

## **Přehled poznatků o prostorové aktivitě a možnostech překonávání dopravních komunikací losa (*Alces alces*) a jelena lesního (*Cervus elaphus*) (Artiodactyla: Cervidae)**

Spatial activity and road crossing abilities in *Alces alces* and *Cervus elaphus*: a review (Artiodactyla: Cervidae)

Jan MATĚJŮ & Kristýna MATĚJŮ

Muzeum Karlovy Vary, Pod Jelením skokem 30, 360 01 Karlovy Vary; mateju@kvmuz.cz

došlo 18. 11. 2017

**Abstract.** This review focuses on the aspects of biology of the elk (*Alces alces*) and red deer (*Cervus elaphus*) related to disturbance and barrier effect of highways. The information concerning home range size, migratory and dispersal movements and susceptibility to anthropogenic disturbances as well as examples of preferred wildlife passages was reviewed for both species. The disturbance and barrier effects of highways, or more precisely traffic, are different in each species. The red deer is the most susceptible to disturbances and it is even very difficult to encourage to use wildlife passages of any type. On the contrary, the elk, despite its large body size, is very adaptable and able to use relatively small under- and overpasses. Nevertheless, the use of wildlife passages could reduce the barrier effect of highways in both species. Location of wildlife passages should respect the structure of landscape and the passages should be protected from anthropogenic disturbances. The frequency of passages should be approximately one per each kilometer of highway in wooded landscape or one per three kilometers in open agricultural landscape. The minimum recommended width of wildlife overpasses is 40 m and the minimum index of clearance of underpasses is 1.7.

**Key words.** *Alces alces*, *Cervus elaphus*, landscape overpass, wildlife crossing, home range, dispersal, migration, moose.

### ÚVOD

Rozšiřování dopravní infrastruktury vede mimo jiné i ke vzniku bariér, které brání nejrůznějším druhům živočichů ve volném pohybu v krajině (IUELL et al. 2003, ANDĚL et al. 2005, 2010). Aby bylo možno efektivně zlepšit průchodnost krajiny pro volně žijící živočichy, jsou vypracovávána nejrůznější metodická doporučení a navrhována konkrétní konstrukční řešení migračních struktur; na mezinárodní úrovni například IUELL et al. (2003) či CLEVINGER & HUIJSER (2008), pro Českou republiku HLAVÁČ & ANDĚL (2001), ANDĚL et al. (2005, 2010, 2017). Především české metodiky, byť často podávají konkrétní návrhy parametrů přechodů přes komunikace, jen zřídka či pouze velmi okrajově zmiňují data o prostorové aktivitě zájmových druhů, jejich prostorových nárocích na přechody přes komunikace a jejich chování vůči rušivým vlivům spojeným s dopravními komunikacemi. Běžným uživatelům tak není zřejmé, na čem jsou konkrétní doporučení založena a nemají možnost si je ověřit. Cílem naší práce je podat relevantní informace o prostorové aktivitě a chování vůči dopravním komunikacím dvou největších druhů

kopytníků volně žijících v ČR – losa evropského a jelena lesního, a ukázat tak, na jakých údajích jsou nebo by měla být doporučení a technická řešení založena.

Los evropský a jelen lesní byli vybráni především z toho důvodu, že se jedná o jedny z největších volně žijících savců na území České republiky a jsou to zároveň druhy s velkými prostorovými nároky, ať již ve smyslu velikostí domovských okrsků nebo velikosti ekoduktů (viz níže). V obou případech se zároveň jedná o druhy, jejichž jedinci představují při překonávání dopravních komunikací riziko vážných dopravních nehod.

Níže shrnujeme dostupné informace o obou druzích, především o velikosti jejich domovských okrsků, disperzních a migračních pohybech a o prostorových nárocích při překonávání pozemních komunikací. Sumarizujeme také informace o chování jmenovaných druhů vůči rušivým vlivům dopravy a lidským disturbancím. V závěru jsou stručně navržena možná řešení přechodů přes komunikace, tj. typ a velikost přechodu, frekvence rozmístění přechodů a jejich další parametry.

## MATERIÁL A METODIKA

Přehled byl sestavován formou standardní rešerše dostupných odborných prací a metodik. S ohledem na občasnou terminologickou nejednoznačnost jsme pro účely naší práce přesněji vymezili některé dále používané pojmy. **Migrace** – pro účely tohoto textu se jí rozumí sezónně opakovaná změna místa pobytu (sezónního domovského okrsku) typicky vyvolaná změnou dostupnosti potravy v souvislosti s pravidelnou roční změnou klimatických podmínek, pořípadě z důvodů reprodukce. **Disperze** – pohyb mladých jedinců v krajině sloužící k nalezení vhodného (resp. volného) místa pro vlastní domovský okrsek (viz dále). Obvykle k disperzi dochází u mláďat po odstavení či v době předcházející dosažení pohlavní zralosti. Jedná se o klíčový moment, kdy se může určitý druh šířit na dosud neobsazené lokality. Bývá často zaměňována či ztotožňována s migrací, její příčina a princip je však odlišný. **Domovský okrsek** – oblast (místo) živočichem běžně obývané. V rámci roku může jít o jednu neměnnou oblast, případně může být sezónně měněna (viz migrace). V takovém případě se obvykle odlišuje domovský okrsek letní a zimní a domovský okrsek celkový. Domovský okrsek nebývá zvířetem obhájován a často se překrývá s domovskými okrsky dalších jedinců obojího pohlaví téhož druhu. **Teritorium** – oblast (obvykle menší část domovského okrsku), kterou živočich obývá a aktivně ji brání proti jedincům téhož druhu. Teritorium může být obhájováno v průběhu celého nebo jen po část roku (typicky v době páření) a agonistické chování se může vztahovat pouze na jedince stejného pohlaví, např. vyhánění konkurenčních samců v době říje. **Ekodukt** – souhrnné označení pro stavby (podchody či nadchody) budované primárně za účelem snížení rizika kolize motorových vozidel se zvířaty a zároveň za účelem zajištění alespoň minimální průchodnosti krajiny pro volně žijící živočichy. Zejména v amerických publikacích se označují jako “wildlife overpass” nebo “landscape overpass”. Kromě těchto speciálních staveb mohou jako ekodukty do určité míry sloužit i běžné konvenční mosty a podjezdy pro místní komunikace. **Index světlosti (I)** – označuje v literatuře parametry (tzv. “openness”) struktur používaných k překonání silničních komunikací. Vypočítává se podle vzorce:  $I = (\text{šířka [m]} \times \text{výška [m]}) / \text{délka [m]}$ , tj. rozměr kolmý na osu komunikace.

## VÝSLEDKY

### Los evropský (*Alces alces*)

V případě zájmových faktorů rešerše jsme, z důvodů možnosti prezentovat větší škálu výsledků, použili původní taxonomickou koncepci jediného druhu a uvedené výsledky tedy zahrnují údaje týkající se i losa amerického (*Alces americanus*). K jakému v současnosti uznávanému druhu konkrétní výsledky přináležejí, je zřejmé ze zmiňované geografické oblasti. V relativně novém taxonomickém pojetí (WILSON & REEDER 2005) je los evropský spolu s blízce příbuzným

losem americkým největším druhem z čeledi jelenovitých (Cervidae). V dospělosti dosahuje hmotnosti 200–825 kg, výška v kohoutku se pohybuje od v rozmezí 1,4–2,4 m a délka těla 2,4–3,1 m přičemž samci jsou přibližně o čtvrtinu větší než samice (FRANZMANN 1981, ANDĚRA & HORÁČEK 2005, GAREL et al. 2006).

Los evropský se vyskytuje ve světlých, vlhkých až podmáčených lesích nížin a pahorkatin evropské a asijské boreální i temperátní zóny, přibližně v oblasti od Polska a Skandinávie po jezero Bajkal. Preferuje plochy s porosty vrb a topolů, které spolu s dalšími keřkovitými dřevinami, vodní vegetací, a v zimě také s jehličím a kůrou stromů tvoří jeho hlavní potravu. Příležitostně využívá k pastvě i zemědělské kultury. Obvyklý denní příjem potravy se pohybuje okolo 20 kg. Aktivní je los v průběhu celého dne, obzvláště v zimních měsících, nicméně i přesto jsou zřetelné dva vrcholy aktivity – za úsvitu a soumraku (HENTTONEN et al. 2008, NOWAK 1999).

S výjimkou samic s mláďaty žijí losi po většinu roku samotářsky, pouze na podzim v době páření tvoří menší skupiny a k většímu nahloučení zvířat může dojít také na zimovištích. Obvyklá hustota jedinců je 0,1–1,1 jedince na km<sup>2</sup>, nicméně právě na zimovištích byly zaznamenány i hustoty 100–200 jedinců/km<sup>2</sup> (NOWAK 1999; viz níže). V ČR je v územích osídlených losy odhadována hustota zvířat pouze 0,03–0,15 jedinců/km<sup>2</sup> (HOMOLKA 2000).

Období říje probíhá u losů během září a října. Samice v té době aktivně lákají samce, jak hlasově tak i pachem, k ostatním samicím se v této době chovají agresivně. Samci se snaží samicí kontaktovat a po nějakou dobu ji doprovázejí. Mezi konkurujícími si samci dochází jak k ritualizovaným, tak v případě podobně silných soupeřů i vážným soubojům. Po 216–264 dnech rodí losice jedno až dvě, výjimečně tři mláďata vážící 11–16 kg. Mláďata následují matku a začínají přijímat pevnou potravu po 2–3 týdnech a odstavena bývají obvykle ve věku pěti měsíců. S matkou zůstávají až do narození dalšího mláděte. Losice dosahují pohlavní dospělosti v druhém roce života, v oblastech s drsnějšími klimatickými respektive trofickými podmínkami i později a rozmnožují se obvykle každoročně. Samci také dospívají v druhém roce, nicméně jejich růst ještě není ukončen a k rozmnožování tak díky starším a silnějším konkurentům obvykle nedostanou příležitost. Losi se dožívají stáří okolo 20 let, maximální zaznamenaný věk byl 27 let (HAYSEN et al. 1993, NOWAK 1999).

Los byl na území České republiky vyhuben již koncem středověku pravděpodobně ve 12.–15. století. Teprve po roce 1957 se začal znovu objevovat v podobě zvířat dispergujících z rezervací v severním a středním Polsku. Zprvu se jednotliví, zejména mladí, samci potulovali téměř po celém území ČR. Později dispergujících jedinců přibývalo, začaly se častěji objevovat samice a v roce 1974 bylo na Jindřichohradecku zaznamenáno první narození mláděte. Od 80. let 20. století pak lze rozmnožování losa na území ČR považovat za pravidelné. V současnosti existuje na území ČR pouze jediná stálá populace losa a to v oblasti Šumavy na pravém břehu Lipna. Trvalý výskyt zaznamenaný v oblasti Novohradských hor a přilehlého Třebońska a na Nymbursku je již bohužel minulostí (ANDĚRA & HANZAL 2017). Početnost této jediné populace je odhadována na 10 jedinců (ANDĚRA & HANZAL 2017).

Dle Červeného seznamu IUCN je los evropský zařazen mezi málo dotčené druhy a jeho populační trend je udáván jako rostoucí (HENTTONEN et al. 2008). Los je dále uveden jako chráněný druh živočicha v příloze III Úmluvy o ochraně evropské fauny a flóry (Bernská úmluva). V Červeném seznamu ohrožených druhů obratlovců ČR je los uveden jako druh kriticky ohrožený (ANDĚRA & HANZAL 2017). Podle zákona č. 114/1992 Sb., O ochraně přírody a krajiny, a prováděcí vyhlášky č. 395/1992 Sb. patří los evropský mezi zvláště chráněné druhy živočichů v kategorii silně ohrožený. Z hlediska zákona o myslivosti č. 449/2001 Sb. je los považován za zvěř, kterou nelze lovit.

Tab. 1. Přehled průměrných velikostí domovského okrsku losa (*Alces alces*). Legenda: PPDO = průměrná plocha domovského okrsku [km<sup>2</sup>]; M = samci; F = samice; MCP = minimální konvexní polygon  
 Table 1. Mean home range size of the elk (*Alces alces*) recorded in different regions. Legend: PPDO = mean home range area [km<sup>2</sup>]; M = males; F = females; MCP = minimum convex polygon

oblast region	typ okrsku home range type	PPDO (pohlaví / sex)	poznámka note	zdroj reference
střední Norsko / central Norway	roční / annual	384,0 (M) 178,0 (F)	MCP <sub>100</sub> , n=187	ROLANDSEN et al. 2010
Švédsko / Sweden	roční / annual	52,2±10,9 (M) 15,2±10,9 (F)	MCP <sub>100</sub>	OLSSON et al. 2011
jižní Švédsko / southern Sweden	roční / annual letní / summer zimní / winter	12,6 (F) 9,1 (F) 4,9 (F)	MCP	CEDERLUND & OKARMA 1988
severní Švédsko / northern Sweden	roční / annual	40,0 (F)	Kernel <sub>95</sub>	SJÖBERG 2013
Kanada / Canada	roční / annual	174±31 (F)	MCP <sub>100</sub>	STENHOUSE et al. 1995
Aljaška / Alaska	roční / annual	262,0 (M) 243,5 (F)	Kernel <sub>95</sub>	JOLY et al. 2015

Pomineme-li zásadní příčinu, kterou je ztráta vhodného dostatečně velkého biotopu, jsou hlavními faktory, které ohrožují existenci losa evropského ve střední Evropě následující: jako nejčastější příčinu úhynu losů uvádí HOMOLKA (2000) střet s motorovými vozidly (38 %; podrobnosti níže) a lov (36 %). Ostatní faktory, včetně přirozené predace jsou v podmínkách ČR naprosto zanedbatelné.

#### Velikost domovského okrsku

Obvyklá v kompendiích udávaná velikost sezónního domovského okrsku losa (včetně losa amerického) se pohybuje od 2,2 po 16,9 km<sup>2</sup> v případě celoročního či dokonce životního domovského okrsku se tato hodnota ještě velmi výrazně zvyšuje (NOWAK 1999, tab. 1). V Norsku měly roční domovské okrsky losů velikost 10–5.268 km<sup>2</sup> (n=186; metoda minimálního 100% konvexního mnohoúhelníku – dále jako MCP<sub>100</sub>), ovšem jen pět okrsků přesáhlo hodnotu 1.000 km<sup>2</sup>. Domovské okrsky samců (průměr 384 km<sup>2</sup>) byly větší než domovské okrsky samic (průměr 178 km<sup>2</sup>). Domovské okrsky migrujících jedinců byly přibližně 5–10× větší než domovské okrsky nemigrujících jedinců stejného pohlaví (ROLANDSEN et al. 2010).

OLSSON et al. (2011) zjistili během pěti let sledování losů ve středním Švédsku velikost ročního domovského okrsku (MCP<sub>100</sub>) 52,2±10,9 km<sup>2</sup> u devíti losích samců a 15,6±2,6 km<sup>2</sup> u 13 samic. Velikosti domovského okrsku pro jednotlivé části roku (sezóny) nebyly u samic signifikantně odlišné, přesto zde byla určitá variabilita – nejmenší byly domovské okrsky v zimě a největší na podzim. U samců byly změny ve velikost sezónních domovských okrsků průkazně odlišné a stejně jako u samic byly nejmenší v zimě a největší během podzimu. Podzimní domovský okrsek byl téměř pětkrát větší než zimní. Meziroční odlišnosti ve velikosti domovského okrsku nebyly prokázány (OLSSON et al. 2011).

V jižním Švédsku bylo v letech 1982–1985 sledováno 14 losích samic z nemigrující populace. Průměrná velikost jejich ročního domovského okrsku byla 12,6 km<sup>2</sup>, přičemž samice využívaly jedno nebo dvě jádrová území, kde byl jejich pobyt nejčastější. Průměrná velikost letního domovského okrsku byla 9,1 km<sup>2</sup> tj. více než 70 % rozlohy ročního, průměrná velikost zimního domovského okrsku byla pouze 4,9 km<sup>2</sup>. Sezónních domovské okrsky se z více než 10 % překrývaly a roční domovský okrsek se vždy alespoň částečně překrýval s okrskem minimálně jedné další samice (CEDERLUND & OKARMA 1988). Modernější metodou výpočtu tzv. Kernel density estimation, při vyloučení 5 % nejdlejších záznamů (dále jako Kernel<sub>95</sub>) byla průměrná velikost ročních domovských okrsků osmnácti losích samic (stálých či migrujících na malou vzdálenost) ze severního Švédska stanovena na 40 km<sup>2</sup> (13,4–90 km<sup>2</sup>; SJÖBERG 2013).

Celková velikost i sezónní variabilita velikosti domovských okrsků u losů v Kanadě odpovídá zjištěním ve Skandinávii. Velikosti ročních domovských okrsků 30 samic starších 1,5 roku se pohybovaly od 40 po 942 km<sup>2</sup> (MCP<sub>100</sub>) s průměrem a směrodatnou odchylkou 174±31 km<sup>2</sup> a podobně jako v Evropě i zde měli losi nejmenší domovský okrsek v zimě – 57 km<sup>2</sup>, a největší na podzim – 132 km<sup>2</sup> (STENHOUSE et al. 1995). Podobná jsou i zjištění týmu JOLY et al. (2015), kteří na střední Aljašce zaznamenali průměrné roční domovské okrsky samců o rozloze 262 km<sup>2</sup> (n=11; Kernel<sub>95</sub>) a 243,5 km<sup>2</sup> (n=21) u samic. Roční domovské okrsky nemigrujících samic a samic s nevyhraněnou migrační strategií byly přibližně o 10–15 % menší než u migrujících samic. U migrujících a nemigrujících samců byl zjištěn podobný rozdíl, ovšem samci s nevyhraněnou migrační strategií měli roční domovské okrsky přibližně o čtvrtinu menší než předchozí dvě skupiny. Celkový počet sledovaných samců však byl v tomto případě oproti samicím asi poloviční (JOLY et al. 2015).

## Faktory ovlivňující velikost domovského okrsku

Faktorů, které ovlivňují velikost domovského okrsku losa a samozřejmě i jeho polohu, je velké množství. Zásadním faktorem, který se na velikosti domovského okrsku velmi nápadně projevuje, je skutečnost, zda se jedná o stálou či migrující populaci losů, u migrujících losů jsou totiž domovské okrsky až desetkrát větší než u jedinců ze stálých populací (ROLANDSEN et al. 2010, viz též výše). Příčiny a mechanismy migrace jsou zmíněny samostatně níže. Environmentální faktory ovlivňující velikost domovských okrsků u losů, včetně skutečnosti zda je daná populace usdlá či zda migruje, jsou často vzájemně korelovány a nelze jednoznačně odlišit jejich individuální vliv (např. průměrná teplota, srážky nadmořská výška, biotop). Obecně se uvádí, že velikost domovského okrsku, respektive hustota losí populace je ovlivňována produktivitou prostředí – tj. faktorem zahrnujícím efekt většiny abiotických podmínek prostředí (LAVSUND et al. 2002, NIKULA et al. 2004, ROLANDSEN et al. 2010, VAN BEEST et al. 2011). Například ROLANDSEN et al. (2010) uvádějí, že velikost domovských okrsků u losů roste s rostoucím zastoupením rašelinišť a naopak klesá s vyšším zastoupením produktivnějších jehličnatých lesů. Podobně COURTOIS et al. (2002) v Quebecu zjistili, že velikost domovského okrsku samic roste spolu s rostoucí plochou pasek chudších na potravu, kterým se losi po většinu roku vyhýbají. COURTOIS et al. (2002) považují potravní nabídku za nejdůležitější faktor ovlivňující výskyt losa. Jako losy nejvíce preferovaný biotop uvádějí vzrostlé smíšené a jehličnaté lesy a houštiny jehličnatých dřevin. Vliv nekvalitního habitatu na kondici losů, respektive nízkou četnost výskytu dvojčat mezi mláďaty a pozdní nástup reprodukčního věku samic uvádí z Aljašky TESTA (2004).

Přestože produktivita prostředí je uváděna jako klíčový faktor ovlivňující velikost domovského okrsku, tak studie sledující vliv zimního přikrmování na losy nenašla mezi 32 samicemi

sledovanými pomocí GPS, z nichž 15 využívalo a 17 nevyužívalo příkrmování, žádný statisticky průkazný rozdíl. Velikost domovského okrsku byla v průměru 34,5 km<sup>2</sup> u samic využívajících krmeliště a 27,8 km<sup>2</sup> u samic, které krmeliště nenavštěvovaly. Nicméně poloha domovských okrsků a prostorová aktivita byla u první skupiny značně ovlivněna polohou místa příkrmování (VAN BEEST et al. 2011). Ukazuje se tedy, že lokalizaci domovského okrsku lze manipulovat pomocí příkrmování.

Velikost domovského okrsku je, jak je zřejmé už z výše uvedených hodnot, závislá také na pohlaví jedince a jeho věku. U mladých losů, samců i samic, nenalezli CEDERLUND & SAND (1994) rozdíly ve velikosti domovských okrsků. Objevily se až s rostoucím věkem, kdy dochází ke zvětšování domovských okrsků u samců. U samic s mládřaty byla zjištěna větší velikost domovských okrsků než u samic bez mládřat (CEDERLUND & SAND 1994).

Kromě faktorů ovlivňující celkovou velikost domovského okrsku je třeba zmínit i příčiny její sezónní proměnlivosti. U obou pohlaví je to stejně jako v případě celkové velikosti dostupnost potravy, která je nejvyšší v létě, a proto jsou v tomto období domovské okrsky relativně malé (např. HUSSEY 2010, LEBLOND et al. 2010, OLSSON et al. 2011), i když nikoli nejmenší. Minimum je pak dosaženo v zimě, kdy je sice malá potravní nabídka, avšak pohyb losů je díky vysoké sněhové pokrývce energeticky velmi náročný a losi se tedy zdržují na relativně malé ploše (DUSSAULT et al. 2005). Vliv charakteru zimního počasí – “mírné až tuhé zimy”, na velikost zimního domovského okrsku zaznamenali i JOLY et al. (2015) u losů na střední Aljašce. Během mírné zimy byly průměrné domovské okrsky samic větší (24,2 km<sup>2</sup>, n=32), než při střední (20,2 km<sup>2</sup>, n=36) a tuhé zimě (21,0 km<sup>2</sup>, n=32). U samců však nebyl tento efekt prokázán, jejich domovské okrsky při mírné a střední zimě byly téměř totožné (JOLY et al. 2015). Největší domovské okrsky zjištěné v období podzimu jsou u samců jednoznačně spojeny s vyšší pohybovou aktivitou v období říje (HENRIKSSON 2007, OLSSON et al. 2011).

Na velikost a především polohu domovských okrsků mají vliv i antropogenní faktory. Například TORRES (2011) uvádí, že přítomnost zástavby snižuje výskyt losů do vzdálenosti jednoho kilometru. Za hlavní pravděpodobnou příčinu považují silný lovecký tlak na losí populaci a následnou snahu losů se vyhnout blízkosti lidských sídel. Rušení a přímé pronásledování losů během lovecké sezóny vede i k zvětšení sezónního domovského okrsku a to zejména u dospělých samců, jejichž domovský okrsek je v této době třikrát větší než u samic a mladých zvířat (ROLANDSEN et al. 2010). Obecně se o negativním vlivu statického antropogenního rušení (např. automobilovém provozu) na výskyt losů zmiňuje NEUMANN (2009). JIANG et al. (2009) zjistili, že domovské okrsky losů v severovýchodní Číně jsou situovány dále od silnic, téměř až 3 km. Oproti tomu BEYER et al. (2013) uvádějí, že losi v Ontariu preferují středně fragmentovanou krajinu (0,2 v létě až 0,4 km silnic v zimě na km<sup>2</sup>) avšak na jemné pozorovací škále je zřejmé, že se blízkosti silnic vyhýbají.

Za významný rušivý antropogenní vliv považují JIANG et al. (2009) také těžbu dřeva a paseky starší tří let. Zda se losi skutečně vyhýbají pasekám, není jednoznačně prokázáno, pravděpodobně zde hraje roli stáří pasek. Preferenci pro paseky uvádějí například LAVSUND et al. (2003), DANKS & PORTER (2010), pro mladé paseky JIANG et al. (2009). Negativní vliv pasek zmiňují již výše uvedení autoři COURTOIS et al. (2002).

## Disperze

Podle HOFFMANN et al. (2006) probíhá disperze losů typicky po završení prvního roku života, přičemž samci se přesouvají do větší vzdálenosti od mateřského domovského okrsku než

samice, což potvrzují studie i dalších autorů (např. BALLARD et al. 1991, CEDERLUND & SAND 1992). Genetická studie losů v oblastech Bernes Bay a Gustavus na Aljašce potvrdila vyšší než náhodnou míru příbuznosti mezi losicemi se sousedními domovskými okrsky. Tento jev je vysvětlován značnou věrností dcer k místu narození (COLSON et al. 2016). Při disperzi se tedy mladé samice příliš nevzdalují od okrsku matky.

Většina zvířat se od mateřského domovského okrsku vzdaluje v řádu jednotek až desítek kilometrů (GASAWAY et al. 1985, CEDERLUND & SAND 1992), nicméně v extrémních případech byly ve střední části USA zaznamenány disperze losů na vzdálenost stovek či dokonce více než tisíce kilometrů (1511 km uvádí HOFFMANN et al. 2006). Uvažujeme-li založení českých populací losů zvířaty pocházejícími ze středního a severního Polska, popřípadě občasný výskyt losů téhož původu na území Německa (HOMOLKA 2000, SCHÖNFELD 2009), tak se jedná o příklady disperze na vzdálenost v řádu stovek kilometrů. Naproti tomu může být u některých populací disperze velmi omezená. V nemigrující populaci losů v centrálním Švédsku se mladí samci během disperze z domovského okrsku nepřesunuli do vzdáleností větší než 4 km (vzdušnou čarou) a samice si po celé sledované období (cca 4 roky) udržovaly vzdálenost přibližně 1 km (CEDERLUND & SAND 1992). Podle výsledků genetické studie populace losů v Evropě je statisticky významný tok genů ve Skandinávské subpopulaci zaznamenatelný maximálně do vzdálenosti 300–400 km, mimo Skandinávský poloostrov jsou hodnoty vyšší, 400–500 km (NIEDZIALKOWSKA et al. 2016). Ovšem podrobná genetická a allozymová studie zkoumající více než 20 tisíc losů ze Švédska uvádí, že genetický tok je relativně omezený a odpovídá průměrné disperzi do vzdálenosti 3,5–11,1 km (WENNERSTRÖM et al. 2016).

ROLANDSEN et al. (2010) uvádějí na základě sledování 26 losích mládřat označených GPS ve věku 8 měsíců, že do věku 2,5 roku disperguje 40 % samců a 60 % samic (rozdíl však nebyl kvůli relativně malému počtu jedinců statisticky průkazný). Vzdálenost disperze se pohybovala mezi 10 a 175 km. K disperzi se mladí losi odhodlávají poté, co je matka odežena. To bývá většinou týden předtím, než porodí další mládě. Za dispergující považují ROLANDSEN et al. (2010) ty jedince, kteří nejpозději ve věku 2,5 roku mají odlišný zimní domovský okrsek než jejich matka. Vzdálenost disperze se může s rostoucí hustotou losů v dané oblasti zvyšovat (BALLARD et al. 1991). Počátek disperze lze s ohledem na její mechanismus klást na přelom května a června, kdy se obvykle rodí mládřata.

## M i g r a c e

Migrace je u losů spojena s rozdílnou dostupností potravy v letním a zimním období, kdy migrující jedinci přecházejí mezi letním a zimním domovským okrskem (HOMOLKA 2000, GUNDERSEN et al. 2004). Vzhledem k tomu, že losi v rámci svého domovského okrsku střídavě využívají obvykle několik více či méně vzdálených míst, nelze vždy jednoznačně rozhodnout, zda je daný los stálý, či se jedná o migranta. Například SEILER et al. (2003) za migranty arbitrárně považují takové jedince, kteří mezi zimním a letním domovským okrskem urazí více než 5 km – tj. dále, než je průměr obvyklé velikosti domovského okrsku (uvažovaného jako kruh). Jako zásadní faktor ovlivňující migraci je uváděna výška (SANDEGREN et al. 1985) a kvalita sněhové pokrývky (BALL et al. 2001). Zda je daná populace losů stálá či migrující, však není z její geografické polohy možné jednoznačně určit. I v rámci jedné konkrétní oblasti totiž lze rozlišit jedince migrující a stálé, a to bez ohledu na jejich věk a pohlaví (ROLANDSEN et al. 2010). Stejní autoři uvádí, že v centrálním Norsku migruje přibližně 50 % losů, přičemž u samců je větší tendence migrovat (58 %) než u samic (47 %), byť rozdíl není statisticky průkazný. Proporce migrujících jedinců

se s nadmořskou výškou ve středním Norsku zvyšuje téměř na 80 %. Naopak v níže položených částech u pobřeží je 0–40 %. V údolí řeky Mackenzie v kanadských Severních Teritoriích bylo všech 30 sledovaných losích samic stálých (STENHOUSE et al. 1995). V oblasti střední Aljašky byl podíl pravidelně migrujících losů 14–60 % v závislosti na pohlaví, místě výskytu v rámci sledované oblasti a také použité metodice sledování migračního chování (JOLY et al. 2015).

Průměrné vzdálenosti, na které se losi v centrálním Norsku přesouvají, jsou 38 km u samců a 25 km u samic. Maximální zaznamenané přesuny mezi letním a zimním domovským okrskem byly s ohledem na metodu měření 150–180 km vzdušnou čarou. Větší vzdálenosti mezi sezónními domovskými okrsky byly zjištěny u populace s větším zastoupením migrujících jedinců (ROLANDSEN et al. 2010). Pro území Litvy udává HOMOLKA (2000) migrační přesuny zhruba na vzdálenost 20–30 km. Průměrná vzdálenost mezi letním a zimním domovským okrskem byla u 24 losů sledovaných u pobřeží Baltského moře v severním Švédsku 11 km (rozpětí 2–46,3 km), přičemž celkový podíl migrantů v populaci byl 88 % a na vzdálenost větší než 10 km migrovalo pouze 41 % zvířat. Samci migrovali do větší vzdálenosti než samice, byť rozdíl nebyl statisticky průkazný (SEILER et al. 2003). Na základě telemetrického sledování celkem 119 losů (celkem bylo získáno 265 “loso-let” záznamů) na Aljašce, z nich však nebyly všichni klasifikováni jako migrující, bylo zjištěno, že migrační vzdálenosti samic ( $n=86$ ) se pohybují v rozmezí 0,6–88 km, respektive při použití jiné metody 11–95 km, samců ( $n=21$ ) v rozmezí 2,9–53 km, respektive 13–53 km (JOLY et al. 2015).

JOLY et al. (2015) uvádějí z Aljašky polohu 59 % zimních domovských okrsků losů ležících severně od letních. Bez ohledu na světové strany probíhá jarní migrace vždy z níže položeného území do výše položeného a pro přesun losi využívají údolí řek, popřípadě fjordů (GUNDERSEN & ANDREASSEN 1998, GUNDERSEN et al. 2004, DUSSAULT et al. 2007, ROLANDSEN et al. 2010). Využívání těchto přirozených migračních koridorů je u losů natolik zažitá, že byl dokonce prokázán přímý vztah mezi délkou migrace a délkou povodí (SANDEGREN & SWEANOR 1988). GUNDERSEN et al. (2004) udávají, že zimní přikrmování je více využíváno, je-li krmné místo umístěno v údolí a že ovlivňuje migrační chování losů.

Nástup jarní migrace bývá v centrálním Norsku obvykle v období posledních dvou týdnů dubna a v prvních dvou týdnech května a migrace trvá průměrně 13 dnů. Podzimní migrace nastává během listopadu a prvního prosincového týdne a trvá přibližně 20 dnů. Je typicky spouštěna prvním vydatnějším a plošně rozsáhlejším sněžením, které tak kromě spuštění migrace funguje i jako její lokální synchronizátor. Taktéž jarní migrace je pravděpodobně spojena s výškou a kvalitou sněhové pokrývky a také s fenologií vegetace (ROLANDSEN et al. 2010).

## Denní aktivita

Los evropský patří mezi živočichy s typickou bimodální aktivitou, což znamená, že je neaktivnější za svítání a za soumraku, kdy opouští úkryt a vychází na pastvu a to i do otevřených biotopů (HENRIKSON 2007, ROLANDSEN et al. 2010, BJØRNERAAS et al. 2011). V zimě, kdy je krátká světlá část dne, se uvedené dva vrcholy aktivity stávají méně zřetelnými a losi jsou více aktivní i za dne (HENRIKSON 2007).

## Antropogenní disturbance

Vliv antropogenních disturbance byla již z velké části zmíněn v souvislosti s velikostí a polohou domovského okrsku, níže tedy uvedeme pouze několik doplňujících informací.



Na losy, podobně jako na většinu větších druhů savců, působí dva typy antropogenní disturbance. Prvním z nich je statické, pevně lokalizované a pravidelné rušení například v podobě hluku a světelného znečištění z dopravy nebo v blízkosti lidských sídel. Takovým rušivým vlivům se losi snaží vyhnout a takto zatížené území nevyužívají, nebo jej využívají pouze v určité části dne (DUSSAULT et al. 2007, LAURIAN et al. 2008, NEUMANN 2009). Nicméně pravidelnost a absence přímého ohrožení umožňuje losům si na statické disturbance zvyknout a využívat i zdroje v jejich blízkosti, například místa se zvýšeným obsahem soli u silnic (DUSSAULT et al. 2007, NEUMANN 2009, REA et al. 2014), či pastvu na pravidelně stříhaných křovinách a sekaných trávnících (viz např. přehled REA 2003).

Druhým typem antropogenních disturbance jsou rušivé vlivy označované jako dynamické. V případě losů a dalších větších zvířat se jedná především o pronásledování při lovu, ale stejný efekt má i vyrušení při turistice či jízdě na sněžném skútru nebo jiných dopravních prostředcích mimo běžně frekventované cesty. Tyto rušivé vlivy nepůsobí na zvířata pravidelně, a proto si na ně nejsou schopná zvyknout. Obvykle tedy na takové vyrušení reagují krátkodobým útekem z místa rušivého vlivu, přičemž k uklidnění dochází přibližně po dvou hodinách (NEUMANN 2009).

## Dopravní infrastruktura

Ve vztahu losa k dopravní infrastruktuře, pomineme-li fragmentaci a další vliv na původní životní prostředí druhu diskutovaný výše, zmíníme dvě klíčová témata: (1) kolize losů s dopravními prostředky a (2) schopnost losů překonávat bariéry v podobě dopravních cest. V obou případech se budeme zabývat především silniční dopravou.

Kolize vozidel s losy jsou jak ve Skandinávii, tak i v některých částech Kanady a USA významným faktorem ovlivňujícím bezpečnost provozu a jako takové byly předmětem řady studií (např. GUNDERSEN & ANDREASSEN 1998, SEILER 2004, 2005, DUSSAULT et al. 2006, DANKS & PORTER 2010, FLIFLET 2012, NEUMANN et al. 2012, REA et al. 2014). Většina těchto prací se shoduje na následujících faktorech ovlivňujících riziko kolize: (1) Hustota losí populace – riziko kolize roste s hustotou losí populace. (2) Hustota provozu – riziko se zvyšuje s rostoucí hustotou provozu, nicméně tato závislost nejspíše není lineární. Podle SEILERA (2005), DANKSE (2007) a DANKSE & PORTERA (2010) je nejvyšší riziko kolize při střední hodnotě provozu cca 2500 automobilů/den. (3) Denní doba – nejvyšší riziko je za svítání a soumraku a také v noci (především v období úplňku), což souvisí jak s přirozeným rozložením aktivity losů, tak i se zhoršenou viditelností. Riziko kolize se v zimě zvyšuje i v průběhu dne, což patrně také souvisí s rozložením denní aktivity losů. NEUMAN et al. (2012) považují při kolizích vozidel s losy sníženou viditelnost za zcela klíčový faktor. (4) Rychlost provozu na komunikacích – se zvyšující se maximální povolenou rychlostí riziko kolizí významně roste. (5) Roční období – riziko kolize se mění v průběhu roku dle oblasti a studie. Např. NEUMAN et al. (2012) uvádějí ze severního Švédska nejrizikovější období od poloviny listopadu do počátku ledna, tj. období, které se z velké části kryje s dobou podzimní migrace udávané z podobné zeměpisné šířky z Norska (ROLANDSEN et al. 2010). Zároveň se však jedná o období kratších dní s časově velkým objemem dopravy za šera a tmy. Naproti tomu však DUSSAULT et al. (2006) uvádějí v podmínkách Kanady zvýšenou frekvenci kolizí z období od poloviny května do srpna s maximem v druhé polovině června. Podobné jsou i výsledky DANKSE (2007), který zjistil v USA vyšší pravděpodobnost nehod v období od konce května do října s maximem v červnu. (6) Sněhová pokrývka – podle práce GUNDERSENA & ANDREASSENA (1998) týkající se kolizí na železnici se riziko kolize zvyšuje s rostoucí sněhovou pokrývkou a klesající teplotou. Ovšem tento faktor nemusí být tím

klíčovým, protože sněhová pokrývka a nízké zimní teploty jsou provázány i obdobím krátkého dne a zhoršené viditelnosti. (7) Lineární struktura v blízkosti silnice – riziko roste v místě, kde silnice přetíná lineární strukturu, např. údolí, nivu, břehové porosty nebo i průseky pod elektrickým vedením (SEILER 2005). Podle DUSSAULTA et al. (2006) je v místě, kde silnice přetíná údolí riziko kolize až o 120 % vyšší než jinde. (8) Biotop, kterým komunikace prochází, resp. jeho vhodnost pro výskyt losů – tento parametr většina publikací uvažuje jako samozřejmý a spíše se zabývá podrobnějším vymezením konkrétního biotopu. Kromě údolí a niv, které jsou nejčastěji zmiňovanými geomorfologickými tvary v souvislosti s migrací losů, našli REA et al. (2014) v místech kolizí a náhodně zvolených bodech u silnic tyto odlišnosti prostředí: v místech kolizí byla u silnice větší koncentrace soli, v okolí bylo více mokřadů, listnatého lesa a rašelinišť, místa byla více než 1 km od řeky a také dál od jezer.

Objem kolizí losů s dopravními prostředky má ve Švédsku a potažmo v celé Fensokandii rostoucí trend a podle SEILERA (2004) je počet zvířat, která zahynou při nehodách, druhým nejdůležitějším faktorem limitujícím populace velkých kopytníků po lovu. Jen ve Švédsku se v letech 1980 až 2000 počet policíí evidovaných srážek s losy pohyboval okolo 1.400 ročně. Také ROLANSEN et al. (2010) ve své rozsáhlé studii udávají, že mortalita na silnicích se na mortalitě (po odfiltrování lovu) podílí zhruba 35 % a po lovu je druhou nejčastější příčinou mortality losů.

## Překonávání komunikací

Při překonávání pozemních dopravních komunikací, především silnic a dálnic, využívají losi jak specializovaných ekoduktů (podchodů i nadchodů) tak i běžných stavebních prvků (mosty, propustky), které nejsou primárně určeny pro zajištění prostupnosti silnice pro zvířata. Kromě toho přecházejí komunikace, včetně dálnic, také přímo a to často bez ohledu na oplocení. V níže uvedeném přehledu shrnujeme dostupné informace o objektech, které losi využívají k přechodu silnic. Kromě rozměrů objektů, počtu přechodů či frekvenci využívání uvádíme i další parametry, které mohou ovlivnit úspěšné využívání daného objektu. Jednotlivé studie se však liší jak použitou metodikou, tak i formou uvedení výsledků, což znesnadňuje jejich přímé srovnání. Také množství dosud provedených studií je velmi malé. Ještě před samotným výčtem parametrů je třeba zmínit, že pobyt v blízkosti a přechod dopravní komunikace, ať už přímo či prostřednictvím ekoduktu, je pro losy stresující záležitost. Podle DUSSAULTA et al. (2007) se zvířata k přiblížení se k silnici a jejímu přechodu “odhodlávají”, prostředí u silnice vnímají jako nekvalitní biotop a během samotného přechodu se pohybují rychleji než obvykle. Vhodné nastavení níže uvedených parametrů ekoduktů se tedy jeví jako naprosto zásadní.

V případě podchodů i nadchodů jsou v souvislosti s jejich efektivitou jako zásadní udávány fyzické parametry – délka, šířka a výška, respektive index světlosti (I), viz tab. 2. Nejmenší podchod, kterým byl zaznamenán průchod losa v Kanadě, měl rozměry 96,1×4,2×3,5 m a světlost 0,15 (CLEVINGER & WALTHO 2000). Propustek o rozměrech 26×5×4 m (I=0,77) označují SEILER et al. (2003) jako nevyhovující, byť jím losi pravidelně procházejí. Běžně však losi využívají podchody s vyšším indexem (tab. 2), například ve Švédsku se jako obvyklá hodnota uvádí světlost 1,7 a pro nové stavby se doporučuje světlost větší než 1,85 při min. šířce 10 m a výšce 5 m (OLSSON 2007) respektive minimální světlost 2,3 (SEILER & OLSSON 2009). Z dílčích velikostních faktorů má podle CRAMER (2014) nejvýznamnější vliv délka, pak šířka a nakonec výška propustky. Autorka doporučuje propustky do max. délky 46 m a konkrétně pro losy s min. šířkou 5 m a výškou 4,6 m. SEILER & OLSSON (2009) doporučují pro podchody pro losy

Tab. 2. Příklady ekoduktů používaných losem (*Alces alces*). Legenda: TO = typ objektu; VO = velikost objektu (d×š×v) [m]; S = světlost; FP = frekvence přechodů (počet / čas); O = nadchod; U = podchod  
 Table 2. Examples of wildlife crossings used by the elk (*Alces alces*). Legend: TO = wildlife crossing structure; S = clearance; VO = object size (l×w×h) [m]; FP = frequency of use (no. passages / time); O = overpass; U = underpass

oblast / region	TO	VO	S	FP	poznámka / note	zdroj / reference
JZ Švédsko / SW Sweden	O	80×17	–	131/39 měsíců / months	most sloužil také pro dopravu 0,4 vozidla/h / overpass was also used for local traffic 0.4 vehicle/hour	OLSSON 2007
Alberta	U	63×9,8×2,8	0,43	1/35 měsíců / months		CLEVENGER & WALTHO 2000
	U	96,1×4,2×3,5	0,15			
střední Švédsko / central Sweden	U	26×5×4	0,77	1,6 měsíc / month	podchod navržený pro losa / underpass designed for the elk	SEILER et al. 2003
	U	š/w 200 m	–	0,6 / měsíc / month		
	U	š/w 435 m	–	1 / měsíc / month		
Finsko / Finland	U**	13,5×12×4,7	3,1	1182* / 3 roky / years	* téměř 80 % všech losů prošlo pod viaduktem / almost 80% of the elks used the widest underpass ** lichoběžník / trapezoid, 6 ks / pcs ** lichoběžník/ trapezoid, 3 ks/pcs	VARE 2003
Utah	U**	13,5×16×4,7	6,8			
	U	13,5×165×7	86			
	U	49×5×3	0,31	222 / 6 let / years	80 % z 278 pokusů o přechod bylo úspěšných / 80% of the cross attempts were successful (n=278)	CRAMER 2014

minimální šířku 11 m. CLEVENGER & HUIJSER (2008) doporučují v podmínkách Severní Ameriky podchody pro losa o minimální šířce 12 m a výšce 4,5 m, avšak pro velké savce obecně uvádějí jako průchozí i podchody o minimální šířce 5 m a výšce 2,5 m.

K hodnotám velikosti podchodů a nadchodů, u nichž bylo prokázáno používání losem, bohužel není ve většině případů (viz výše) k dispozici údaj o poměru úspěšných přechodů vůči neúspěšným – tj. vůči situacím, kdy se los k ekoduktu sice přiblížil, ale nepřekonal jej. Výjimkou jsou pouze studie CRAMEROVÉ (2014) a SEILERA et al. (2003); např. SEILER et al. (2003) uvádí velmi rozdílný poměr úspěšných přechodů sledovaného úseku dálnice (tab. 2) a to 4:30 u přechodů ze západní strany komunikace a 21:27 pro přechody z východní strany. Poměr úspěšnosti přechodů je nutné vždy zohlednit, neboť většinová absence údajů o úspěšnosti použití přechodů může vést i k chybnému vyhodnocení ekoduktu jako vhodného.

Co se týče nadchodů, je k dispozici ještě méně údajů než u podchodů. Pokud je nám známo, byla v souvislosti s využíváním nadchodů losem publikována pouze studie OLSSONA et al. (2008), v rámci níž byl sledován pouze jediný most (tab. 2). Losi využívali most k přechodům především v létě a drtivá většina přechodů probíhala v noci. CLEVENGER & HUIJSER (2008) doporučují pro losa nadchody o minimální šířce 70 m s naváděcím oplocením, či lépe zdi 2,4 m vysokou. Nicméně jako průchodné pro velké savce obecně uvádějí tyto autoři už mosty s minimální šířkou 10 m.

Frekvence, s jakou je třeba zajišťovat možnosti přechodu pro losa, nebyla experimentálně zkoumána. Obecně se uvádí, že je vhodnější zajistit více přechodů, byť menších, než jeden velký (OLSSON 2007, OLSSON et al. 2008). Jako minimální doporučuje OLSSON (2007) rozestup 8,5 km. Tato hodnota představuje průměr velikosti typického domovského okrsku vyjádřeného jako kruh (57,1 km<sup>2</sup>), jak ale autoři sami zdůrazňují, navržené rozestupy se vztahují pouze k rezidentní (nemigrující) populaci. Reálná frekvence přechodů pro velké savce na plánovaných nebo již existujících silnicích v USA a ve Španělsku je však mnohem vyšší, vzdálenost mezi jednotlivými přechody se pohybuje od 0,9 po 6 km s průměrem 1,2 km (CLEVENGER & HUIJSER 2008). Autoři však žádnou konkrétní vzdálenost nenavrhují, naopak doporučují respektovat strukturu krajiny s tím, že v méně fragmentované krajině bude hustota přechodů vyšší než v krajině fragmentované.

Kromě samotné jejich velikosti ovlivňují efektivitu přechodů ještě další parametry. K nejvýznamnějším z nich patří umístění přechodu v krajině a ve vztahu k vegetaci a lidským sídlům, přítomnost oplocení dálnice a úprava přechodu (vegetace, podklad, atd.), využívání přechodu lidmi a doba existence přechodu. Například OLSSON et al. (2008) doporučují pro zvýšení efektivitu realizovat více menších nadchodů (zároveň co možná nejširších – sami sledovali nadchod široký 17 m), osázet je vegetací jak přímo na tělese mostu, tak i v blízkém okolí a především zabránit lidem, aby je také používali. SEILER et al. (2003) doporučují zvyšovat atraktivitu ekoduktů vysazováním v jejich blízkosti dřevin preferovaných losy anebo přikrmováním losů. TORRES et al. (2010) zmiňují negativní ovlivnění počtu losů do vzdálenosti jednoho kilometru od lidských sídel, což by také mělo být při plánování ekoduktů bráno v úvahu. Na základě rešerše více prací WANG (2014) udává, že efektivitu ekoduktů zvyšuje pokrytí vegetací, která migrujícím zvířatům poskytne úkryt, a naopak, že používání podchodů a nadchodů lidmi jejich efektivitu snižuje. Také zmiňuje významný efekt doby existence přechodů – jeho využívání s dobou roste, tj. zvířata si na přechod zvykají a učí se kudy přecházet.

K redukci počtu losů přímo přecházejících silnici, respektive množství kolizí s nimi, doporučují například VARE (2003), SEILER (2005), DUSSAULT et al. (2006), či WANG (2014) postavit oplocení, případně také rozšířit pás bezlesí okolo komunikace. Podle výsledků SEILERA et

al. (2003) a OLSSONA et al. (2008) může oplocení téměř úplně zastavit přecházení losů přes komunikaci a rapidně zvyšuje její bariérový efekt, nepřímo však nutí losy k využívání eko-  
duktů (VÄRE 2003). Naproti tomu CRAMER (2014) nedoporučuje u multifunkčních přechodů  
(tj. přechodů kombinovaných s místní komunikací) stavět oplocení. DANKS & PORTER (2010)  
doporučují oplocení postavit s ohledem na okolní krajinu, přičemž za nejdůležitější považují  
oblasti zarůstajících pasek (lesa o stáří méně než 30 let) a souvislých starých jehličnatých lesů.  
Ve své podrobné metodické příručce zmiňují CLEVENGER & HUIJSER (2008) oplocení pro velké  
savce jako nedílnou součást opatření jak pro minimalizaci kolizí, tak pro zajištění přechodů  
zvířat přes komunikace. Ve své práci podrobně rozebírají výhody a nevýhody různých typů  
oplocení a použitého materiálu.

### **Jelen lesní (*Cervus elaphus*)**

V případě zájmových faktorů rešerše jsme z důvodů možnosti prezentovat větší škálu výsledků  
uvažovali široké druhové pojetí zahrnující také jelena wapiti (*Cervus canadensis*), který je dnes  
vyčleňován jako samostatný druh (GEIST 1998). K jakému taxonu konkrétní výsledky přináležejí  
 lze odvodit ze zmiňované geografické oblasti.

Jelen lesní je největším a fylogeneticky nejodvozenějším zástupcem rodu *Cervus* a druhým  
největším zástupcem čeledi jelenovitých (Cervidae). Dospělí jedinci mohou v závislosti na  
geografickém původu dosahovat hmotnosti 75–340 kg, výšky v kohoutku 0,75–1,5 m a délky  
těla 1,65–2,65 m. Větší velikosti dosahují jedinci ze severoamerických populací a populací  
ze severovýchodní Asie. Samice dosahují přibližně dvou třetin velikosti samců (ANDĚRA & HO-  
RÁČEK 2005, NOWAK 1999). Jelen lesní zahrnuje v současném taxonomickém pojetí 18 pod-  
druhů (WILSON & REEDER 2005), včetně severoamerického wapiti, který je dnes vyčleněn jako  
samostatný druh.

Jelen lesní byl původně rozšířen v temperátní a části boreální zóny Eurasie, Severní Ameriky  
a okrajově také na severu Afriky. V současnosti se kromě této oblasti vyskytuje například i na  
Novém Zélandě, v Austrálii, Argentíně a Chile, kam byl záměrně introdukovan člověkem. Jelen  
lesní obývá, bez ohledu na typ lesa, zalesněné oblasti s pasekami a loukami, okrajově je schopen  
využívat i stepní prostředí či v Severní Americe chaparral. Vyskytuje se od nížin až po hranici  
lesa. Jeho potravu tvoří široké spektrum vegetace od trávy a listů, po plody, větvičky a kůru  
stromů. S oblibou se živí polními kulturami. Na jaře, v létě a na podzim u jelenů převažuje  
pastva, v zimě především okus stromů a keřů. V průběhu dne je u jelena možné rozlišit dva  
hlavní vrcholy aktivity a to za úsvitu a soumraku (NOWAK 1999, ANDĚRA & GEISLER 2012).

Jelen lesní je označován jako vysoce gregariózní druh. S výjimkou dospělých samců, kteří  
žijí po většinu roku samotářsky nebo jen v malých skupinách, se jeleni shlukují do hierarchicky  
organizovaných tlup tvořených samicemi a nedospělými zvířaty. Nejpočetnější bývají tlupy na  
podzim, v zimě a brzkém jaru, později se počet jedinců v tlupě snižuje. Počty jelenů na určitém  
území mohou být značně sezónně proměnlivé v závislosti na potravní nabídce, respektive mi-  
graci (viz níže). Například v Jižní Dakotě se hustoty jelenů (bez započítání dospělých samců)  
pohybovaly od 3,5 po 8 jedinců na km<sup>2</sup>. V podmínkách ČR se celoroční hustota pohybuje od  
1 ks/km<sup>2</sup> na Šumavě až po 8–30 ks/km<sup>2</sup> v zimním období v lužních lesích jižní Moravy (NOWAK  
1999, ANDĚRA & GEISLER 2012).

Říje probíhá u jelena lesního od září do října. Jelen je typický polygamní druh, kde se samec  
snaží v době říje získat kontrolu nad harémem samic. Období březosti trvá u evropských popu-  
lací okolo 235 dnů u amerických 247–265 dnů. Samice rodí obvykle jedno mládě o hmotnosti

okolo 8–10 kg. Dvojčata se vyskytují v méně než 1 % vrhů (INNES 2011). Mláďata následují matku po 1–2 týdnech, ve 3–4 týdnech začínají přijímat pevnou potravu a odstavena bývají obvykle ve věku 4–6 měsíců (HAYSSSEN et al. 1993). Synové se s matkou zdržují asi rok, max. 2,5 roku, a obvyklým impulzem k opuštění matky je vyhnání dominantním samcem v době říje. Dcery mají tendenci trvale zůstat s matčíným stádem (INNES 2011). Laně dosahují pohlavní dospělosti ve věku jednoho roku až dvou let, s ohledem na podmínky prostředí, a rozmnožují se obvykle každoročně. Samci pohlavně dospívají ve věku jednoho roku až tří let, nicméně jejich fyzický vývoj a růst ještě není ukončen. Stejně jako u laní pokračuje až do věku přibližně sedmi let. Dožívají se okolo 20 let, maximální zaznamenaný věk byl přes 27 let (HAYSSSEN et al. 1993, McDONALD & BARRETT 1993, NOWAK 1999).

Jelen lesní původně obýval celé lesnaté území ČR. S postupným rozvojem zemědělství a odlesňováním krajiny a také intenzivním lovem se jeho souvislý areál výskytu rozpadal. Koncem 18. a v 19. století se vyskytoval ve volné přírodě jen zřídka a většina jelenů byla držena v obořích. Od konce druhé světové války však jeho stavy na našem území v podstatě kontinuálně narůstají a jarní kmenové stavy byly před přibližně deseti lety odhadovány na 28 tisíc kusů (ANDĚRA & ČERVENÝ 2009). Současné těžiště výskytu jelena lesního leží v pohorích ohraničujících Český masív (od Novohradských hor přes Šumavu, Krušné hory až do Nížkého Jeseníku) a v Karpatech. Větší vnitrozemské populace najdeme především v oblasti Brd, Křivoklátska, Českomoravské a Dražanské vrchoviny.

Do Červeného seznamu IUCN je jelen lesní zařazen jako málo dotčený druh a jeho populační trend je udáván jako rostoucí (LOVARI et al. 2008). V Červeném seznamu ohrožených druhů obratlovců ČR není uveden. Z hlediska zákona o myslivosti č. 449/2001 Sb. je jelen lesní považován za zvěř se stanovenou dobou lovu, a to od 1. srpna do 15. ledna.

## Velikost domovského okrsku

Velikost domovského okrsku jelena lesního je velmi proměnlivá vzhledem k prostředí, pohlaví a věku jelenů a také s ohledem na to, zda je daná populace stálá nebo jsou u ní patrné sezónní migrace. Pokud zahrneme i severoamerické populace jelenů, může se velikost ročního domovského okrsku pohybovat od desetin po stovky kilometrů čtverečních (tab. 3). Maximální zjištěné hodnoty z White Mountains v Arizoně jsou 639 km<sup>2</sup> u samců a 386 km<sup>2</sup> u samic (WALLACE 1991 in INNES 2011). U evropských populací jelena lesního je však velikost domovského okrsku menší a obvykle se pohybuje v řádu jednotek až desítek km<sup>2</sup>, přičemž domovské okrsky samic jsou menší než samců (tab. 3). Domovské okrsky obou pohlaví se běžně překrývají (GEORGII 1980, ŠUSTR 2008a).

## Faktory ovlivňující velikost domovského okrsku

Velikost domovského okrsku není v průběhu roku ani meziročně stálá (viz např. MACHÁČEK 2014, KROPIL et al. 2015). Nejmenší rozlohu mají domovské okrsky typicky v zimě, kdy je pohyb zvířat limitován sněhem (např. GEORGII 1980, BOYCE 1991, LUCCARINI et al. 2006, KAMLER et al. 2008, MACHÁČEK 2014) a zvířata mají tendenci se koncentrovat v mikroklimaticky příhodných oblastech a biotopech, například smrkových mlazínách (ANDERSON et al. 2005). Ovšem byla zjištěna také opačná situace, kdy byl zimní domovský okrsek větší než letní (JEPPESEN 1987, LAZO et al. 1994 in MYSTERUD et al. 2001, KROPIL et al. 2015). Další sezónní variabilita byla zaznamenána v období říje, kdy se domovské okrsky dospělých laní zvětšily o 25 % a subadultních až o 80 %, naopak domovské okrsky samic byly největší před a po říji, kdežto v říji nedosahovaly ani

Tab. 3. Přehled průměrných velikostí domovského okrsku jelena lesního (*Cervus elaphus*). Legenda: PPDO = průměrná plocha domovského okrsku [km<sup>2</sup>]; M = samci; F = samice; p.n. = pohlaví neurčeno; JP = jádrová populace; SP = satelitní populace; MCP = minimální konvexní polygon; OP = obě pohlaví spolu; Mg = migranti; R = rezidenti; S = rozpětí; \* = data od jedné samice v průběhu 5 let; \*\* = v rušném prostředí 30–40 km<sup>2</sup>; \*\*\* = odhad z čtvercové sítě; \*\*\*\* = nejasné, zda migrují (malé n)

Table 3. Mean home range size of the red deer (*Cervus elaphus*) recorded in different regions. Legend: PPDO = mean home range area [km<sup>2</sup>]; M = males; F = females; p.n. = sex not defined; JP = core population; SP = satellite population; MCP = minimum convex polygon; OP = both sexes together; Mg = migrants; R = residents; S = span; \* = data from a single F from 5 years; \*\* = in disturbing conditions 30–40 km<sup>2</sup>; \*\*\* = estimation from a square grid; \*\*\*\* = unclear whether they migrate (small n)

oblast region	typ okrsku home range type	PPDO (pohlaví / sex)	poznámka note	zdroj reference
Sev. Amerika / North America	letní / summer zimní / winter	9,67 (F) 1,52 (F)	MCP	CRAIGHEAD et al. 1973 (in MYSTERUD et al. 2001)
Sev. Amerika / North America	letní / summer zimní / winter	8,20 (F) 2,10 (F)	MCP	IRWIN & PEEK 1983 (in MYSTERUD et al. 2001)
Sev. Amerika / North America	letní / summer	117,7 (M) 95,2 (F)	MCP	MCCORQUODALE et al. 1989 (in MYSTERUD et al. 2001)
Britská Kolumbie / British Columbia	roční / annual zimní / winter	247,0 (p.n.) 11,0 (p.n.)	–	PATTON 1976 (in INNES 2011)
Ontario	roční / annual	47,1 (47,9) JP 74,6 (86,4) SP	MCP, OP (Kernel <sub>95</sub> )	MCGEACHY et al. 2017
Vnitřní Mongolsko / Inner Mongolia	roční / annual letní / summer zimní / winter	212,0–772,5 194,3–361,5 166,1–492,8	MCP <sub>100</sub> *	BAO et al. 2014
JZ Dánsko / SW Denmark	letní / summer zimní / winter	3,71 (F) 9,56 (F)	MCP **	JEPPESEN 1987
Bavorské Alpy / Bavarian Alps	letní / summer zimní / winter	1,21 (F) 0,65 (F)	***	GEORGII 1980
Bavorské Alpy / Bavarian Alps	letní / summer zimní / winter	3,86 (M) 1,13 (M)	***	GEORGII & SCHRÖDER 1983
Rakouské Alpy / Austrian Alps	zimní / winter	3,18 (M) 3,18 (F)	***	SCHMIDT 1993 (in MYSTERUD et al. 2001)
Italské Alpy / Italian Alps	roční / annual	13,4 (M, F) R 33,3 (M, F) Mg	MCP <sub>95</sub>	LUCCARINI et al. 2006
Italské Alpy / Italian Alps	roční / annual	6,43 (M, F) R 27,7 (M, F) Mg	MCP <sub>95</sub>	LUCCARINI et al. 2006
Španělsko (obora) / Spain (enclosure)	letní / summer zimní / winter	2,0 (F), 4,1 (M) 3,0 (F), 11,8 (M)	MCP	LAZO et al. 1994 (in MYSTERUD et al. 2001)
Sardinie / Sardinia	roční / annual	1,9 (M) 1,14 (F) 0,66 (M) 0,37 (F)	MCP <sub>100</sub> (Kernel <sub>95</sub> )	LOVARI et al. 2007
Maďarsko / Hungary	roční / annual	53,1 (M) R	MCP	NAHLIK et al. 2009

Tab. 3. (pokračování)  
Table 3. (continued)

oblast region	typ okrsku home range type	PPDO (pohlaví / sex)	poznámka note	zdroj reference
Maďarsko / Hungary	–	66,97 (M) 25,55 (F)	MCP	SZEMETHY et al. 1999
Białowież (Polsko / Poland)	roční / annual	36,0 (M) 8,40 (F)	MCP	KAMLER et al. 2008
J Slovinsko / S Slovenia	roční / annual	5,76 (M) 3,99 (F)	Kernel <sub>95</sub> (S 0,9–21,07)	JERINA 2012
Kremnické vrchy (Slovakia)	roční / annual	54,5 (63,9) (M) Mg 12,0 (17,6) (M) R	MCP <sub>100</sub> (Kernel <sub>90</sub> )	KROPIL et al. 2015
Jeseníky (Czech Republic)	letní / summer zimní / winter	0,9 (F), 3,1 (M) 0,3 (F), 0,4 (M)	MCP	KOUBEK & HRABĚ 1996
Šumava (Czech Republic)	roční / annual	40 (F); 80 (M) Mg 11,5 (F); 33 (M) R	MCP <sub>95</sub>	ŠUSTR 2008b, SUK 2012, ŠUSTR & JIRSA 2011
Krkonoše (Czech Republic)	roční / annual	54,7 (M) 14,6 (F)	MCP ****	ŠUSTR 2010
Doupovské hory (Czech Republic)	roční / annual letní / summer zimní / winter	54,2 (27,3) (M) 13,0 (8,6) (F) 8,04 (F), 18,7 (M) 7,75 (F), 13,2 (M)	MCP <sub>95</sub> (Kernel <sub>95</sub> )	MACHÁČEK 2014

10 ha (LOVARI et al. 2007). Nejmenší velikost mají domovské okrsky laní v květnu a červnu tj. v době, kdy se rodí mláďata (LOVARI et al. 2007). GEORGII & SCHRÖDER (1983), MYSTERUD et al. (2001) a KROPIL et al. (2015) dále uvádějí, že domovský okrsek se zvětšuje s věkem sledovaných zvířat. Podle ANDERSONA et al. (2005) je závislý i na hmotnosti zvířete.

Faktorem, který se na velikosti domovského okrsku velmi nápadně projevuje, je skutečnost zda se jedná o stálou či migrující populaci (např. LUCCARINI et al. 2006, KROPIL et al. 2015). U migrujících jelenů jsou totiž domovské okrsky 3–5× větší než u jedinců ze stálých populací (LUCCARINI et al. 2006, KROPIL et al. 2015). Příčiny a mechanismy migrace jsou zmíněny samostatně níže. Podle McGEACHYHO et al. (2017) se na velikosti domovského okrsku může projevat i pozice v rámci širší metapopulace. Jedinci z jádrové subpopulace jelenů v Ontariu měli menší domovské okrsky než jedinci ze satelitních subpopulací.

Environmentálními faktory, které ovlivňují velikost domovských okrsků jelena lesního, se zabývala řada autorů. Například ANDERSON et al. (2005) uvádějí, že obvykle se domovské okrsky jelenů s vyšší dostupností potravy a krytu zmenšují, nicméně tento vztah neplatí univerzálně,



např. v Yellowstonu jej ANDERSON et al. (2005) nepotvrdili. Nicméně například velmi malé roční domovské okrsky jelenů ze Sardinie (tab. 3) vysvětlují LOVARI et al. (2007) právě vysokou produktivitou prostředí a dobrou dostupností potravy. ANDERSON et al. (2005) také zaznamenali negativní korelaci mezi velikostí domovského okrsku a srážkovými úhrny a JERINA (2012) uvádí tentýž vztah i pro průměrnou roční teplotu – oba tyto faktory jsou určující pro produktivitu prostředí. Podle studie prováděné na srnci obecném a jelenu lesním v Bavorském lese je klíčovým faktorem určujícím velikost domovských okrsků celková konfigurace krajiny – velikost krajinných “zrn” respektive krajinné mozaiky (BEVANDA et al. 2015). Závislost na velikosti domovského okrsku jelenů na “zrnatosti” krajiny není lineární, největší domovské okrsky byly zjištěny při její střední míře. Jako významné se také projevilo zastoupení luk a zarůstajících pasek, které velikost domovských okrsků snižovaly, naopak s rostoucí plochou listnatých a jehličnatých lesů velikost domovských okrsků rostla (BEVANDA et al. 2015).

Velikost domovského okrsku také podle JERINY (2012) závisí na hustotě jelení populace a s rostoucí hustotou se zmenšuje. Nicméně příčinná souvislost tohoto vztahu není zřejmá, může se jednat například o efekt vysoké produktivity prostředí, které je schopné uživit větší populaci jelenů, kterým v produktivním prostředí stačí pouze malé domovské okrsky.

Malé domovské okrsky v zimním období podle řady autorů, jak již bylo zmíněno výše, souvisí se sníženou mobilitou jelenů díky sněhové pokrývce. INNES (2011) uvádí z podmínek Severní Ameriky, že především pro samice a mláďata může být limitující sněhová pokrývka už od výšky 40 cm, pro dospělé samce zhruba 60 cm.

Na velikost domovských okrsků jelena lesního mají stále významnější vliv také různé antropogenní faktory. Kromě přímé ztráty habitatu se na umístění a velikosti domovských okrsků významně projevuje fragmentace krajiny vlivem dopravy. REUDIGER et al. (2006) uvádějí, že pás okolo dálnic o šířce 2,26 míle (cca 3,6 km) představuje pro jeleny méně kvalitní biotop, kde se zdržují méně často než ve vzdálenějších oblastech. JERINA (2012) v podmínkách jižního Slovinska jednoznačně prokázal, že s rostoucí fragmentací krajiny silnicemi se domovské okrsky jelenů zmenšují.

Významný vliv na velikost domovských okrsků má i přímé rušení lidmi, jak při lovu, tak i při turistice či sběru hub. JEPPESEN (1987) zjistil více než desetinásobný rozdíl ve velikosti domovských okrsků laní z nerušené oblasti (2,57 km<sup>2</sup>) a oblastí kde byli jeleni loveni nebo rušení návštěvníky (30 až 40 km<sup>2</sup>). Podle tohoto autora vede přímé opakované rušení jednoznačně ke zvětšení domovských okrsků jelenů. V podstatě stejné jsou výsledky BORKOWSKIHO et al. (2016), kteří považují možnost klidného úkrytu za klíčový faktor ovlivňující prostorovou aktivitu jelenů. Podobné závěry uvádějí i LOVARI et al. (2007), kteří zjistili významné zvětšení domovských okrsků jelenů v době turistické sezóny a jejich přesun do hustěji zalesněných oblastí. Zvířata jsou schopna se rušení, respektive jeho nepřítomnosti částečně přizpůsobit, protože největší citlivost vůči němu byla zjištěna mimo turistickou sezónu. Naopak ROSATTE (2016) během dvou sezón neprokázal významný vliv lovu na přesuny a disperzi jelenů.

Posledním významným faktorem, který se stále plošněji uplatňuje i v podmínkách ČR je příkrmování zvěře. Podle JERINY (2012) vede zvláště zimní příkrmování k významnému zmenšování velikosti domovských okrsků, redukcí migračního chování a zvyšování věrnosti zvěře zimním domovským okrskům. MACHÁČEK (2014) pozoroval podobný efekt u části jelení populace v Doupovských horách. Také v jižním Ontariu v Kanadě byly roční domovské okrsky příkrmovaných jelenů méně než poloviční (51 km<sup>2</sup>) oproti okrskům jelenů nepřikrmovaných (110 km<sup>2</sup>), v případě čistě zimních domovských okrsků byl rozdíl přibližně devítinásobný – 73,4 km<sup>2</sup> nepřikrmovaní a 8,3 km<sup>2</sup> příkrmovaní jedinci (ROSATTE 2016).

## Disperze

U jelena lesního je disperze pozorována především u samců, samice obvykle zůstávají se stádem své matky (INNES 2011). Disperze samců obvykle začíná v době pohlavního dospívání ve věku 2–3 let (GEORGII & SCHÖDER 1983, KROPIL et al. 2015), někdy však mohou být odehnáni od stáda dominantním samcem již v době říje v roce po jejich narození (INNES 2011). Předpokládá se, že vzdálenost, kterou daný jedinec v rámci disperze urazí, může být dána hustotou populace a kompeticí o zdroje (LOE et al. 2009, INNES 2011).

Zdokumentovaných případů disperze jelenů v podmínkách střední Evropy není mnoho. Například KROPIL et al. (2015) zmiňují případ tří sledovaných jelenů ve věku 2–3 roky, kteří z Kremnických vrchů postupně (v průběhu přibližně jednoho roku) dispergovali do vzdáleností 30, 47 a 65 km.

Průměrná vzdálenost, na kterou dispergovali samci jelena lesního ve věku 1–2 let ve Velké Británii, byla 15 km, samice zůstávaly věrné svému mateřskému domovskému okrsku (CATT & STAINES 1987). V Montaně byla průměrná vzdálenost, na kterou dispergovali mladí samci, přibližně 25 km, samice obvykle zůstávaly v sousedství svých matek. Průměrná vzdálenost přesunu byla pouze 3,6 km (HURLEY & SARGEANT 1991 in INNES 2011). Maximální zaznamenaná vzdálenost disperze byla 2800 km při přesunu mladého samce ze Sweetgrass Hills v Montaně do Independence v Missouri (OLSON 1991 in INNES 2011).

## Migrace

Migrace je u jelenů spojena s rozdílnou dostupností potravy v letním a zimním období, kdy migrující jedinci přecházejí mezi letním a klimaticky obvykle příhodnějším zimním domovským okrskem. Kromě toho je u jelenů ještě patrná migrace na říjiště (viz např. LUCCARINI et al. 2006, KROPIL et al. 2015).

V případě sezónních migrací je situace velmi geograficky variabilní. V klimaticky příznivějších oblastech s nižší nadmořskou výškou se typicky vyskytují rezidentní populace, například v Maďarsku či Polsku (KAMLER et al. 2008, NAHLIK et al. 2009). Nicméně i přesto je zde určitá sezónní dynamika patrná. BÍRÓ et al. (2006) zmiňují, že v létě se přibližně polovina populace ve sledované oblasti vyskytuje mimo les v polích. Podle SZEMETHYHO et al. (1999) však není důvodem k červnovému přesunu jelenů do zemědělských kultur větší atraktivita polních plodin jako potravy.

V prostředí vrchovin a hor se obvykle vyskytují oba typy chování, tj. najdeme zde jak migrující, tak i rezidentní jedince. Taková situace byla například zjištěna v Jeseníkách, na Šumavě nebo v Kremnických vrších (KOUBEK & HRABĚ 1996, ŠUSTR 2008b, KROPIL et al. 2015). Průměrná vzdálenost, na kterou se samci jelena lesního přesouvali, byla v posledně jmenované oblasti přibližně 10 km při migraci do letního domovského okrsku a 6 km při přesunu do zimního, mezi tím se však ještě přesouvali přibližně 7 km na říjiště. U tzv. rezidentních samců byly ve stejném období zjištěny průměrné přesuny pouze v rozmezí 1–1,6 km (KROPIL et al. 2015). Při migracích na říjiště zaznamenal ŠUSTR (2008a) především u mladších jelenů na Šumavě přesuny na vzdálenost 20 i více kilometrů. LAMKA & ŠUSTR (2010) zmiňují asi 8 km dlouhou a dva dny trvající jarní migraci jelena z Krkonoš. Ze Severní Ameriky INNES (2011) uvádí rozmezí vzdálenosti jarní migrace 3–150 km, výjimečně až 322 km, s tím že doba trvání přesunu se pohybuje do několika dní až po dva měsíce. Sezónní migrace až do vzdálenosti 100 km uvádí z Wyomingu BOYCE (1991).

Podíl migrantů v dané populaci je, jak už bylo řečeno, značně proměnlivý. V Kremnických vrších bylo mezi dospělými samci přibližně 45 % migrantů (KROPIL et al. 2015), v italských Alpách v Trevisu byl poměr vyrovnáný, v Suse pak mírně (55 %) převažovali migranti (LUCCARINI et al. 2006) a konečně ve švýcarských Alpách migrovalo až 90 % populace (ZWEIFEL-SCHIELLY et al. 2009). Podle BOYCE (1991) není migrační chování geneticky dané a v jedné širší oblasti je možné se setkat jak s migrujícími, tak i s rezidentními a nomadickými populacemi jelenů.

Již několikrát zmíněnou příčinou sezónní migrace je dostupnost potravy v zimním období. Konkrétním faktorem, který spouští migrační chování je u podzimní migrace podle BOYCE (1991) jednoznačně sněžení. To potvrzuje také ŠUSTR (2008a). Jarní migrace je pak podle BOYCE (1991) indukována táním sněhu a začátkem vegetační sezóny. Podle výsledků KROPILA et al. (2015) probíhá v podmínkách Kremnických vrchů u samců jelena lesního jarní migrace 5. května ( $\pm 11$  dní), migrace na říjiště 12. září ( $\pm 3$  dny) a přesun na zimoviště 13. listopadu ( $\pm 6$  dní). Březnový případ jarní migrace v Krkonoších zmiňují LAMKA & ŠUSTR (2010).

Migrační trasy jelenů nebyly (na rozdíl od losa) z hlediska geomorfologie či jiných environmentálních faktorů v podmínkách ČR studovány, nicméně je pravděpodobné, že často jde o trasy velmi tradiční a pravidelně využívané, čemuž nasvědčuje řadou autorů zmiňovaná velká věrnost domovskému okrsku, respektive u migrantů věrnost sezónním okrskům (např. BOYCE 1991, LOVARI et al. 2007, MACHÁČEK 2014, KROPIL et al. 2015). U telemetricky sledovaného dospělého samce jelena siky v Doupovských horách byla migrační trasa, kterou se přesouval na říjiště, několik po sobě následujících let v podstatě totožná (DVOŘÁK pers. comm.). Podrobně byla zdokumentována věrnost letním až podzimním domovským okrskům u samic jelena lesního v severozápadním Coloradu v USA. Střední hodnota překryvu těchto sezónních okrsků ve dvou po sobě následujících letech byla u 72 označených laní 42 % (BROUGH et al. 2017).

## Denní aktivita

Jelen lesní patří mezi živočichy s typickou bimodální aktivitou, což znamená, že v průběhu 24 hodin dne je neaktivnější za svítání a za soumraku, kdy opouští úkryt a vychází na pastvu a to i do otevřených biotopů (GEORGH & SCHRÖDER 1983, JEPPESEN 1987, PUTTMAN 1997, ŠUSTR 2008c, MACHÁČEK 2014). Denní úhrn aktivity vyjádřený formou ušlé vzdálenosti je průkazně větší u samců než u samic (MACHÁČEK 2014).

FRAIR et al. (2005) definovali na základě sledování pomocí GPS u jelenů tři typy denní aktivity (pohybů): odpočinek (pohyb na vzdálenost menší než 50 m), pastva (střední aktivita; přesun na průměrnou vzdálenost 280 m) a aktivní přesun (přesun na průměrnou vzdálenost 1,6 km). Jeleni měli tendenci být aktivnější a častěji se přesouvat v oblastech s přítomností vlků. Malá aktivita byla zjištěna do vzdálenosti 50 m od “antropogenních lineárních výhledů” (tj. silnice, cesty, železnice) a v místech s “chladným” mikroklimatem. Pastva byla nejčastější v místech se středním pokryvem bylinnou vegetací, kde zároveň nebyl příliš obtížný pohyb.

## Antropogenní disturbance

Vliv antropogenních disturbancí byl již z velké části zmíněn v souvislosti s velikostí a polohou domovského okrsku, níže tedy uvedeme pouze několik doplňujících informací.

Na statické, tj. pevně lokalizované a pravidelné rušení například v podobě hluku a světelného znečištění z dopravy nebo v blízkosti lidských sídel reaguje jelen lesní změnou výskytu – polohy domovského okrsku a zvětšením domovského okrsku (JEPPESEN 1987, JERINA 2012). Také dochází ke změně načasování aktivit – například využíváním míst v takovou denní dobu, kdy

rušivé vlivy nepůsobí, např. pastvy v blízkosti lidských obydlí (ŠUSTR 2010), nebo přecházení silnic v době s nízkou hustotou provozu (GAGNON et al. 2007, COLLEEN & FORREST 2009).

Druhým typem antropogenních disturbancí, které vyvolávají reakci zvířat, jsou rušivé vlivy označované jako dynamické. V případě jelenů se jedná především o pronásledování při lovu, ale stejný efekt má i vyrušení při turistice či jízdě dopravních prostředků mimo běžné cesty. Tyto rušivé vlivy nepůsobí na zvířata pravidelně, a proto si na ně nejsou schopná zvyknout. Obvykle tedy na takové vyrušení reagují krátkodobým útekem z místa rušivého vlivu, přičemž k uklidnění dochází až po nějaké době. Například JEPPESEN (1987) zjistil, že obvyklá útková vzdálenost laní při vyrušení lovci byla 3,6 km a v "úkrytu" setrvaly půl dne až týden (obvykle 1–4 dny). Naproti tomu při plošně velmi rozsáhlém rušení trvajícím několik dnů (vojenském výcviku) zaznamenal MACHÁČEK (2014) nejprve výrazný pokles aktivity jelenů a později (byť ještě rušivý podnět trval) návrat k běžným hodnotám aktivity.

## Dopravní infrastruktura

Ve vztahu jelena k dopravní infrastruktuře, pomineme-li fragmentaci a další vliv na původní životní prostředí druhu diskutovaný výše, zmíníme dvě klíčová témata: (1) kolize jelenů s dopravními prostředky, a (2) schopnost jelenů překonávat bariéry v podobě dopravních cest. V obou případech se budeme zabývat především silniční dopravou.

Kolize vozidel s jeleny lesními jsou problémem především v Evropě a některých částech USA a Kanady, nicméně jejich objem není tak velký (byť rozhodně není zanedbatelný) a proto nejsou tak často studovány jako v případě losa. Souhrnně se problému kolizí vozidel s jelenovitými věnoval PUTMAN (1997), který upozorňuje na rostoucí trend v počtu kolizí, jejich ekonomický dopad, dopad na populace daných druhů a samozřejmě na lidské zdraví. Ve své práci podává přehled opatření jak rizika kolizí minimalizovat (viz níže) a mimo jiné také zmiňuje, jak málo existuje dat o vztahu jelena lesního k dopravě. MYSTERUD (2004) poukazuje na rostoucí objem kolizí ve Švédsku a dává ho do souvislosti především s nárůstem početnosti jelena lesního. Mezi roky 1971 a 2001 zaznamenal v Norsku přibližně devítinásobné zvýšení ročního odstřelu jelenů (z 2.695 na 23.595 kusů) a asi šestnáctinásobný nárůst počtu nehod (z 27 na 443 za rok). Zvyšování objemu dopravy nevyšlo v jeho studii jako statisticky významný faktor ovlivňující množství nehod. Neprůkazný byl také vliv zimy (charakter zimního počasí v daném roce vyjádřený severoatlantickou oscilací – NAO). Navazující studie z oblasti středního Norska (MEISINGSET et al. 2014) potvrdila obecně předpokládanou skutečnost, že riziko kolize se zvyšuje s maximální povolenou rychlostí. S tím může souviset i skutečnost, že 83 % z 271 zkoumaných nehod bylo na dálnicích a páteřních komunikacích "major roads" a 17 % na komunikacích středních. Na malých silnicích "small roads" nabyla žádná kolize s jelenem zanedbatelná. Vyšší riziko bylo zaznamenáno v zimním období a obecně byl zjištěn vztah mezi rizikem kolize a prostředím v okolí komunikace – zastoupením lesních porostů, pastvin a morfologií krajiny (MEISINGSET et al. 2014). Práce též zmiňuje, že udržované bezlesé pásy u komunikací snižují riziko kolize až o 53 %, ovšem tento efekt byl patrný pouze v zimním období. Ze Severní Ameriky chybí přesné informace o mortalitě jelenů v silničním provozu (REUDIGER et al. 2006). K dispozici dávají autoři pouze neúplný přehled odhadovaného počtu nehod (cca 2.000 za rok) s tím, že reálný objem je dvojnásobný až trojnásobný. Pokud bychom shrnuli dosavadní poznatky o kolizích jelena lesního s dopravními prostředky, lze vysledovat následující zákonitosti: (1) Riziko kolize roste s hustotou populace jelenů. (2) Riziko roste s hustotou provozu. Tato závislost však

pravděpodobně není lineární (viz los) a není vždy jednoznačně potvrzena (MYSTERUD 2004). (3) Riziko kolize je nejvyšší v noci a za soumraku, a to jak z důvodů intenzivnějšího pohybu zvířat, tak i horší viditelnosti. Na silnicích s menším provozem v lesnatých oblastech je vyšší riziko kolize i během dne (PUTMAN 1997). (4) Riziko kolize roste s maximální povolenou rychlostí. (5) Riziko kolize je také samozřejmě závislé na krajině a biotopu, kterým komunikace prochází – tj. je větší v zalesněných oblastech. Tento faktor je zmiňován pouze okrajově (PUTMAN 1997), jeho platnost se spíše považuje za samozřejmou, popřípadě je odvozována ze zkušeností s jinými jelenovitými (MYSTERUD 2004).

## Překonávání komunikací

Řada autorů považuje jelena lesního, na rozdíl od losa, za druh velmi opatrný, který se silnicím, respektive místům s lidskou aktivitou vyhýbá (ROST & BAILEY 1979 in PUTMAN 1997, CLEVINGER & WALTHO 2005, FRAIR et al. 2005, REUDIGER et al. 2006, JERINA 2012). Např. ŠUSTR (2010) během dvou let sledování dvou laní pomocí GPS v Krkonoších nezaznamenal ani jediný přechod silnice první třídy z Harrachova do Sklářské Poruby, a to i přesto, že se nejedná o nijak extrémně vytíženou komunikaci, laně se do její blízkosti pravidelně dostávaly a po obou stranách komunikace je vhodný biotop. V tomto případě se jednalo o běžnou silnici bez možnosti mimoúrovňového přechodu, nicméně i v případě podchodů a nadchodů patří jelen lesní mezi velmi opatrná zvířata. Např. CRAMER (2014) považuje jelena v podmínkách Severní Ameriky za druh, který je nejtěžší povzbudit k tomu, aby využíval přechody přes silnice. Tento stav naznačují i výsledky genetických studií ze Skotska (PERÉZ-ESPONA et al. 2008) a Belgie (FRANTZ et al. 2012), které zjistily, že dálnice působí jako bariéra toku genů v populaci jelenů. Zajímavé je, že to neplatilo pro prase divoké (*Sus scrofa*), které bylo také předmětem belgické studie.

Málo frekventované místní silnice jeleni však nejenže běžně přecházejí, ale v zimním období s vysokou sněhovou pokrývkou je mohou využívat i pro přesun (SUK et al. 2011). Nicméně s rostoucí hustotou provozu průkazně klesá pravděpodobnost výskytu u silnice a jeleni prostředí u dálnic využívali primárně v době, kdy byla hustota provozu menší než 100 vozidel za hodinu (GAGNON et al. 2007). Avšak atraktivní zdroj potravy je schopen jelena přilákat i do blízkosti dálnice. DODD et al. (2007) v centrální Arizoně zjistili, že v místě, kde byly v blízkosti dálnice koncentrovány nivní louky bohaté na pastvu, byl vyšší výskyt jelenů poblíž dálnice i větší množství zaznamenaných přechodů než jinde v okolí. Zajímavé je, že samice přecházely dálnici 4,5× častěji než samci.

Klíčovými parametry, které ovlivňují překonávání pozemních dopravních komunikací pomocí specializovaných ekoduktů (podchodů i nadchodů) i běžných stavebních prvků (mosty, propustky), jsou jejich stavební parametry – délka, šířka a výška, respektive index světlosti (tab. 4; OLBRICH 1984 in PUTMAN 1997, CLEVINGER & WALTHO 2005, MATA et al. 2005). CLEVINGER & WALTHO (2005) zjistili statisticky průkazný pozitivní vztah mezi šířkou, výškou a světlostí podchodu a počtem přechodů jelenů. Rostoucí délka podchodů (byť je obsažena v indexu světlosti) měla významný negativní vliv na počet přechodů pouze v zimním období, v letním období její vliv prokázán nebyl (CLEVINGER & WALTHO 2005).

Nejmenší podchod, kterým byl zaznamenán průchod jelena v Kanadě, měl rozměry 170×2×1,8 m a index světlosti 0,02 (CLEVINGER & WALTHO 2005), avšak jde o ojedinělý případ, který lze považovat spíše za náhodu. Rozumná světlost podchodu, aby byl efektivní pro jelena, je přibližně o indexu 0,4 (tab. 4). CLEVINGER & HUIJSER (2008) v podmínkách Severní Ameriky obecně uvádějí jako průchozí pro velké savce i podchody o minimální šířce 5 m a výšce 2,5 m

Tab. 4. Příklady ekoduktů používaných jelenem lesním (*Cervus elaphus*). Legenda viz tab. 2  
 Table 4. Examples of wildlife crossings used by the red deer (*Cervus elaphus*). For legend see Table 2

oblast / region	TO	VO	S	FP	poznámka / note	zdroj / reference
Alberta	O	72×50	–	143/34 měs. / month	ekodukt / ecoduct	CLEVENGER & WALTHO 2000, 2005
	U	62,5×7×3,4	0,39	84/34 měs. / month	ekodukt / ecoduct	
	U	170×2×1,8	0,02	1/34 měs. / month		
	U	83×11,5×2,5	0,34	144/34 měs. / month		
	U	51×7,2×3,6	0,51	133/34 měs. / month		
	U	58×3,0×2,4	0,12	51/34 měs. / month		
	U	66×3,0×2,4	0,11	76/34 měs. / month	ekodukt / ecoduct	
	U	78×3,0×2,4	0,09	83/34 měs. / month	ekodukt / ecoduct	
	O	72×50	–	497/34 měs. / month		
	U	56,5×11,4×2,2	0,44	71/34 měs. / month		
	U	57,4×7,2×3,9	0,49	158/34 měs. / month		
	U	58×3,0×2,4	0,12	11/34 měs. / month		
	U	56,5×7,3×3,5	0,45	500/34 měs. / month	izolovaný přechod / isolated underpass	
	Utah	O	122×7	–	28/6 let / years	
Španělsko / Spain	O	58–65×7–8	–	0,17/den / day	tri měs. sledování, celkem šest nadchodů a pět podchodů / three-month observation of six overpasses and 5 underpasses	MATA et al. 2008
	U	30–32,5(96) ×14–20×5–8	–	0,4 den / day		
Nizozemí / Netherlands	O	60×16	–	2,0 den / day	tri měs. sledování, celkem dva nadchody a 14 podchodů / three-month observation of two overpasses and 14 underpasses	MATA et al. 2005
	U	34–66×4–9×4–6	–	0,214 den / day		
Beskydy (Polsko / Poland)	O	95×50	–	9,9/noc / night	o pět let dříve byla frekvence přechodů nižší / five years ago, the frequency was lower	VAN WIEREN & WORM 2001
	U	200×15×3,9–6,3	–	273/rok / year	estakáda přes údolí potoka / elevated highway crossing a valley	

a nadchody s minimální šířkou 10 m. OLBRICH (1984) in PUTMAN (1997) doporučuje pro jelenovitě, s výjimkou srnce, index světlosti podchodů minimálně 1,5. Úhel vstupu do podchodu vůči silnici popřípadě stoupání či klesání podchodu nemá na využití vliv. GURRUTXAGA et al. (2010) doporučují pro jelena lesního podchody o minimální šířce 12 m a výšce 4 m se indexem světlosti také alespoň 1,5 a rozestupy v zachovalé přírodní krajině asi 1 km, v krajině významně pozměněné lidskou činností pak 3 km. Zajímavý postřeh vztahující se ke světlosti podchodů uvádějí KRUGLER & WOLFEL (1991 in PUTMAN 1997), kteří v žádném případě nedoporučují podchody uměle osvětlovat, ale raději natřít jejich stěny světlou barvou.

Z výzkumů v Rakousku vyplynulo, že jeleni jen velmi neochotně využívali malé (*sic!*) dálniční podchody (šířka 15–30 m) s výjimkou těch, které ležely v oblastech s vysokým podílem stromové vegetace. Jeleni procházeli pouze podchody, které byly na jejich obvyklé migrační trase. Mimo ni nevyužívali ani velké podchody o šířce 100 m (VÖLK & GITZNER 1999, WOESS et al. 2001, obojí in ANDĚL et al. 2010). CRAMER (2014) dokonce doporučuje pro jeleny pouze použití nadchodů s tím, že jeleny je na tyto struktury třeba zvykat například pomocí soli či atraktivní potravy. REUDIGER et al. (2006) uvádějí stejně jako CRAMER (2014), že v podmínkách Severní Ameriky jsou nejefektivnější pro přechod jelenů nadchody o šířce přibližně 50 m, jen o něco málo efektivnější pak podchody lichoběžníkového průřezu (bez uvedení šířky) a jako nejméně efektivní, avšak funkční, dále zmiňují eliptické propustky (7×4 m) popřípadě čtverhranné propustky (8×4 m). VAN WIEREN & WORM (2001) se na základě vlastní studie z Holandska přiklánějí k použití nadchodů o šířce alespoň 40 m. CLEVENGER & HUIJSER (2008) pro severoamerické velké savce obecně uvádějí jako průchozí nadchody s minimální šířkou 10 m.

Kromě velikostních parametrů ekoduktu ovlivňují jeho efektivitu i další parametry jako je umístění v krajině a antropogenní činnosti, respektive rušení. CLEVENGER & WALTHO (2005) podle očekávání zjistili, že počet přecházejících jelenů významně klesal s rostoucí hlukovou zátěží, překvapivě však počet přešlých jelenů rostl se vzdáleností od lesa (nicméně celková variabilita sledovaného vzorku byla 4–42 m). OLBRICH (1984 in PUTMAN 1997) oproti tomu zaznamenal u jelena lesního v Německu preferenci podchodů s vchody krytými vegetací.

Naopak REUDIGER (2001) zmiňuje, že jeleni při přecházení pod mosty preferují “přirozené chodníčky” před betonovým povrchem či cestami, což již také uvádí OLBRICH (1984 in PUTMAN 1997). Podle BARRUETA et al. (2014) je jelen na rozdíl od losa velmi citlivý na využívání přechodů lidmi a v závislosti na intenzitě využívání mění svou časovou aktivitu – obvykle se ze soumráčné mění na noční.

Rozdílné jsou názory na použití oplocení ve vztahu ke zvýšení efektivitu přechodu jelenů pomocí ekoduktů. CRAMER (2014) nepovažuje oplocení za nutné, naopak REUDIGER et al. (2006) považuje oplocení za integrální aspekt ekoduktů, který zvyšuje jejich použití o 80 % či více. PUTMAN (1997) doporučuje jako prevenci před kolizemi se zvěří používat v kombinaci s přechody ploty o výšce 2–2,4 m (max. 2,7 m), ploty by s výjimkou navedení zvířat ke vchodům do ekoduktů neměly vybíhat nikam stranou a měl by být oplocen dostatečně dlouhý úsek, aby bylo zabráněno obcházení plotu. Pro případ, že se zvíře dostane za plot, by měly být s určitou frekvencí instalovány jednosměrné průchody (záskoky). Kromě oplocení doporučují PUTMAN (1997) a CRAMER (2014) zvyšovat atraktivitu ekoduktů pro jeleny předkládáním atraktivní potravy (vojtěška, zelenina, jablka) a soli. OLBRICH (1984 in PUTMAN 1997) zároveň upozorňuje, že jeleni si musejí na přechody zvyknout, což obvykle trvá 2–3 roky. Částečně tento jev, kdy se efektivita ekoduktu zvyšuje s jeho stářím, potvrdili VAN WIEREN & WORM (2001), kteří při opakovaném sledování počtu přechodů po pětileté pauze zjistili vyšší počty přecházejících jelenů.

## ZÁVĚR

Z rešerše dostupných informací o vztahu losa evropského a jelena lesního k pozemním komunikacím je zřejmé, že tyto dva druhy se v řadě detailů podstatně odlišují. Los je druhem, který překonává dálnice poměrně často a poměrně snadno si zvyká na přecházení pomocí ekoduktů a jiných dostatečně velkých objektů. Důležité je v případě losa umístění ekoduktů v krajině, pro přesuny totiž preferuje nivy toků pokud možno ne v těsném sousedství toku. Pro jelena lesního, byť je oproti losu přibližně poloviční velikosti, představují i dálnice vybavené přechody často nepřekonatelnou bariéru, což se v některých oblastech projevuje na genetické struktuře jeho populací. Relativně dlouho si zvyká i na technicky správně navržené ekodukty a pokud neleží na jeho obvyklé trase, tak je často vůbec nevyužívá. Naštěstí jeho chování vůči přechodům lze stejně jako u losa ovlivnit vhodným příkrmováním.

Přesto, že se v jednotlivostech nároky obou druhů liší, základ pro vytvoření funkčního přechodu je stejný. Především je to volba místa přechodu, které by mělo respektovat krajinnou strukturu, a to jak geomorfologii terénu, tak i návaznost preferovaného biotopu na obou stranách komunikace. Přechody by měly být dostatečně velké (nadchody ideálně o minimální šířce 40 m, podchody o světlosti 1,7 m a vyšší), měly by být chráněné proti rušivým antropogenním vlivům (kryté vegetací či jiným způsobem zajištěné proti hlukovému a světelnému znečištění), a v ideálním případě by neměly mít smíšené využití – tj. neměly by zároveň sloužit pro místní komunikace. Betonový povrch podchodů i nadchodů by měl být překryt vrstvou zeminy. Přechody je vhodné v úseku, kde komunikace prochází biotopem zájmových druhů, doplnit oplocením (v případě obou kopytníků alespoň 2 m vysokým). Frekvence přechodů by měla respektovat strukturu krajiny, v lesnatých územích by měla být zhruba každý 1 km, v otevřené zemědělské krajině může být nižší, až každé 3 km.

Samotnému plánování rozmístění přechodů na trase plánované komunikace by měla předcházet dlouhodobá studie dotyčného území s cílem zjistit, kdy a kudy zájmové druhy nejčastěji přecházejí. Teprve na základě takových výsledků je vhodné navrhnout umístění ekoduktů. Na delších úsecích komunikace – v řádu desítek kilometrů, by neměl být používán pouze jeden typ přechodu. Naopak je nanejvýš vhodné použít více různých typů. Minimalizuje to riziko bariérového efektu v případě, že některý typ přechodu nebudou cílové druhy ochotné využívat.

## LITERATURA

- ANDĚL P., GORČICOVÁ I., BELKOVÁ H., SEMERÁDOVÁ L., ZÝKA V., ROMPORTL D., HLAVÁČ V., STRNAD M., VĚTROVCOVÁ J. & SLADOVÁ M., 2017: *Návrh metodiky na ochranu krajiny před fragmentací z hlediska druhů lesních ekosystémů*. Nepubl. rukopis. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 42 pp.
- ANDĚL P., GORČICOVÁ I., HLAVÁČ V., MIKO L. & ANDĚLOVÁ H., 2005: *Hodnocení fragmentace krajiny dopravou*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 99 pp.
- ANDĚL P., MIŇÁRIKOVÁ T. & ANDREAS M., 2010: *Ochrana průchodnosti krajiny pro velké savce*. Evernia, Liberec, 137 pp.
- ANDERSON D. P., FORESTER J. D., TURNER M. G., FRAIR J. L., MERRILL E. H., FORTIN D., MAO J. S. & BOYCE M. S., 2005: Factors influencing female home range sizes in elk (*Cervus elaphus*) in North American landscapes. *Landscape Ecology*, **20**(3): 257–271.
- ANDĚRA M. & ČERVENÝ J., 2009: *Velcí savci v České republice: rozšíření, historie a ochrana. Sudokopytníci (Artiodactyla)*. Národní muzeum, Praha, 87 pp.
- ANDĚRA M. & GAISLER J., 2012: *Savci České republiky: popis, rozšíření, ekologie, ochrana*. Academia, Praha, 285 pp.
- ANDĚRA M. & HANZAL V., 2017: Červený seznam savců České republiky. *Příroda*, **34**: 155–176.



- ANDĚRA M. & HORÁČEK I., 2005: *Poznáváme naše savce*. Sobotáles, Praha, 328 pp.
- BALL J. P., NORDENGREN C. & WALLIN K., 2001: Partial migration by large ungulates: characteristics of seasonal moose *Alces alces* ranges in northern Sweden. *Wildlife Biology*, **7**: 39–47.
- BALLARD W. B., WHITMAN J. S. & REED D. J., 1991: Population dynamics of moose in south-central Alaska. *Wildlife Monographs*, **114**: 3–49.
- BAO W. D., ZHOU X. W., ZHANG S. L. & SHI K., 2014: Home range shift and dispersal of red deer: Implications for establishing nature reserve networks in China. *Advanced Materials Research*, **955**: 2600–2606.
- BARRUETO M., FORD A. T. & CLEVINGER A. P., 2014: Anthropogenic effects on activity patterns of wildlife at crossing structures. *Ecosphere*, **5**(3): 1–19.
- BEVANDA M., FRONHOFER E. A., HEURICH M., MÜLLER J. & REINEKING B., 2015: Landscape configuration is a major determinant of home range size variation. *Ecosphere*, **6**(10): 1–12.
- BEYER H. L., ÜNG R., MURRAY D. L. & FORTIN M. J., 2013: Functional responses, seasonal variation and thresholds in behavioural responses of moose to road density. *Journal of Applied Ecology*, **50**: 286–294.
- BIRÓ Z., SZEMETHY L., KATONA K., HELTAI M. & PETO Z., 2006: Seasonal distribution of red deer (*Cervus elaphus*) in a forest-agriculture habitat in Hungary. *Mammalia*, **70**: 70–75.
- BJØRNERAAS K., SOLBERG E. J., HERFINDAL I., MOORTER B. V., ROLANDSEN C. M., TREMBLAY J. P., SKARPE C., SÆTHER B.-E., ERIKSEN R. & ASTRUP R., 2011: Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildlife Biology*, **17**: 44–54.
- BORKOWSKI J., UKALSKA J., JURKIEWICZ J. & CHEČKO E., 2016: Living on the boundary of a post-disturbance forest area: The negative influence of security cover on red deer home range size. *Forest Ecology and Management*, **381**: 247–257.
- BOYCE M. S., 1991: Migratory behavior and management of elk (*Cervus elaphus*). *Applied Animal Behaviour Science*, **29**: 239–250.
- BROUGH A. M., DE ROSE R. J., CONNER M. M. & LONG J. N., 2017: Summer-fall home-range fidelity of female elk in northwestern Colorado: Implications for aspen management. *Forest Ecology and Management*, **389**: 220–227.
- CAIT D. C. & STAINES B. W., 1987: Home range use and habitat selection by red deer (*Cervus elaphus*) in a Sitka-spruce plantation as determined by radio-tracking. *Journal of Zoology, London*, **211**: 681–693.
- CEDERLUND G. N. & OKARMA H., 1988: Home range and habitat use of adult female moose. *Journal of Wildlife Management*, **52**: 336–343.
- CEDERLUND G. N. & SAND H. K. G., 1992: Dispersal of subadult moose (*Alces alces*) in a nonmigratory population. *Canadian Journal of Zoology*, **70**: 1309–1314.
- CEDERLUND G. N. & SAND H. K. G., 1994: Home-range size in relation to age and sex in moose. *Journal of Mammalogy*, **75**: 1005–1012.
- CLEVINGER A. P. & HUIJSER M. P., 2008: *Handbook for Design and Evaluation of Wildlife Crossing Structures in North America*. Federal Highway Administration, Washington D.C., 212 pp.
- CLEVINGER A. P. & WALTHO N., 2000: Factors influencing the effectiveness of wildlife underpasses in Banff National Park, Alberta, Canada. *Conservation Biology*, **14**: 47–56.
- CLEVINGER A. P. & WALTHO N., 2005: Performance indices to identify attributes of highway crossing structures facilitating movement of large mammals. *Biological Conservation*, **121**: 453–464.
- COLLEEN ST. C. C. & FORREST A., 2009: Impacts of vehicle traffic on the distribution and behaviour of rutting elk, *Cervus elaphus*. *Behaviour*, **146**: 393–413.
- COLSON K. E., WHITE K. S. & HUNDERTMARK K. J., 2016: Parturition site selection in moose (*Alces alces*): evidence for social structure. *Journal of Mammalogy*, **97**: 788–797.
- COURTOIS R., DUSSAULT C. & POTVIN F., 2002: Habitat selection by moose (*Alces alces*) in clear-cut landscapes *Alces*, **38**: 177–192.
- CRAMER P., 2014: *Culvert, Bridge, and Fencing Recommendations for Big Game Wildlife Crossing in Western United States Based on Utah Data*. A report. URL: <http://amonline.trb.org/14-5315-1.2494527?qr=1>.

- DANKS Z. D., 2007: *Spatial, Temporal, and Landscape Characteristics of Moose-Vehicle Collisions in Maine*. Unpubl. MSc. Thesis. College of Environmental Science and Forestry, State University of New York, New York, 94 pp.
- DANKS Z. D. & PORTER W. F., 2010: Temporal, spatial, and landscape habitat characteristics of moose-vehicle collisions in Western Maine. *Journal of Wildlife Management*, **74**: 1229–1241.
- DODD N. L., GAGNON J. W., BOE S. & SCHWEINSBURG R. E., 2007: Assessment of elk highway permeability by using global positioning system telemetry. *Journal of Wildlife Management*, **71**: 1107–1117.
- DUSSAULT C., COURTOIS R., OUELLET J. P. & GIRARD I., 2005: Space use of moose in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology*, **83**: 1431–1437.
- DUSSAULT C., POULIN M., COURTOIS R. & QUELLET J.-P., 2006: Temporal and spatial distribution of moose-vehicle accidents in the Laurentides Wildlife Reserve, Quebec, Canada. *Wildlife Biology*, **12**: 415–425.
- DUSSAULT C., OUELLET J.-P., LAURIAN C., COURTOIS R., POULIN M. & BRETON L., 2007: Moose movement rates along highways and crossing probability models. *Journal of Wildlife Management*, **71**: 2338–2345.
- FLILET H. R., 2012: *Spatial and Temporal Variation in Moose (Alces alces) Road Crossings*. Unpubl. MSc. Thesis. Department of Biology, Norwegian University of Science and Technology, Trondheim, 73 pp.
- FRAIR J. L., MERRILL E. H., VISSCHER D. R., FORTIN D., BEYER H. L. & MORALES J. M., 2005: Scales of movement by elk (*Cervus elaphus*) in response to heterogeneity in forage resources and predation risk. *Landscape Ecology*, **20**: 273–287.
- FRANTZ A. C., BERTOUILLE S., ELOY M. C., LICOPPE A., CHAUMONT F. & FLAMAND M. C., 2012: Comparative landscape genetic analyses show a Belgian motorway to be a gene flow barrier for red deer (*Cervus elaphus*), but not wild boars (*Sus scrofa*). *Molecular Ecology*, **21**: 3445–3457.
- FRANZMANN A. W., 1981: *Alces alces*. *Mammalian Species*, **154**: 1–7.
- GAGNON J. W., THEIMER T. C., BOE S., DODD N. L. & SCHWEINSBURG R. E., 2007: Traffic volume alters elk distribution and highway crossings in Arizona. *Journal of Wildlife Management*, **71**: 2318–2323.
- GAREL M., SOLBERG E. J., SÆTHER B. E., HERFINDAL I. & HØGDA K. A., 2006: The length of growing season and adult sex ratio affect sexual size dimorphism in moose. *Ecology*, **87**: 745–758.
- GASAWAY W. C., DUBOIS S. D. & REED D. J., 1985: *Home Range Formation and Dispersal of Subadult Moose in Interior Alaska*. Alaska Department of Fish and Game, Division of Game, Juneau, 26 pp.
- GEIST V., 1998: *Deer of the World: Their Evolution, Behaviour, and Ecology*. Stackpole Books, Mechanicsburg, Pennsylvania, 326 pp.
- GEORGI B., 1980: Home range patterns of female red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Alps. *Oecologia*, **47**: 278–285.
- GEORGI B. & SCHRÖDER W., 1983: Home range and activity patterns of male red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Alps. *Oecologia*, **58**: 238–248.
- GUNDERSEN H. & ANDREASSEN H. P., 1998: The risk of moose *Alces alces* collision: A predictive logistic model for moose-train accidents. *Wildlife Biology*, **4**: 103–110.
- GUNDERSEN H., ANDREASSEN H. P. & STORAAS T., 2004: Supplemental feeding of migratory moose *Alces alces*: Forest damage at two spatial scales. *Wildlife Biology*, **10**: 213–223.
- GURRUTXAGA M., LOZANO P. J. & DEL BARRIO G., 2010: Assessing highway permeability for the restoration of landscape connectivity between protected areas in the Basque Country, Northern Spain. *Landscape Research*, **35**: 529–550.
- HAYSSEN V., VAN TIENHOVEN A. & VAN TIENHOVEN A., 1993: *Asdell's Patterns of Mammalian Reproduction: A Compendium of Species-specific Data*. Cornell University Press, Ithaca & London, 1023 pp.
- HENRIKSSON L. H., 2007: *Movement Pattern of Moose (Alces alces) in Southwestern Sweden in Relation to Highway Traffic Intensity*. Unpubl. Biology D-level Thesis. Karlstads Universitetet, Karlstad, 23 pp.
- HENTTONEN H., STUBBE M., MARAN T. & TIKHONOV A., 2008: *Alces alces*. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2*. URL: <http://www.iucnredlist.org/details/56003281/0>.
- HLAVÁČ V. & ANDĚL P., 2001: *Metodická příručka k zajišťování průchodnosti dálničních komunikací pro volně žijící živočichy*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 36 pp.
- HOFFMAN J. D., GENOWAYS H. H. & CHOATE J. R., 2006: Long-distance dispersal and population trends of moose in the central United States. *Alces*, **42**: 115–131.

- HOMOLKA M., 2000: Los evropský (*Alces alces*) v ČR a jeho šance na přežití v kulturní krajině. *Ochrana Přírody*, **55**: 195–199.
- HUSSEY K., 2010: *Space Use Patterns of Moose (Alces alces) in Relation to Forest Cover in Southeastern Ontario, Canada*. Unpubl. MSc. Thesis. Trent University, Faculty of Arts and Science, Peterborough, 85 pp.
- INNES R. J., 2011: *Cervus elaphus. Fire Effects Information System*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory. URL: <https://www.fs.fed.us/database/feis/animals/mammal/ceel/all.html>.
- IUELL B., BEKKER G. J., CUPERUS R., DUFEK J., FRY G., HICKS C., HLAVÁČ V., KELLER V. B., ROSELL C., SANGWINE T., TORSLOV N. & WANDALL LE MAIRE B. (eds.), 2003: *Wildlife and Traffic: A European Handbook for Identifying Conflicts and Designing Solutions. Prepared by COST 341 – Habitat Fragmentation due to Transportation Infrastructure*. Ministry of Transport, Public Works and Water Management, Road and Hydraulic Engineering Division, Delft, 172 pp.
- JEPPESSEN J. L., 1987: Impact of human disturbance on home range, movements and activity of red deer (*Cervus elaphus*) in a Danish environment. *Danish Review of Game Biology*, **13**(2): 1–38.
- JERINA K., 2012: Roads and supplemental feeding affect home-range size of Slovenian red deer more than natural factors. *Journal of Mammalogy*, **93**: 1139–1148.
- JIANG G., MA J., ZHANG M. & STOTT P., 2009: Multiple spatial-scale resource selection function models in relation to human disturbance for moose in northeastern China. *Ecological Research*, **24**: 423–440.
- JOLY K., CRAIG T., SORUM M. S., McMILLAN J. S. & SPINDLER M. A., 2015: Moose movement patterns in the upper Koyukuk river draining, northcentral Alaska. *Alces*, **51**: 87–96.
- KAMLER J. F., JEDRZEJEWSKI W. & JEDRZEJEWSKA B., 2008: Home ranges of red deer in a European old-growth forest. *American Midland Naturalist*, **159**: 75–82.
- KOUBEK P. & HRABĚ V., 1996: Home range dynamics in the red deer (*Cervus elaphus*) in a mountain forest in Central Europe. *Folia Zoologica*, **45**: 219–222.
- KROPIL R., SMOLKO P. & GARAJ P., 2015: Home range and migration patterns of male red deer *Cervus elaphus* in Western Carpathians. *European Journal of Wildlife Research*, **61**: 63–72.
- LAMKA J. & ŠUSTR P., 2010: Dva případy postřelení jelení zvěře zdokumentované pomocí GPS. *Svět Myslivosti*, **11**(8): 16–21.
- LAURIAN C., DUSSAULT C., OUELLET J.-P., COURTOIS R., POULIN M. & BRETON L., 2008: Behavior of moose relative to a road network. *Management and Conservation Article*, **72**: 1550–1557.
- LAVSUND S., NYGRÉN T. & SOLBERG E. J., 2003: Status of moose populations and challenges to moose management in Fennoscandia. *Alces*, **39**: 109–130.
- LEBLOND M., DUSSAULT C. & OUELLET J. P., 2010: What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *Ecography*, **33**: 1102–1112.
- LOE L. E., MYSTERUD A., VEIBERG V. & LANGVATN R., 2009: Negative density dependent emigration of males in an increasing red deer population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**: 2581–2587.
- LOVARI S., CUCCU P., MURGIA A., MURGIA C., SOI F. & PLANTAMURA G., 2007: Space use, habitat selection and browsing effects of red deer in Sardinia. *Italian Journal of Zoology*, **74**: 179–189.
- LOVARI S., HERRERO J., CONROY J., MARAN T., GIANNATOS G., STUBBE M., AULAGNIER S., JDEIDI T., MASSETI M., NADER I., DE SMET K. & CUZIN F., 2008: *Cervus elaphus*. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3*. URL: <http://www.iucnredlist.org/details/55997072/0>.
- LUCCARINI S., MAURI L., CIUTI S., LAMBERTI P. & APOLLONIO M., 2006: Red deer (*Cervus elaphus*) spatial use in the Italian Alps: home range patterns, seasonal migrations, and effects of snow and winter feeding. *Ethology, Ecology & Evolution*, **18**: 127–145.
- MACDONALD D. W. & BARRETT P., 1993: *Mammals of Britain & Europe*. HarperCollins Publishers, London, 312 pp.
- MACHÁČEK Z., 2014: *Prostorová aktivita jelena evropského v Doupovských horách*. Nepubl. disertační práce. Česká zemědělská univerzita, Praha, 134 pp.
- MATA C., HERVÁS I., HERRANZ J., SUÁREZ F. & MALO J. E., 2005: Complementary use by vertebrates of crossing structures along a fenced Spanish motorway. *Biological Conservation*, **124**: 397–405.

- MATA C., HERVÁS I., HERRANZ J., SUÁREZ F. & MALO J. E., 2008: Are motorway wildlife passages worth building? Vertebrate use of road-crossing structures on a Spanish motorway. *Journal of Environmental Management*, **88**: 407–415.
- MCGEACHY D., HAMR J. & MALLORY F. F., 2017: Metapopulation dynamics and space use by reintroduced elk (*Cervus elaphus*) in central Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, **95**: 149–159.
- MEISINGSET E. L., LOE L. E., BREKKUM Ø. & MYSTERUD A., 2014: Targeting mitigation efforts: The role of speed limit and road edge clearance for deer-vehicle collisions. *Journal of Wildlife Management*, **78**: 679–688.
- MYSŁAJEK R. W., NOWAK S., KUREK K., TOLKACZ K. & GEWARTOWSKA O., 2016: Utilisation of a wide underpass by mammals on an expressway in the Western Carpathians, S Poland. *Folia Zoologica*, **65**: 225–233.
- MYSTERUD A., 2004: Temporal variation in the number of car-killed red deer *Cervus elaphus* in Norway. *Wildlife Biology*, **10**(3): 203–211.
- MYSTERUD A., PÉREZ-BARBERÍA F. J. & GORDON I. J., 2001: The effect of season, sex and feeding style on home range area versus body mass scaling in temperate ruminants. *Oecologia*, **127**: 30–39.
- NÁHLIK A., SÁNDOR G., TARI T. & KIRÁLY G., 2009: Space use and activity patterns of red deer in a highly forested and in a patchy forest-agricultural habitat. *Acta Silvatica & Lingaria Hungarica*, **5**: 109–118.
- NEUMANN W., 2009: *Moose Alces alces Behaviour Related to Human Activity*. Unpubl. PhD. Thesis. Faculty of Forest Sciences, Department of Wildlife, Fish, and Environmental Studies, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, 56 pp.
- NEUMANN W., ERICSSON G., DETTKI H., BUNNEFELD N., KEULER N. S., HELMERS D. P. & RADELOFF V. C., 2012: Difference in spatiotemporal patterns of wildlife road-crossings and wildlife-vehicle collisions. *Biological Conservation*, **145**: 70–78.
- NIEDZIAŁKOWSKA M., JĘDRZEJEWSKA B., DANYŁOW J. & NIEDZIAŁKOWSKI K., 2016: Diverse rates of gene flow and long-distance migration in two moose *Alces alces* subpopulations in Europe. *Mammal Research*, **61**: 171–178.
- NIKULA A., HEIKKINEN S. & HELLE E., 2004: Habitat selection of adult moose *Alces alces* at two spatial scales in central Finland. *Wildlife Biology*, **10**(2): 121–135.
- NOWAK R. M., 1999: *Walker's Mammals of the World*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore & London, 1936 pp.
- OLSSON M. P. O., 2007: *The Use of Highway Crossings to Maintain Landscape Connectivity for Moose and Roe Deer*. Unpubl. PhD. Thesis. Karlstads University, Karlstad, 43 pp.
- OLSSON M. P. O., WIDÉN P. & LARKIN J. L., 2008: Effectiveness of a highway overpass to promote landscape connectivity and movement of moose and roe deer in Sweden. *Landscape and Urban Planning*, **85**: 133–139.
- OLSSON M. P. O., COX J. J., LARKIN J. L., WIDÉN P. & OLOVSSON A., 2011: Space and habitat use of moose in southwestern Sweden. *European Journal of Wildlife Research*, **57**: 241–249.
- PÉREZ-ESPONA S., PÉREZ-BARBERÍA F. J., MCLEOD J. E., JIGGINS C. D., GORDON I. J. & PEMBERTON J. M., 2008: Landscape features affect gene flow of Scottish Highland red deer (*Cervus elaphus*). *Molecular Ecology*, **17**: 981–996.
- PUTNAM R. J., 1997: Deer and road traffic accidents: options for management. *Journal of Environmental Management*, **51**: 43–57.
- REA R. V., 2003: Modifying roadside vegetation management practices to reduce vehicular collisions with moose *Alces alces*. *Wildlife Biology*, **9**(2): 81–91.
- REA R. V., JOHNSON C. J. & EMMONS S., 2014: Characterizing moose-vehicle collision hotspots in northern British Columbia. *Journal of Fish and Wildlife Management*, **5**(1): 46–58.
- ROLANDSEN C., SOLBERG E. J., BJØRNERAAS K., HEIM M., VAN MOORTER B., HERFINDAL I., GAREL M., PEDERSEN P. H., SÆTHER B. E., LYKKJA O. N. & OS Ø., 2010: *Elgundersøkelsene i Nord-Trøndelag, Bindal og Rissa 2005–2010. Sluttrapport. NINA Rapport 588*. Norsk institutt for naturforskning (NINA), Trondheim, 142 pp.

- ROSATTE R., 2016: Home ranges and movements of elk (*Cervus canadensis*) restored to southern Ontario, Canada. *Canadian Field-Naturalist*, **130**: 320–331.
- RUEDIGER W., 2001: High, wide, and handsome: designing more effective wildlife and fish crossings for roads and highways. Pp.: 509–516. In: IRWIN C. L., GARRETT P. & McDERMOTT K. P. (eds.): *Proceedings of the 2001 International Conference on Ecology and Transportation*. Center for Transportation and the Environment, North Carolina State University, Raleigh, NC, 284 pp.
- RUEDIGER W. C., WALL K. & WALL R., 2006: Effects of highways on elk (*Cervus elaphus*) habitat in the western United States and proposed mitigation approaches. Pp.: 269–278. In: IRWIN C. L., GARRETT P. & McDERMOTT K. P. (eds.): *Proceedings of the 2005 International Conference on Ecology and Transportation*. Center for Transportation and the Environment, North Carolina State University, Raleigh, NC, 595 pp.
- SANDEGREN F. & SWEANOR P. Y., 1988: Migration distances of moose populations in relation to river drainage length. *Alces*, **24**: 112–117.
- SANDEGREN F., BERGSTRÖM R. & SWEANOR P. Y., 1985: Seasonal moose migration related to snow in Sweden. *Alces*, **21**: 321–338.
- SCHÖNFELD F., 2009: Presence of moose (*Alces alces*) in southeastern Germany. *European Journal of Wildlife Research*, **55**: 449–453.
- SEILER A., 2004: Trends and spatial patterns in ungulate-vehicle collisions in Sweden. *Wildlife Biology*, **10**(4): 301–313.
- SEILER A., 2005: Predicting locations of moose-vehicle collisions in Sweden. *Journal of Applied Ecology*, **42**: 371–382.
- SEILER A., CEDERLUND G., JERNELID H., GRÄNGSTEDT P. & RINGABY E., 2003: The barrier effect of highway E4 on migratory moose (*Alces alces*) in the High Coast area, Sweden. Pp.: 1–18. In: ANONYMUS (ed.): *Proceedings of the IENE Conference on 'Habitat Fragmentation due to Transport Infrastructure', 13–14 November 2003*. Infra Eco Network Europe, Brussels, Belgium.
- SEILER A. & OLSSON M., 2009: Are non-wildlife underpasses effective passages for wildlife? Pp.: 317–331. In: WAGNER P. J., NELSON D. & MURRAY E. (eds.): *Proceedings of the 2009 International Conference on Ecology and Transportation*. Center for Transportation and the Environment, Duluth, Minnesota, USA, 916 pp.
- SJÖBEG J., 2013: *Relationship Between Moose (Alces alces) Home Range Size and Crossing Wildlife Fences*. Unpubl. Thesis. Department of Wildlife, Fish, and Environmental Studies, Faculty of Forestry, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, 16 pp.
- STENHOUSE G. B., LATOUR P. B., KUTNY L., MACLEAN N. & GLOVER G., 1995: Productivity, survival, and movements of female moose in a low-density population, Northwest Territories, Canada. *Arctic*, **48**: 57–62.
- SUK M., 2012: *Telemetrie jelenovitých na Šumavě*. Nepubl. disertační práce. Česká zemědělská univerzita, Praha, 83 pp.
- SUK M., KUŠTA T., JEŽEK M. & KEKEN Z., 2011: Methodological aspects of monitoring of large mammals along traffic corridors: A case study (Lagomorpha, Carnivora, Artiodactyla). *Lynx, n. s.*, **42**: 177–188.
- SZEMETHY L., HELTAI M., MÁTRAI K. & PETO Z., 1999: Home ranges and habitat selection of red deer (*Cervus elaphus*) on a lowland area. *Gibier Faune Sauvage*, **15**: 607–615.
- ŠUSTR P., 2008a: Šumavský jelen z ptačí perspektivy I. *Svět Myslivosti*, **9**(3): 6–9.
- ŠUSTR P., 2008b: Šumavský jelen z ptačí perspektivy III. *Svět Myslivosti*, **9**(5): 4–5.
- ŠUSTR P., 2008c: Šumavský jelen z ptačí perspektivy II. *Svět Myslivosti*, **9**(4): 4–7.
- ŠUSTR P., 2010: Odkud a kam chodí jelení zvěř v Krkonoších? *Svět Myslivosti*, **12**(3): 10–13.
- ŠUSTR P. & JIRSA A., 2011: *Prostorová aktivita jelena lesního v NP Šumava – šest let sledování pomocí GPS telemetrie*. Pp.: 9–11. In: VACA D. & VANČURA K. (eds.): *Telemetrický výzkum zvěře, jeho přínos pro mysliveckou praxi a řešení škod působených zvěří*. Lesnická práce s.r.o., Kostelec nad Černými lesy, 76 pp.
- TESTA J. W., 2004: Population dynamics and life history trade-offs of moose (*Alces alces*) in south-central Alaska. *Ecology*, **85**: 1439–1452.

- TORRES R. T., CARVALHO J. C., PANZACCHI M., LINNELL J. D. C. & FONSECA C., 2011: Comparative use of forest habitats by roe deer and moose in a human-modified landscape in southeastern Norway during winter. *Ecological Research*, **26**: 781–789
- VAN BEEST F. M., RIVRUD I. M., LOE L. E., MILNER J. M. & MYSTERUD A., 2011: What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *Journal of Animal Ecology*, **80**: 771–785.
- VAN WIEREN S. E. & WORM P. B., 2001: The use of a motorway wildlife overpass by large mammals. *Netherlands Journal of Zoology*, **51**: 97–106.
- VÅRE S., 2003: The follow up research on moose and other wild animals at Pernaja, European Highway E18. Pp.: 1–9. In: ANONYMUS (ed.): *Proceedings of the IENE Conference on 'Habitat Fragmentation due to Transport Infrastructure', 13–14 November 2003*. Infra Eco Network Europe, Brussels, Belgium.
- WANG J., 2014: *Effectiveness of Wildlife Crossing Structures on Providing Habitat Connectivity for Wild Animals*. Unpubl. BSc. thesis. Faculty of Forestry, University of British Columbia, Vancouver, 19 pp.
- WENNERSTRÖM L., RYMAN N., TISON J. L., HASSLOW A., DALÉN L. & LAIKRE L., 2016: Genetic landscape with sharp discontinuities shaped by complex demographic history in moose (*Alces alces*). *Journal of Mammalogy*, **97**: 1–13.
- WILLSON D. E. & REEDER D. M. (eds.), 2005: *Mammal Species of the World*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2142 pp.
- ZWEIFEL-SCHIELLY B., KREUZER M., EWALD K. C. & SUTER W., 2009: Habitat selection by an Alpine ungulate: the significance of forage characteristics varies with scale and season. *Ecography*, **32**: 103–113.