/10.1093/molbev/msac011>

Sharma, D.K., Maldonado, J.E., Jhala, Y.V., Fleischer, R.C., 2004. Ancient wolf lineages in India. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0071>

Shrotriya, S., Reshamwala, H.S., Lyngdoh, S., Jhala, Y.V., Habib, B., 2022. Feeding patterns of three widespread carnivores—the wolf, snow leopard, and red fox—in the Trans-Himalayan landscape of India. *Front. Ecol. Evol.* 10, 815996. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.815996>

- Schär, S., Talavera, G., Espadaler, X., Rana, J.D., Andersen Andersen, A., Cover, S.P., Vila, R., 2018. Do Holarctic ant species exist? Trans-Beringian dispersal and homoplasy in the Formicidae. *J. Biogeogr.* 45, 1917–1928. <https://doi.org/10.1111/jbi.13380>
- Sidorovich, V., Schnitzler, A., Schnitzler, C., Rotenko, I., Holikava, Y., 2017. Responses of wolf feeding habits after adverse climatic events in central-western Belarus. *Mamm. Biol.* 83, 44–50. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2016.11.012>
- Sidorovich, V.E., Tikhomirova, L.L., Jędrzejewska, B., 2003. Wolf *Canis lupus* numbers, diet and damage to livestock in relation to hunting and ungulate abundance in northeastern Belarus during 1990–2000. *Wildl. Biol.* 9, 103–111. <https://doi.org/10.2981/wlb.2003.032>
- Singer, L., Wietlisbach, X., Hickisch, R., Schoell, E.M., Leuenberger, C., Van Den Broek, A., Désalme, M., Driesen, K., Lyly, M., Marucco, F., Kutal, M., Pagon, N., Papp, C.R., Milioni, P., Uzdras, R., Zihmanis, I., Zimmermann, F., Marsden, K., Hackländer, K., López-Bao, J.V., Klenzendorf, S., Wegmann, D., 2023. The spatial distribution and temporal trends of livestock damages caused by wolves in Europe. *Biol. Conserv.* 282, 110039. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110039>
- Smith, A.F., Kasper, K., Lazzeri, L., Schulte, M., Kudrenko, S., Say-Sallaz, E., Churski, M., Shamovich, D., Obrizan, S., Domashevsky, S., Korepanova, K., Bashta, A.-T., Zhuravchak, R., Gahbauer, M., Pirga, B., Fenchuk, V., Kusak, J., Ferretti, F., Kuijper, D.P.J., Schmidt, K., Heurich, M., 2024. Reduced human disturbance increases diurnal activity in wolves, but not Eurasian lynx. *Glob. Ecol. Conserv.* 53, e02985. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e02985>
- Smith, D.W., Mech, L.D., Meagher, M., Clark, W.E., Jaffe, R., Phillips, M.K., Mack, J.A., 2000. wolf–bison interactions in Yellowstone National Park. *J. Mammal.* 81, 1128–1135. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081<1128:WBIIYN>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081<1128:WBIIYN>2.0.CO;2)
- Smith, F.A., Elliott Smith, E.A., Villaseñor, A., Tomé, C.P., Lyons, S.K., Newsome, S.D., 2022. Late Pleistocene megafauna extinction leads to missing pieces of ecological space in a North American mammal community. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 119, e2115015119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2115015119>
- Soofi, M., Soufi, M., Royle, A., Waltert, M., Khorozyan, I., 2022. Numbers and presence of guarding dogs affect wolf and leopard predation on livestock in northeastern Iran. *Basic Appl. Ecol.* 64, 147–156. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.08.001>
- Srinivas, Y., Jhala, Y., 2024. Genetic diversity, structure, and demographic histories of unique and ancient wolf lineages in India. *Conserv. Genet.* 25, 33–48. <https://doi.org/10.1007/s10592-023-01553-y>
- Ståhlberg, S., Bassi, E., Viviani, V., Apollonio, M., 2017. Quantifying prey selection of northern and southern European wolves (*Canis lupus*). *Mamm. Biol.* 83, 34–43. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2016.11.001>

- Stanek, A.E., Wolf, N., Hilderbrand, G.V., Mangipane, B., Causey, D., Welker, J.M., 2017. Seasonal foraging strategies of Alaskan gray wolves (*Canis lupus*) in an ecosystem subsidized by Pacific salmon (*Oncorhynchus spp.*). *Can. J. Zool.* 95, 555–563. <https://doi.org/10.1139/cjz-2016-0203>
- Stuart, A.J., 2015. Late Quaternary megafaunal extinctions on the continents: a short review. *Geol. J.* 50, 338–363. <https://doi.org/10.1002/gj.2633> \*
- Šuba, J., Žunna, A., Bagrade, G., Done, G., Ornicāns, A., Pilāte, D., Stepanova, A., Ozoliņš, J., 2023. Does wolf management in Latvia decrease livestock depredation? An analysis of available data. *Sustainability* 15, 8509. <https://doi.org/10.3390/su15118509>
- Trabalíková A., Solár J., 2024. Diet analysis of the grey wolf (*Canis lupus*) in the Western Carpathians. *Oecologia Mont.* 33, 26-34. Retrieved from <https://om.vuvb.uniza.sk/index.php/OM/article/view/379>
- Trbojević, I., Penezić, A., Kusak, J., Stevanović, O., Čirović, D., 2020. Wolf diet and livestock depredation in North Bosnia and Herzegovina. *Mamm. Biol.* 100, 499–504. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00053-7>
- Trebo, S., Cary, E., Wartmann, F.M., 2025. Emotions shape attitudes towards wolf conservation management in the Italian Alps. *Eur. J. Wildl. Res.* 71, 7. <https://doi.org/10.1007/s10344-024-01885-1>
- Ugarković, N.K., Prpić, Z., Kaić, A., Vidić, M., Ivanković, A., Konjačić, M., 2023. Wolf (*Canis lupus*) predation in pastoral livestock systems: case study in Croatia. *Sustainability* 15, 10888. <https://doi.org/10.3390/su151410888>
- Van Der Zee, J.P., Christianen, M.J.A., Bérubé, M., Nava, M., Van Der Wal, S., Berkel, J., Bervoets, T., Meijer Zu Schlochtern, M., Becking, L.E., Palsbøll, P.J., 2022. Demographic changes in Pleistocene sea turtles were driven by past sea level fluctuations affecting feeding habitat availability. *Mol. Ecol.* 31, 1044–1056. <https://doi.org/10.1111/mec.16302>
- Van Valkenburgh, B., Hayward, M.W., Ripple, W.J., Meloro, C., Roth, V.L., 2016. The impact of large terrestrial carnivores on Pleistocene ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 862–867. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502554112> \*
- Van Valkenburgh, B., Peterson, R.O., Smith, D.W., Stahler, D.R., Vucetich, J.A., 2019. Tooth fracture frequency in gray wolves reflects prey availability. *eLife* 8, e48628. <https://doi.org/10.7554/eLife.48628>
- Vervaecke, H., Van Dessel, T., Galbusera, P., Mergeay, J., 2025. Perspectives on wolves after their recolonization in Flanders, Belgium. *R. Soc. Open Sci.* 12, 231931. <https://doi.org/10.1098/rsos.231931>
- Viricheva, A. O., Litvinova, E. M., Chistopolova, M. D., Poyarkov, A. D., Hernandez-Blanco, J. A., 2024. Wolf-ungulate interactions within the context of wolf's main prey population decline in Central Russian Upland. *Nat. Conserv. Res.* 9. <https://doi.org/10.24189/ncr.2024.029>

- Vucetich, J.A., Peterson, R.O., Schaefer, C.L., 2002. The effect of prey and predator densities on wolf predation. *Ecology* 83, 3003–3013. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[3003:TEOPAP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3003:TEOPAP]2.0.CO;2)
- Wagner, C., Holzapfel, M., Kluth, G., Reinhardt, I., Ansorge, H., 2012. Wolf (*Canis lupus*) feeding habits during the first eight years of its occurrence in Germany. *Mamm. Biol.* 77, 196–203. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.12.004>
- Walker, M., Gibbard, P., Head, M.J., Berkelhammer, M., Björck, S., Cheng, H., Cwynar, L.C., Fisher, D., Gkinis, V., Long, A., Lowe, J., Newnham, R., Rasmussen, S.O., Weiss, H., 2019. Formal subdivision of the Holocene series/epoch: A summary. *J. Geol. Soc. India* 93, 135–141. <https://doi.org/10.1007/s12594-019-1141-9> \*
- Wang, M.-S., Thakur, M., Jhala, Y., Wang, S., Srinivas, Y., Dai, S.-S., Liu, Z.-X., Chen, H.-M., Green, R.E., Koepfli, K.-P., Shapiro, B., 2022. Genome sequencing of a gray wolf from peninsular India provides new insights into the evolution and hybridization of gray wolves. *Genome Biol. Evol.* 14, evac012. <https://doi.org/10.1093/gbe/evac012>
- Watts, D.E., Newsome, S.D., 2017. Exploitation of marine resources by wolves in southwestern Alaska. *J. Mammal.* gyw153. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw153>
- Werhahn, G., Kusi, N., Li, X., Chen, C., Zhi, L., Lázaro Martín, R., Sillero-Zubiri, C., Macdonald, D.W., 2019. Himalayan wolf foraging ecology and the importance of wild prey. *Glob. Ecol. Conserv.* 20, e00780. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00780>
- Wikenros, C., Balogh, G., Sand, H., Nicholson, K.L., Månsson, J., 2016. Mobility of moose—comparing the effects of wolf predation risk, reproductive status, and seasonality. *Ecol. Evol.* 6, 8870–8880. <https://doi.org/10.1002/ece3.2598>
- Wikenros, C., Sand, H., Wabakken, P., Liberg, O., Pedersen, H.C., 2009. Wolf predation on moose and roe deer: chase distances and outcome of encounters. *Acta Theriol. (Warsz.)* 54, 207–218. <https://doi.org/10.4098/j.at.0001-7051.082.2008>
- Wilczyński, J., Wojtal, P., Oliva, M., Sobczyk, K., Haynes, G., Klimowicz, J., Lengyel, G., 2019. Mammoth hunting strategies during the Late Gravettian in Central Europe as determined from case studies of Milovice I (Czech Republic) and Kraków Spadzista (Poland). *Quat. Sci. Rev.* 223, 105919. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.105919>