

**ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE**

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

Katedra ekologie



## **Teritorialita bobra evropského – čím je řízena?**

Diplomová práce

Vedoucí práce: Ing. Aleš Vorel, PhD.

Diplomant: Bc. Vendula Spurná

2011

# ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ekologie  
Fakulta životního prostředí

## ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Spurná Vendula

Aplikovaná ekologie

Název práce

**Teritorialita bobra evropského - čím je řízena?**

Anglický název

**How the territory size of European beaver is driven by?**

### Cíle práce

Bobr evropský již několik let úspěšně kolonizuje některé oblasti ČR. Vzhledem k nedlouhé existenci druhu na našem území ovšem nejsou ještě adekvátně rozvinuty a testovány základní parametry osídlení. Dnes jedinou exaktní výpovědnou hodnotou velikosti populací bobra evropského jsou počty teritorií determinované na základě zimních pobytových známek. Bohužel tyto výstupy neobsahují dosti podstatnou informaci o reálném počtu jedinců. Nejsou k dispozici ani aproximativní hodnoty počtu jedinců na teritorium. V tomto klíčovém aspektu panuje mezi jedn. autory zahraniční literatury (středoevropského regionu anebo alespoň v kontinentální části Evropy) dosti značná neshoda. Pochopitelně nejsou známy ani vztahy početnosti sociálně žijících jedinců k typu a kvalitě obývaného biotopu či k vnitropopulačním parametrům. Není ani příliš jasné na kolik teritoriálně žijící skupina bobrů (rodina či kolonie) reaguje na vnitrodruhovou konkurenci souborem a tedy i alokací zdrojů, což by se explicitně mohlo projevit proměnlivou délkou teritoria. Klíčovou informací tedy je početnost jednotlivých teritorií, s tím související i doposud stále neuspokojivě řešené otázky: čím je početnost moderována a na jakých faktorech variabilita abundance závisí. Stanovenými cíli práce bude, nakolik početnost v teritoriích souvisí nejen s reprodukční zdatností parentálního páru, ale i s ostatními ekologickými parametry populace. Klíčová se zdá být alokace hlavních determinant prostředí (vegetační poměry a distribuce a nabídka vodních typů), ale i další vnitropopulační parametry: doba od prvního osídlení, hustota populace, konkurenční tlak atd. Tyto parametry budou řešeny nejen kvantitativně ale i v prostorovém měřítku, jelikož tato informace se zdá být podstatnou pro pochopení všech procesů vývoje populací bobrů. Rozsah teritorií a jejich početnost pak bude řešena v komplexním měřítku a tak, aby mohly být zúženy klíčové faktory (mající zásadní vliv na délku a početnost teritoria) na minimum.

### Metodika

- v zimním období vyhledat a kvantifikovat pobytové známky druhu v území a stanovit teritoria druhu v modelové oblasti,
- v jarním období sledovat teritoriální projevy vybraných modelových teritorií,
- v období květen – srpen stanovit pomocí kamerových setů, odchytů a přímého pozorování: reprodukční zdatnost sledovaných teritorií a početnost jedinců ve věkových třídách
- sumarizace základních populačních parametrů a klíčových ekologických faktorů
- testovat vliv klíčových determinant prostředí na délku a početnost modelových teritorií a vliv populačních procesů na délku a početnost modelových teritorií.

### Harmonogram zpracování

Datum zadání diplomové práce: červen 2011

## Rozsah textové části

40

## Klíčová slova

bobř evropský, teritorialita

## Doporučené zdroje informací

- Belovsky G.E. & Ritchie M.E., 1984: Beaver (*Castor Canadensis*) optimal diet choice in different habitats and its role in determining density. *Amer. Midl. Nat.* 111: 209-222.
- Campbell, R. D., Rosell, F., Nolet, B. A. & Dijkstra, V. A., 2005: Territory and group sizes in Eurasian beavers (*Castor fiber*): echoes of settlement and reproduction? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58: 597-607.
- Fustec, J., Lodé, T., Jacques, D. & Cormier, J. P., 2001: Colonization, riparian habitat selection and home range size in a reintroduced population of European beavers in the Loire. *Freshwater Biology*, 46: 1361-1371 pp.
- Grevtsev V.I., 1989: Age and sex structure of beaver (*Castor fiber* L.) populations as numbers dynamics factor. All - Union Research Institute of Game Management & Fur Farming, Kirov, the USSR: 299-300.
- Lepš, J. 1996: *Biostatistika*. - JU, České Budějovice.
- Rosell F. & Bjorkoyli T., 2002: A test of the dear enemy phenomenon in the Eurasian beaver. *Animal Behaviour* 63: 1073-1078.
- Svensden G.E., 1980: Population parameters and colony composition of beaver (*Castor canadensis*) in Southeast Ohio. *The American Midland Naturalist* 104: 48-56.
- Šmilauer P. 2007: *Moderní regresní metody*. - Dokument dostupný na URL. [www.regent.jcu.cz](http://www.regent.jcu.cz) - duben 2007
- Vorel, A., John, F. & Hamšíková, L., 2006: Metodika monitoringu populace bobra evropského v ČR. *Příroda* 25: 9-18.
- Vorel, A., Válková, L., Hamšíková, L., Maloň, J., Korbelová, J. 2008: Analýza parametrů predikce šíření a model disperze bobra evropského v ekosystémech střední Evropy (2007 – 2010) - Závěrečná zpráva projektu (2008). FŽP ČZU v Praze.

## Vedoucí práce

Vorel Aleš, Ing., Ph.D.

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Vedoucí katedry



V Praze dne 21.2.2011

prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.

Děkan fakulty

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně, pod vedením Ing. Aleše Vorla, PhD. a uvedla jsem všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpala.

V Praze dne 29. dubna 2011

.....

## **Poděkování**

Ráda bych na tomto místě upřímně poděkovala mému vedoucímu diplomové práce Ing. Aleši Vorlovi PhD., a to nejen za samotné vedení a pomoc při zpracování, ale zejména za jeho přátelský přístup a čas, který mi během celého vývoje práce obětoval.

Rovněž bych ráda poděkovala Mgr. Lence Hamšíkové za pomoc při práci s daty a Ing. Janě Korbelové za organizaci a přínosné rady během terénního výzkumu, stejně tak všem členům i dobrovolníkům týmu, který se dlouhodobě zabývá sledováním bobrů v české krajině.

A konečně mé poděkování náleží mým rodičům, nejen za finanční podporu, ale především za psychickou oporu a důvěru, kterou mi vkládali během celých studií.

V Praze dne 29. dubna 2011

.....

## Abstrakt

Teritorialita bobra evropského – čím je řízena?

Otázka teritoriality skupinově žijícího bobra evropského (*Castor fiber L.*) byla řešena pro oblast jižní Moravy na Soutoku – Podluží a pro centrální část Českého lesa. Parametry vypovídající o populaci a faktory reprezentující nabídku obývaného prostředí se zdají být klíčové k determinaci jejich vzájemných vztahů a vlivů a následného pochopení procesů vývoje populací a jejich možné predikce. Všechny tyto parametry byly na podkladě terénního průzkumu sumarizovány a zpracovány pro vybraná modelová teritoria a následně pomocí statistických testů vzájemně porovnávány a hodnoceny.

Na základě zjištěných výsledků není primární populační parametr abundance moderován jinými sledovanými populačními parametry ani faktory nabízeného prostředí. Zatímco velikost teritorií vykazuje souvislosti s populační hustotou, nabídkou porostů na teritoriu a s kvalitou a homogenitou obývaného habitatu. Hodnota velikosti teritorií roste s klesající denzitou a zároveň se zvyšující se nabídkou porostů, zvláště rodu *Populus* spp. Vztah o to více platí v podmínkách hustých porostů lužních lesů. Jinými slovy velikost teritorií souvisí s populační hustotou a tato proměnlivost je nejspíše determinována množstvím a kvalitou nabízeného prostředí.

**Klíčová slova:** abundance, bobr evropský, nabídka zdrojů, populační hustota, velikost teritoria

## Abstract

How the territory size of European beaver is driven by?

The issue of territoriality in group - living European beaver (*Castor fiber L.*) was solved for the area of Soutok – Podluží in South Moravia and for area in central part of Bohemian Forest. Parameters indicative of the populations and factors representing the range of occupied habitat seem to be essential for determination of their interrelations and influences. It appears to be important for understanding of population processes and their possible prediction. All these parameters were recorded at these areas during field survey and then data were summarized for the model territories. Parameters were analyzed and compared each other using by statistics tests.

The results of the study appear that abundance as primary population parameter isn't moderated by other population – monitored parameters as well as offers of resources and quality habitat. Whereas the territory size is correlated with population density, vegetation supply, quality and homogeneity of occupied habitat. Territory size increases with decreasing population density and accordingly with increasing supply of vegetation, especially of the genus *Populus* spp. This pattern is more significant in terms of dens riparian vegetation in flood-plain forest habitat. In other words territory size is related to population density and this variability is probably determined by the quantity and quality of their environment.

**Keywords:** abundance, European beaver, supply of resources, population density, territory size

## Obsah

<b>1. ÚVOD A CÍLE .....</b>	<b>10</b>
<b>2. LITERÁRNÍ REŠERŠE .....</b>	<b>12</b>
2.1 TERITORIALITA .....	12
2.1.1 Home range.....	12
2.1.2 Definice teritoriality a teritoria.....	13
2.1.3 Jak velké teritorium?.....	14
2.1.4 Teritorialita bobra.....	15
2.2 POPULACE .....	18
2.2.1 Sociálně žijící druhy.....	18
2.2.2 Sociální organizace bobrů .....	19
2.2.3 Populační charakteristiky.....	19
2.3 ZDROJE .....	23
2.3.1 Vliv denzity zdrojů na sociální skupiny.....	23
2.3.2 Potravní nika bobra .....	23
<b>3. METODIKA.....</b>	<b>25</b>
3.1 POPIS OBLASTÍ.....	25
3.1.1 Centrální část Českého lesa .....	25
3.1.2 Soutok – Podluží .....	27
3.1.3 Stav populace ve sledovaných oblastech .....	28
3.2 SBĚR A ZPRACOVÁNÍ DAT .....	29
3.2.1 Habituelní charakteristiky.....	29
3.2.2 Pobytové známky .....	31
3.2.3 Populační parametry .....	32
3.2.4 Vymezení teritorií a jejich velikost.....	34
3.2.5 Teritoriální projevy .....	36
3.2.6 Souhrn hodnocených parametrů.....	36
3.3 STATISTICKÉ METODY .....	39
<b>4. VÝSLEDKY.....</b>	<b>40</b>
4.1 ZÁKLADNÍ POPULAČNÍ PARAMETRY .....	40
4.1.1 Velikost teritorií .....	40



4.1.2	Abundance teritorií .....	41
4.1.3	Populační hustota.....	43
4.1.4	Teritoriální projevy .....	47
4.2	HLAVNÍ FAKTORY PROSTŘEDÍ .....	49
4.2.1	Stanovištní parametry.....	49
4.2.2	Porostní profil .....	52
<b>5.</b>	<b>DISKUSE .....</b>	<b>59</b>
5.1	ZÁKLADNÍ POPULAČNÍ PARAMETRY .....	59
5.2	PROSTŘEDÍ, ZDROJE A JEJICH VZÁJEMNÉ VZTAHY .....	61
5.3	VZÁJEMNÉ VZTAHY POPULAČNÍCH PARAMETRŮ A ZDROJŮ .....	62
<b>6.</b>	<b>SHRUTÍ A ZÁVĚR.....</b>	<b>65</b>
<b>7.</b>	<b>PŘEHLED LITERATURY A POUŽITÝCH ZDROJŮ .....</b>	<b>67</b>
	<b>PŘÍLOHY.....</b>	<b>74</b>

# 1. ÚVOD A CÍLE

Bobr evropský (*Castor fiber L.*), představitel teritoriálně a skupinově žijících savců znovu osidluje území ČR a úspěšně tak obývá mnohé její části již od 80. let minulého století. Přestože lze současné populace považovat za stabilní, stále je třeba sledovat a hodnotit základní populační parametry, které společně s klíčovými faktory prostředí mohou rozvinout základní parametry osídlení a mimo jiné pomoci při predikci dalšího vývoje.

Teritoriální chování, jako hlavní projev vnitrodruhové kompetice (WILSON 1971) vybízí bobry k výběru co nejkvalitnějšího území, jež mohou následně aktivně hájit. Vedle kvality je však důležité, jak obsáhlý tento prostor je, resp. na jakých faktorech volba určité velikosti obývaného prostoru závisí. Společně s velikostí teritorií je třeba sledovat i populační hustotu, čili v jakých vzdálenostech od sebe bobři prostor zabírají a co distanci případně vyvolává. V tomto ohledu se zdá být podstatný i faktor abundance, který je reprezentován množstvím jedinců v daném prostoru a s tím související věková struktura sociální jednotky. Svá teritoria bobři velice aktivně hájí umístováním pachových značek (ROSELL 2001), proto i zde se naskytá otázka, co a zda vůbec odráží způsob teritoriálního projevu. Tyto primární populační parametry je potřeba sledovat v kvalitativním i kvantitativním měřítku a determinovat možné vzájemné souvislosti.

Kromě populačních parametrů hrají v životě bobra velkou roli také faktory prostředí, jež obývá, tedy jeho zdroje. Míra kvality obývaného habitatu společně s kvalitní nabídkou potravních zdrojů mohou reflektovat mimo jiné způsob osídlení i celou jejich životní strategii. V tomto směru je třeba specifikovat vegetační nabídku stejně jako typy osidlovaných biotopů a spolu s jejich kvantifikací je následně posoudit na úrovni populačních procesů. Jinými slovy zda a jak spolu souvisí a jaké další parametry je mohou odrážet či vysvětlovat.

V oblastech Českého lesa na Tachovsku a na Soutoku – Podluží na jižní Moravě se bobři vyskytují téměř od začátku jejich znovu osidlování ČR. Obě oblasti zahrnují širokou škálu různorodých biotopů, ty jsou představovány habitaty od zemědělské krajiny a lužních lesů na Soutoku – Podluží po drobné horské a podhorské vodní toky Českého lesa. Je tedy žádoucí výše popsané parametry sledovat právě v různých typech prostředí.

## *Cíle práce*

- Sumarizovat základní populační parametry (početnost, populační hustota, velikost modelových teritorií, teritoriální projevy) na podkladě terénního průzkumu tj. sledování pobytových známek druhu, teritoriálních projevů, odchytů a přímého pozorování v jednotlivých oblastech. Následná příprava dat pro další analýzy.
- Sumarizovat klíčové faktory prostředí (vegetační nabídka, typy obývaných habitatů – landuse, vodní prostředí) opět na základě terénního průzkumu, dříve získaných dat a pomocí mapových podkladů. Tyto data dále zpracovat a připravit jako podklad k dalším analýzám.
- Testovat vlivy populačních procesů na velikost a početnost modelových teritorií a vlivy klíčových determinant prostředí na populační faktory.

Celá problematika pak bude řešena v komplexním měřítku. Vzájemným posuzováním a hodnocením populačních parametrů a faktorů prostředí, na základě výše popsaných dílčích cílů, bude třeba pokusit se vyřešit, čím jsou tyto parametry moderovány a na čem jejich případná variabilita závisí. Tím by bylo možné získat přehled o celkové teritorialitě bobra evropského a zodpovědět, nebo alespoň nastínit čím je tedy jejich teritorialita řízena.

## *Výchozí pracovní hypotézy (v obecné rovině – následně rozváděné a specifikované)*

- Početnost teritorií není závislá na populačních parametrech (denzita).
- Početnost teritorií není závislá na environmentálních parametrech prostředí.
- Délka teritoria není závislá na populačních parametrech.
- Délka teritoria není závislá na environmentálních parametrech prostředí.

## 2. LITERÁRNÍ REŠERŠE

### 2.1 TERITORIALITA

#### 2.1.1 Home range

Užívání domovských okrsků („Home range“) a s nimi spojené teritoriální chování je podstatnou vlastností mnoha druhů (BURT 1943, OSTFELD 1990, ADAMS 2001). Domovský okrsek je jedincům dobře známý, bráněný a často navštěvovaný prostor, ve kterém se pohybují během jejich obvyklých činností (vyhledávání a shromažďování potravy, sdružování se či péče o potomstvo). Jeho velikost a rozsah se může během života jedince měnit v závislosti na mnoha faktorech, stejně tak se mohou jednotlivé okrsky vzájemně překrývat (BURT 1943). U většiny obratlovců tento prostor vzrůstá s tělesnou hmotností a naopak klesá se zvyšující se produktivitou stanoviště (HARESTAD et BUNNELL 1979, LINDSTEDT et al. 1986). Domovské okrsky zvláště pak silně bráněná území mají výrazný dopad na populační hustotu a dynamiku (WANG et GRIMM 2007).

Denzita populace je parametrem odrážejícím stav ekosystému, jeho stabilitu. S nástupem určité disturbance, jejíž odezvou je mimo jiné změna denzity, by jedinci měli být schopni tolerovat změny v denzitě snadněji než změny jejich domovských okrsků. Jedinci tak mohou přežít přeplnění, je-li na prostoru rovnajícím se nebo převyšujícím plochu jejich přirozeného domovského okrsku. Vysoká denzita populace se odrazí ve zmenšení domovských okrsků a naopak. Nicméně takto nucená reakce na změnu prostředí se může projevit vzrůstem počtu neteritoriálních soliterních jedinců, nárůstem migračních procesů, vzrůstem sociálního napětí a intenzivnějším agresivním chováním větších jedinců (MAKARIEVA et al. 2005).

Rozsah domovského okrsku charakteristický nějakému druhu je odvislý od individuality, distribuce a způsobu využívání potravních a jiných zdrojů (DAMUTH 1981). K zajištění adekvátního množství těchto zdrojů musí být užívaná plocha dostatečně velká (MCNAB 1963). Avšak výsledná velikost domovského okrsku není závislá pouze na zdrojích, jejich nabídce a obraně těchto zdrojů, ale souvisí s ní celá řada dalších faktorů jako trofická heterogenita či principy a mechanismy disperze

jedinců (HARESTAD et BUNNELL 1979, LINDSTEDT et al. 1986, KELT et VAN VUREN 1999, BOWMAN et al. 2002).

KELT et VAN VUREN (2001) uvádějí, že plocha domovského okrsku významně souvisí s velikostí i trofickou orientací jejich obyvatel. Carnivoři obývají stejně velké okrsky jako omnivoři obdobné velikosti těla, oproti tomu herbivoři vyžadují okrsky menší. Plocha okupovaná jedincem musí být dost velká k zajištění dostatečného množství zdrojů, což vysvětluje, proč velikost domovského okrsku vzrůstá s velikostí těla a metabolickými požadavky jejich obyvatel v různých taxonech (MCNAB 1963, HARESTAD et BUNNELL 1972).

### 2.1.2 Definice teritoriality a teritoria

Jedním z prvních autorů definice teritoriality je NOBLE (1939). Jeho obecná a nejjednodušší definice popisuje teritorium jako jakékoliv hájené území a teritorialitu pak jako jeden z behaviorálních rysů. Obrana určité pozice a majetku je vlastností typickou pro mnohé živočišné druhy (BURT 1943). Nicméně současné teorie teritoriality jsou definovány pomocí dalších faktorů (sociální vztahy; druh, nabídka a rozložení zdrojů; chování jednotlivých druhů apod.) (MAHER et LOTT 1995).

Každý jedinec se snaží získat nejlepší přístup ke kritickým zdrojům a aktivně je hájit (DAVIES et HOUSTON 1984 in KREBS et DAVIES 1984). Hlavním cílem je získat své výsostné území pro zajištění prostoru k vzniku příštích generací. Teritorialita má tedy podobu jisté soutěže – je důležitou a rozšířenou formou asymetrické vnitrodruhové konkurence. Nastává ve chvíli vzájemného střetu mezi jedinci, kteří se potkají ve vymezeném území, jež aktivně hájí proti vetřelcům rozpoznatelným typem chování (BEGON et al. 1996). Takovému místu se říká teritorium. Je to velmi aktivně hájená část domovského okrsku (DAVIES et HOUSTON 1984 in KREBS et DAVIES 1984). Teritorialita přitom chrání populaci před vyčerpáním potravy a dalších zdrojů, ale také snižuje vliv predace (LAŠTŮVKA et KREJČOVÁ 2000). Zajišťuje tedy regulaci velikosti populace (BEGON et al. 1996), čímž dochází ke stabilizaci její početnosti (LAŠTŮVKA et KREJČOVÁ 2000).

WILSON (2000) definuje teritorium jako území obsazené víceméně výhradně jedinci, či skupinou jedinců pomocí repulzivního chování projevujícího se zvýšenou agresivitou nebo ochrannými signály. Z ekonomického hlediska jde o oblast, kterou zvíře využívá výhradně bez ohledu na prostředky, jimiž řídí své soukromí.

Nemalou roli ve vzorcích teritoriálního chování hraje také rozdílnost pohlaví. Samci soutěží o samice, samice o zdroje, to je obecně přijatelné paradigma behaviorální ekologie savců. Teritorialita u samic je podmíněna především získáním potravy ke zvýšení reprodukčního úspěchu (OSTFELD 1990). Jejich teritoriální projevy jsou patrné nejvíce v období výchovy potomstva s nejhojnější potravní nabídkou než například během zimního nevýchovného období s omezenějšími zdroji potravy (WOLFF 1993). Avšak lze říci, že načasování agrese samic savců je spojeno spíše s obdobím kojení než samotnou distribucí a nabídkou potravy (WOLFF et PETERSON, 1998). Jelikož u většiny savců se samci nezapojují do výchovy potomstva, jejich reprodukční úspěch je omezen převážně na přístup k samici než ke zdrojům (OSTFELD 1990).

Obecné teorie však v sobě zahrnují širokou škálu různých typů území, ekologických faktorů a především pak odlišnosti celých taxonomických skupin. Záleží tedy na aplikaci obecných teorií teritoriality v té které sledované skupině živočichů.

Dle DAVIESE in KREBS et DAVIES (1978) teritoriální druhy brání pouze to, co je ekonomicky obhajitelné z hlediska okamžitých nákladů a přínosů, což je obecně přijatelné pro krátkodobá teritoria. Naopak druhy s dlouhodobými teritorii musí obhajovat větší množství zdrojů po většinu roku, než jen nezbytnou část určenou k okamžité spotřebě (PATTERSON 1980).

### **2.1.3 Jak velké teritorium?**

BROWN (1964) jako první v rámci studia teritoriality definuje pojem ekonomická obhajitelnost. Očekává, že se jedinec snaží uhájít co možná největší množství zdrojů, důležitých k maximalizaci reprodukce, tedy zachování druhu, avšak na co nejmenším prostoru. V závislosti na této schopnosti je teritorialita adaptací agresivního chování jedinců v různých podmínkách konkurence.

Obrana zdrojů přináší určité náklady (energetický výdej, riziko konfliktu a poranění při hájení území apod.) stejně jako přínosy (prioritní přístup ke zdroji). Teritoriální chování by mělo být jedincem upřednostňováno kdykoliv jsou přínosy ze získání zdroje větší než náklady (BROWN 1964). Evoluční modely předpovídají, zda by k teritoriálnímu chování mělo docházet či ne a pokud ano jak velké by mělo území být, bude-li založeno převážně na optimálnosti nákladů a přínosů (cost/benefit) a s tím spojené množství, rozmístění a obnovitelnost zdrojů (OSTFELD 1990).

Typickým znakem pro teritoriální druhy je vynakládání energie na hlídkování a upozorňování na svá teritoria. Avšak tyto energetické náklady musí být převýšeny užitekem. Velká nabídka zdrojů láká více vetřelců, čímž se zvyšují i náklady na obhájení teritoria. Naopak při menším množství zdrojů, čas obětovaný ke střežení teritoria s dostatečným množstvím zdrojů, by vytvářel neúměrné náklady. Podobně je na tom i rozmístění jednotlivých zdrojů v prostoru. Pravidelné rozmístění je nákladné na střežení, ale pokud se vyskytují v menších oddělených místech, tyto náklady budou redukovány. Výnosy z rychleji obnovovaných než spotřebovávaných zdrojů jsou zanedbatelné, avšak z opožděně obnovených budou výnosy ze zachování přístupu k nim obrovské (DAVIES et HOUSTON 1984 in KREBS et DAVIES 1984).

Vnitrodruhové rozdíly ve velikosti a tvaru teritoria mohou mít značný vliv na populační strukturu a dynamiku. Tradiční teoretické přístupy studia velikosti teritorií jsou založeny převážně na modelech optimality, které analyzují reakce obyvatel na obhajobu z hlediska nákladů a přínosů. Tyto modely ukazují, že obyvatelé teritorií přizpůsobují své chování podle pravidel nežádoucích vstupů konkurentů a dostupnosti potravy (MACLEAN et SEASTEDT 1979, DAVIES 1980, HIXON 1980, SCHOENER 1983). Nicméně je důležité nahlížet na problematiku teritorií i z dalších hledisek, například z pohledu interakcí mezi sousedními jedinci (ADAMS 1990), kdy velikost a tvar teritorií mohou být určovány tlakem na hranicích a vzájemnými vztahy mezi jedinci (ADAMS 2001). Pokud jsou teritoria hájena sociální skupinou, velikost této skupiny může předpovídat velikost samotného teritoria (MACDONALD 1983).

Druhým alternativním přístupem je pohled na teritorium jako výsledek interakcí mezi původními obyvateli a potenciálními osadníky, kteří se pokoušejí získat dané území. Právě interakce mezi těmito skupinami mohou mít vliv na velikost teritoria. V otevřeném území zabírají jedinci teritoria postupně. Primární obyvatelé mohou své chování strategicky přizpůsobit vůči konkurentům a tím jim odepřít vstup. Jednou z možností je například obrana mnohem většího území, než je upřednostňováno, právě z důvodu zabránění vstupu konkurenta v intersticiálních oblastech (BURGER 1981). Postupně přibývajícím jedincům mohou zakládat teritoria tak blízko k sousedním teritoriím, že pozdější nájezdníci již nebudou schopni najít a osídlit dostatečný prostor mezi nimi (Getty 1981, STAMPS et KRISHNAN 1990).

#### **2.1.4 Teritorialita bobra**

Pro bobry, kteří většinu svého života stráví v malých uzavřených skupinách, tzv. rodinách (BRADT 1938) je právě teritoriální chování jedním z hlavních projevů jejich

vnitrodruhové kompetice (WILSON 1971). Všichni členové této sociální jednotky velmi silně hájí své osidlované území, tedy teritorium (ALEKSIUK 1968).

### *Teritoria a domovské okrsky bobra*

Pohlaví, věk, sociální organizace jednotlivců v rodině, typ habitatu či sezónní omezení jsou jedny z hlavních faktorů, na nichž závisí volba domovského okrsku ale i umístění samotného teritoria (BAKER et HILL 2003). Právě v závislosti na těchto faktorech je popsána jejich proměnlivost v čase. Během léta kdy je samotná rodičovská péče soustředěna poblíž bobřích obydlí, může být velikost hájeného území snížena. S postupně přicházející nezávislostí mladých jedinců během podzimu se opět může velikost domovského okrsku zvyšovat a naopak zase během zimy v souvislosti s vyšším množstvím ledu může být domovský okrsek opět omezen (WHEATLEY 1997).

ROSELL et HERR (2004) uvádějí velikost teritoria bobra evropského (*Castor fiber*) v rozmezí 1,38 – 4,43 km, což se víceméně shoduje s jinými autory (FUSTEC et al. 2001, CAMPBELL et al. 2005). Nicméně samotný údaj o velikosti je závislý na různých faktorech a je třeba brát v úvahu např. původ populace (původní či reintrodukovaná), samotný druh bobra a hlavně potravní nabídku a typ stanoviště. Jelikož s klesající potravní nabídkou nepřímo úměrně roste i velikost hájeného území (FUSTEC et al. 2001). FUSTEC et al. (2001) uvádí přímou závislost velikosti domovského okrsku na vegetačním pokryvu, zvláště pak na břehových vrbových porostech, jež tvoří podstatnou část jejich stravy.

### *Obrana teritorií*

Způsob obranného chování bobrů vychází mimo jiné z jejich životní strategie. Díky neschopnosti dálkové akustické komunikace a převážně noční aktivitě, která bobrům neumožňuje využití komunikace vizuální, jsou signály mezi jedinci předávány olfaktoricky (WILSON 1971). Tento typ komunikace EISENBERG et KLEIMANN (1972) definují jako proces, při němž je chemický signál vytvořen předpokládaným odesílatelem a zpravidla vzduchem pak předáván předpokládanému příjemci, který pomocí odpovídajících receptorů může signál identifikovat, vyhodnotit a behaviorálně či fyziologicky na něj reagovat. Jako olfaktorický signál využívají bobři pachové značky (scent marks), které hrají důležitou roli ve vymezení a obraně teritoria (ROSELL 2001).

Nejčastěji jsou značky umístovány poblíž hranic (RICHARD 1967, ROSELL et NOLET 1997, ROSELL et al. 1998), tímto způsobem je jedinec při vstupu do cizího teritoria okamžitě informován, že toto území je již okupováno (ROSELL et al. 1998).



Opačného názoru je NITSCHÉ (1985), jež uvádí, že bobří intenzivněji značí centrální část teritoria, než její periferii. Podstatně více pachových značek je kladeno proti proudu toku, než po proudu, což pravděpodobně vychází z faktu častějšího rozptylu migrantů právě směrem po proudu (ROSELL et al. 1998, ROSELL 2001). Nejintenzivnější aktivitu ve značení bobří projevují v období jara a počátkem léta, kdy dochází právě k migraci subadultních jedinců (ROSELL et NOLET 1997, ROSELL et al. 1998). Nicméně pokud povrch není zcela pokryt ledem, bobří jsou schopni být naprosto mobilní během celého roku (PAYNE 1984). Avšak během zimního období je výskyt pachových značek sporadický a koncentrován je převážně jen na hranicích teritoria, čímž bobří pravděpodobně maximalizují efekt procesu značení v období, kdy je jejich energie a čas soustředěna hlavně k přípravě na zimu (např. obstarání zásoby potravy) (ROSELL 2001).

Bobří disponují dvěma páry orgánů užívajících k pachovému značení castorální vaky a anální žlázy (WALRO et SVENDSEN 1982, VALEUR 1988). Anální žlázy jsou holokrinní sekreční žlázy, zatímco castorální vak je jednoduše kapsa pokrytá vrstvou nesekrečního epitelu, obě ústí do pseudokloaky (SVENDSEN 1978). Vytvoření pachové značky provádí bobří umístěním castorea anebo výměšku směsi análních žláz (AGS) na malou hromádku tvořenou bahnem, vegetací a dalším materiálem na okraji vodní plochy (WILSON 1971, ROSELL et NOLET 1997, ROSELL et al. 1998). ROSELL et SUNDSDAL (2001) poukazují na větší výskyt castorea než AGS. Ten je dle nich uložen na všech pachových značkách, což vede k názoru, že právě castoreum je hlavním signálem obrany.

Přítomnost pachové značky s castoreem neteritoriálních soliterních jedinců obvykle vyvolá teritoriální odpověď obyvatele daného teritoria (SCHULTE 1998), ten se pak snaží maskovat cizí zápach ničením a opětovným značením (ROSELL et al. 2000). To však neplatí u castorea člena vlastní rodiny (SCHULTE 1998). Takový model chování je určitým teritoriálním projevem i mnoha jiných druhů.

Při obraně teritoria hraje určitou roli také konkrétní jedinec, vůči kterému obyvatel teritoriální chování vykazuje. ROSELL et BJØRKØYLI (2002) uvádějí, že bobří jsou schopni rozeznat pach svých blízkých sousedů od pachů cizích vetřelců a rozlišně na ně reagovat. K cizí pachové značce (castoreu i AGS) projevují podstatně silnější a agonističtější chování. Lze tedy říci, že se u bobrů projevuje tzv. dear enemy phenomenon (ROSELL et BJØRKØYLI 2002), čímž je podpořena obecná hypotéza, že jedinci žijící ve víceúčelových teritoriích snižují náklady na jejich obranu mimo jiné snížením agrese vůči známým, povětšinou sousedním obyvatelům (TEMELES 1994).

## *Disperze a teritoria*

Nová teritoria jsou zakládána mladými migranty, kteří hledají nový neobydlený prostor (SUN et al. 2000). Rozptyl subadultních jedinců jako primární mechanismus populační expanze obvykle probíhá u dvouletých jedinců, kteří již dovršili pohlavní dospělosti. Mladí bobři opouštějí rodinu v pozdní zimě a začátkem jara, což může souviset s periodou plodnosti dospělých samic a stejně tak koincidovat s obdobím tání sněhu a jarních dešťů, tedy s vyšší hladinou vodního toku (SVENDSEN 1980).

I u bobrů platí obecně aplikovatelné pravidlo preference k lepšímu stanovišti, nejprve jsou osidlovány bohaté habitaty, dokud jsou k dispozici, pak teprve přecházejí na zábor habitatu chudšího (Nolet et Rosell 1994 ex FRETWELL et LUCAS 1970). To platí převážně v oblastech vysoké denzity bobrů, v takových podmínkách se mladí jedinci pokouší osidlovat i méně kvalitní habitaty (DESTEFANO et al. 2006).

Vzdálenost podobně jako směr přirozené disperze je různý a převážně závisí na umístění neobydlené lokality. DESTEFANO et al. (2006) odhaduje průměrnou dispergovanou vzdálenost pro subadultní jedince na 4,5 km podél vodního toku, přičemž většina z pohybů se uskutečňuje v období od dubna do června. Bobr se pohybuje po proudu či proti proudu vodním tokem, avšak mezi jednotlivými toky je schopen i přesunů po souši (BAKER et HILL 2003). Téměř tři čtvrtiny jedinců dávají přednost pohybu po proudu, více jak třetina migrantů se stěhuje do sousedních teritorií a co se týče pohlaví, samice migrují na větší vzdálenosti než samci (SUN et al. 2000).

## **2.2 POPULACE**

### **2.2.1 Sociálně žijící druhy**

Ekologické, demografické a behaviorální restriktce mohou mít vliv na sociální a prostorovou strukturu uvnitř skupiny sociálně žijících druhů. A tak flexibilita behaviorální odezvy v různých podmínkách prostředí, ale i dostupnost zdrojů mohou nepřímo ovlivnit samotnou abundanci druhu (HUTCHINGS et WHITE 2000).

PALPHRAMAND et al. (2007) ukazuje ve své studii, že v podmínkách nízké až střední denzity je pro Jezevce lesního (*Meles meles*) nejdůležitějším faktorem odrážejícím abundanci dostupnost zdroje potravy, která se v mnohých případech zdála být důležitější než příležitost k páření (jako jeden z limitujících faktorů).

Vysvětlením, proč se jedinci formují do skupin, mohou být mimo jiné samotné výhody skupinového způsobu života. Zvýšená schopnost uniknout predátorovi, kooperativní lov či alloparenting mohou jedince vést k agregaci i za podmínek značných nákladů, které členství vyžaduje (sdílení potravy a společníků) (ALEXANDER 1974).

## 2.2.2 Sociální organizace bobrů

Uzavřená sociální jednotka bobra evropského, nazývaná rodina, se skládá z monogamního rodičovského páru se současnou generací potomků, ale i s potomky z předešlého chovného období (BRADT 1938, WILSON 1971, SVENDSEN 1980). Párující se dospělí jedinci tvoří dlouhodobé páry a oba členové se podílí na stavební činnosti, získávání potravy i obraně teritoria (SVENDSEN 1980, SUN 2003 in REICHARD et BOESCH 2003), k jejich rozdělení dochází většinou až úmrtím jednoho z dvojice (SVENDSEN 1989). Mezi bobry, v rámci jedné rodiny, je patrné silné sociální spojení, přestože každý jedinec individuálně vyhledává potravu, staví obydlí, hráze a zimní zásobárnu (WILSON 1971). Z přímé spolupráce WILSON (1971) pozoroval pouze vzájemnou péči.

BRADT (1938) uvádí průměrné množství bobrů jedné skupiny na 5,1, přičemž je patrné, že i přes dostatek potravy počet nepřesáhne 14 jedinců v jedné skupině. Naproti tomu WILSON (1971) předkládá možnost i vyššího množství než 15, což ovšem lze pozorovat jen v ojedinělých případech. SVENDSEN (1980) rozlišuje průměrný počet bobrů dle ročního období. Během zimy, kdy je rodina kompletní, je ve skupině průměrně 5,85 jedince, kdežto po disperzi se hodnota snižuje na 4,09. Dále vymezuje hodnotu 98 % přeživších nových jedinců do dalšího léta. Poměr pohlaví všech bobrů v populaci se pohybuje téměř na padesáti procentech pro obě pohlaví, SVENDSEN (1980) uvádí poměr 49 : 51 ve prospěch samic.

## 2.2.3 Populační charakteristiky

Mezi hlavní faktory určující vývoj populace, čili vývoj početnosti populace a její rychlost, patří natalita, mortalita a disperse jedinců (LAŠTŮVKA et KREJČOVÁ 2000).

CAUGHLEY et KREBS (1983) tvrdí, že malí savci (< 30 kg) si do jisté míry vyvíjejí vlastní (vnitřní) mechanismy regulace populace, zatímco u velkých savců (> 30 kg) se očekává spíše regulace ze strany vnějších faktorů, tedy prostředí. Vnitřní regulační mechanismy, jako rozptyl či reprodukční inhibice, jsou řízeny behaviorálně a regulují populaci ještě před příchodem vnějších faktorů (ERB et al. 2001). Pokud populace

nemá vnitřní regulační mechanismy lze očekávat její vzrůst až do úplného využití zdroje nebo do doby, kdy vnějšího faktor (počasí, predátor či nemoc) začne hustotu zase zmenšovat (CAUGHLEY et KREBS 1983).

### *Populační denzita*

Hustota neboli denzita populace kolísá časoprostorově. Mezi faktory, které mají vliv na výkyvy v denzitě populace bobra, patří kvalita vodního prostředí, vhodnost habitatu, dostupnost nových potenciálně obydlených území, doba osídlování habitatu vzhledem k nabídce v dostupnosti zdrojů, epizootická onemocnění, predatorní tlak, teritorialita, ale i třeba exploatace bobrů a jeho habitatu člověkem (BAKER et HILL 2003). Denzita bobrů je limitována jejich teritorialitou, nově přichozím bobrům je zamezován vstup agresivními obyvateli na již obsazené teritorium (NOLET et ROSELL 1994).

### *Rozmnožování*

U bobrů se nevyskytuje pohlavní dimorfismus, mezi oběma pohlavími nejsou viditelné žádné externí odlišnosti. Pohlavní dospělosti bobři dosahují ve věku 1,5 - 2 let. K rozmnožování dochází v lednu a po období březosti, které trvá přibližně 105 dní, samice v dubnu až červnu porodí dva až pět potomků (WILSON 1971). Novorozená mláďata váží 0,3 - 0,7 kg (WILSON 1971 ex LAVROV 1954), která jsou matkou kojena po dobu tří měsíců a již ve dvou měsících pomalu opouští úkryt (WILSON 1971).

Během období páření, od zimy do jara je pohyb bobrů omezen na blízké okolí obydlení (BERGERUD et MILLER 1977), poblíž kterého mají nashromážděnou potravou z předešlého podzimu. Vzhledem ke způsobu života bobrů by hledání dalších příležitostí k páření, bez stálého obydlení během tohoto období, bylo pro bobry příliš riskantní. Proto alternativní reprodukční strategie (jako toulání) často pozorované u jiných savců, nejsou pro bobry vhodnou volbou, zvláště pak ve vyšších nadmořských výškách, kde jsou okolní stanoviště hluboce zamrzlá (SUN 2003 in REICHARD et BOESCH 2003).

### *Mortalita*

Obvykle je úmrtnost odhadována jako konstantní rychlost v mnoha (či všech) věkových třídách. Ve skutečnosti vzor mortality během života savců je rozložen do počátečního období vysoké úmrtnosti mladistvých následované obdobím s relativně nízkou mortalitou a zakončen rostoucí úmrtností v období stárnutí (CAUGHLEY 1966).

Díky stálému habitatu jsou bobří vystaveni predačnímu tlaku jak během krmení na souši, tak v jejich norách (NOVAKOWSKI 1965). Predace vlka, rysa či medvěda může být v některých populacích významným faktorem mortality (DESTEFANO et al. 2006), nicméně úmrtnost v jejím důsledku je spíše oportunistem a pravděpodobně ani není limitujícím faktorem pro bobří populace (BAKER et HILL 2003). Asi největší podíl na úmrtnosti mají nemoci, parazité, hladovění a nevyhnutelné nehody (NOVAKOWSKI 1965).

Nejvyšší mortalita u bobrů je od narození do půl roka života, další rok a půl je úroveň nízká. Změna v počtu úmrtí nastává v době disperze a zakládání nového teritoria a rodiny, která trvá další dva roky. Po usazení dospělých bobrů se mortalita opět snižuje a po dalších šest let je nízká. S přicházejícím stářím se úmrtnost samozřejmě opět zvyšuje (PAYNE 1984). DeStefano et al. (2006) konkretizuje úmrtnost, kdy v 78 % známých úmrtí se jednalo o mladé jedince.

### *Disperze*

CLOBERT et al. in CLOBERT et al. (2001) dělí pohyb jedinců na dva typy. Vrozenou disperzi, kterou definuje jako pohyby mezi rodným územím či sociální skupinou a místem či sociální skupinou, kde dochází k prvnímu rozmnožování a disperzi za účelem rozmnožování.

U teritoriálních druhů rozhodnutí šířit se a osidlovat může být výsledkem interakcí mezi rezidenty a přistěhovalci (KREBS 1978). CLUTTON-BROCK et al. (1998) ukazují, že dominantní členové skupinově žijících savců mohou kontrolovat členství podřízených ve skupině, znemožnit přijetí do skupiny nebo i členy ze skupiny vypudit. Dominantní členové pak ovlivňují rozhodnutí jiných členů dispergovat.

Disperze mladých jedinců je primárním mechanismem populační expanze (BAKER et HILL 2003). Během léta se začínají roční potomci od rodičů separovat a vyhledávat potenciálního partnera a nové teritorium, aby následující jaro mohlo dojít k rozmnožování (WILSON 1971). Avšak k dispersi jednoletých potomků dochází zřídka, jen u 14 % jedinců. Častěji se vrozená disperze projevuje u dvouletých jedinců (64 %), zbylé množství pak tvoří starší potomci, maximálně však do tří let. Kromě přirozené (vrozené) disperze se objevuje také sekundární, která je spojena s výběrem vhodnějšího teritoria (SUN et al. 2000). SUN et al. (2000) dále uvádí, že samice migrují až na dvojnásobně větší vzdálenosti než samci. A právě samci častěji inklinují k sekundární disperzi a výběru bližších sousedních teritorií. Tendence samic

dispergovat na delší či stejné vzdálenosti jako samci je častá právě u monogamních druhů (DOBSON 1982) (viz kap. 2.1.4 Disperze a teritoria).

Nicméně k určitému pohybu nedochází jen v době disperze mladých jedinců. Pohyb rodiny mezi jednotlivými místy v rámci teritoria, občasné vyjíždky jednoletých potomků, či pohyb dospělých jedinců, vyvolaný např. úmrtím partnera jsou dalšími důvody k pohybu bobrů (BERGERUD et MILLER 1977).

### *Dynamika početnosti populace*

Změny v denzitně populace, vyvolané primárně disperzí subadultních bobrů z rodných teritorií za účelem založení nové kolonie, jsou průkopnickou fází populačního růstu v bobry neobsazených habitatech (NOVAKOWSKI 1965).

Jak vyplývá z preferencí osidlování nejprve lepších habitatů, bobři se při šíření v rámci povodí musí za lepším habitatem pohybovat na dlouhé vzdálenosti, právě tento druh šíření je mnohem rychlejší než samotná expanze populace. Rychlé šíření v oblasti je následováno rychlým růstem populace. V případě výskytu překážek v povodí (hráze, zemědělské půdy apod.) může v důsledku bariérového efektu docházet k silné izolaci (HALLEY et ROSELL 2002).

Po rekolonizaci, kdy je početnost populace nízká, následuje ještě před rychlým růstem populace tzv. počáteční lag (zpomalená) fáze populačního vývoje. Vysvětlením této počáteční stagnace může být snížená schopnost jedinců, na novém, rozsáhlém a neobydleném území, vzájemně se vyhledat (HARTMAN 1994).

Populace bobrů vykazují klasický model populační exploze se zpomaleným růstem po fázi rychlé expanze (HALLEY et ROSELL 2002). HARTMAN (1994) zmiňuje, že k významnému poklesu populačního růstu dochází přibližně ve 34. roce od první kolonizace, k tomuto poklesu mimo jiné začne docházet, pokud jsou již obsazené či dokonce vyčerpané i méně preferované okrajové oblasti (HALLEY et ROSELL 2002). Pravděpodobně je tedy šíření populace limitováno dostupností převážně potravního zdroje a z toho vyvozené paradigma vzájemného působení dynamiky populace druhu s dynamikou samotného zdroje (BERGERUD et MILLER 1977).

## 2.3 ZDROJE

Velikost bobří rodiny vykazuje pozitivní korelaci s kvalitou habitatu, v okrajových na zdroje chudších lokalitách bobří rodiny tíhnou k utváření menších skupin s častější potřebou přesídlení (SUN 2003 in REICHARD et BOESCH 2003 ex SUN nepub. data). Proto se zdroje potravy zdají být limitující. Buďto není dostatek potravy, nebo bobří musí zkrátit dobu osídlení lokality, zvláště pak pokud ve stejné oblasti žije příliš početná rodina (SUN 2003 in REICHARD et BOESCH 2003).

### 2.3.1 Vliv denzity zdrojů na sociální skupiny

Jistou roli ve výběru skupinového života hrají i zdroje a to sice do jaké míry jejich dostupnost ovlivňuje skupinové chování. S čímž je spojeno i výše popsané teritoriální chování. Teritoria nejsou konstruována náhodou, protože ani zdroje (jako jídlo, voda, úkryty) se v prostředí nevyskytují náhodně (JOHNSON et al. 2002).

Zvýšení celkového množství zdrojů vede ke zvyšování kvality habitatu, což má za následek zvyšující se denzitu (REISS 1988). Pokud jsou zdroje heterogenní v prostoru i čase, život ve skupině může být méně nákladný, jak by se očekávalo bez ohledu na to, zda jedinci z takového způsobu života získávají přímé výhody. Stejně tak zvýšení v průměrné hustotě zdrojů nemusí vést ke zmenšení teritoria, poněvadž i větší plochy obsahují časovou a prostorovou variabilitu těchto zdrojů (JOHNSON et al. 2002). Jde tedy o charakter dostupnosti zdrojů v prostoru a čase, který ovlivňuje velikost skupiny a může připustit život ve skupině. Ten je obecně aplikovatelný na mnoho sociálně žijících druhů (MACDONALD 1983). Jedním z modelů zabývajících se vznikem a predikcí vztahů mezi distribucí zdrojů a sociálními vztahy je hypotéza rozptylu zdrojů (the resource dispersion hypothesis - RDH) (CARR et MACDONALD 1986).

### 2.3.2 Potravní nika bobra

Bobří jako výhradní býložravci konzumují velké množství dřeva a submerzních rostlin pokud jsou dostupné (SUN 2003 in REICHARD et BOESCH 2003). Přestože bobří preferují opadavé stromy, zvláště pak topoly (*Populus* spp.), vrby (*Salix* spp.) případně olše (*Alnus* spp.), může ve výjimečných situacích docházet i ke konzumaci jehličnanů (WILSON 1971). Složení potravy se však značně liší dle oblasti výskytu, stavu vodní hladiny a ročního období. Především v letních měsících jsou preferovány byliny nepřeborné druhové rozmanitosti (HEIDECHE 1989). Podstatnou složku bylinné stravy

tak tvoří nejčastěji velmi produktivní submerzní rostliny či suchozemská vegetace složená z vysoce nutričních druhů. Často jsou privilegovány druhy vegetace raného sukcesního stádia, které se za výborných slunných podmínek nejlépe regenerují (FRYXELL 2001).

Na konci vegetačního období bobr přechází spíše k dřevinnému složení potravy a začíná si vytvářet zimní zásobárny, které jsou tvořeny na hromady ukládanou vegetací, jež je během zimy postupně doplňována (HEIDECKE 1989). Velké stromy jsou káceny právě v zimních obdobích a brzy na jaře (WILSON 1971), slouží pak jako další forma zásobárny (HEIDECKE 1989).

Ačkoli preferované dřeviny jsou poměrně hojné a bohatě zastoupené, jejich kůra má nízkou nutriční hodnotu. SUN (2003) in REICHARD et BOESCH (2003) uvádí hodnotu 0,7 - 0,9 kg topolu osiky (*Populus tremula*) jako ekvivalentní množství k dennímu potřebnému energetickému příjmu bobra. Nicméně bobři musí konzumovat větší množství nízkoenergetických rostlin k udržení jejich růstů. Relativně poměrně rozložené potravní zdroje a jejich nízká nutriční hodnota společně s nízkou hybností, omezují velikost bobří skupiny až na samotnou rodinu (SUN 2003 in REICHARD et BOESCH 2003).

GALLANT et al. (2004) ve své práci zkoumají vliv kvality habitatu, konkrétně dostupnost zdroje potravy, na potravní chování bobrů. Výsledky naznačují, že v podmínkách vysoce kvalitních stanovišť si bobři vzdálenější potravní zdroje volí sice méně, avšak dávají přednost větším a druhově preferovanějším stromům. Jejich selektivita se mění právě s rostoucí vzdáleností od vodního zdroje. Naopak v podmínkách méně kvalitních habitatů je selektivita zmenšena. Což se shoduje s potravní teorií centrálního místa (Central place foraging theory- CPT) (ORIANI et PEARSON 1979 in HORN et al. 1979), týkající se potravního chování zvířat, konkrétně sběru potravy a návratu k více či méně pevnému centrálnímu bodu, kterým může být hnízdo, úkryt či právě vodní plocha.

Jelikož v bobrem okupovaných lokalitách je energetický příjem vyšší než v neobydlených územích, BELOVSKY (1984) očekává, že abundance bobrů je funkcí energetického příjmu, který je primárně determinován na území dostupným množstvím dřevinné vegetace.

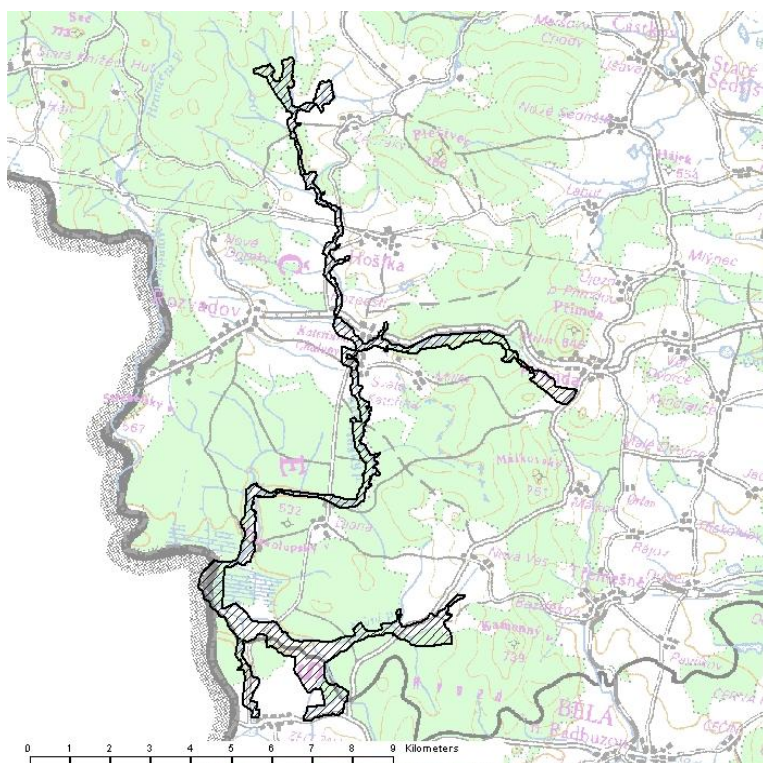


## 3. METODIKA

### 3.1 POPIS OBLASTÍ

#### 3.1.1 Centrální část Českého lesa

Součástí centrální části CHKO Český les je Evropsky významná lokalita (EVL) CZ0323151 Kateřinský a Nivní potok (dále CL). Oblast je tvořena nejvýznamnějším



Obr. 1: Lokalizace ELV Kateřinský a Nivní potok (zdroj: [http://www.nature.cz/natura2000/narizeni\\_vlady/CZ0323151.html](http://www.nature.cz/natura2000/narizeni_vlady/CZ0323151.html))

vodním tokem této části CHKO - Kateřinským potokem spolu s přítokem Žebráckého potoka v délce cca 16 km, tekoucí ve směru S - J. Dalšími v oblasti zahrnutými přítoky jsou Václavský a Nivní (posléze Farský a Železný) potok tekoucí SZ směrem (OBR. 1). Území o rozloze téměř 980ha se nachází v kontinentální biogeografické oblasti s nadmořskou výškou od 498 do 708 m n. m (AOPK 2006a).

#### *Klimatická a hydrologická charakteristika*

Většina území vodních toků a přilehlých údolních niv EVL spadá do klimatické oblasti MT3 (mírně teplá 3), podhůří samotného Českého lesa patří do oblastí MT9, MT5 a MT4, pouze polohy nad 700 m n. m. lze dle klasifikace klimatických oblastí ČR zařadit do klimatu chladného (HOSTÝNEK et TOLASZ 2005 in DUDÁK 2005). Průměrná roční teplota vzduchu dosahuje na území ČL 5 - 7 °C s průměrným ročním úhrnem srážek 700 až 900 mm (ZAHRADNICKÝ et al. 2004).

Okolní území této oblasti je odvodňováno Kateřinským potokem, voda je odváděna zpočátku jako levostranný přítok do řeky Naab a dále pak do Dunaje (TESAŘ 2005 in DUDÁK 2005). Mnohé vodní toky původně pstruhového charakteru s tvrdým dnem byly v minulosti napřímené a regulované zahloubením pod terén a zkrácením. V důsledku toho došlo ke změně splaveninového režimu i charakteru některých úseků. Nejvíce je tímto způsobem postižen Nivní potok. V horních úsecích Žebráckého a Farského potoka byly vybudovány rybníky (např. Žebrácký, Horní, Železný rybník) (AOPK 2006a).

### *Distribuce a druhová nabídka zdrojů*

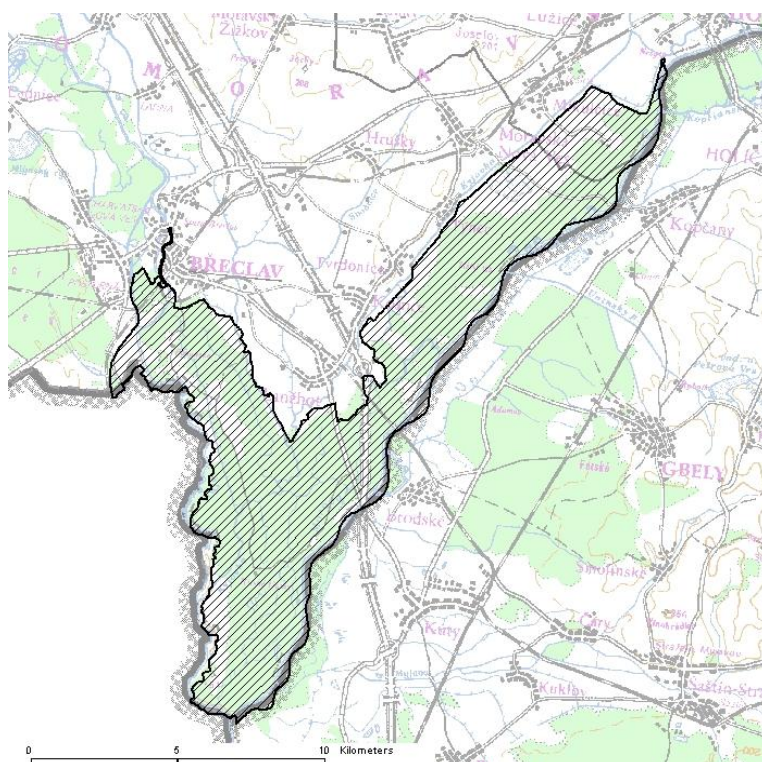
V celé oblasti Tachovska převládají kyselé až silně kyselé hnědé půdy. Ve sledovaném území se vyskytuje glej typický (pseudoglejový, organozemní), který se zde vytvořil na nevápnitých deluviálních a deluviofluviálních sedimentech. Z hlediska fytogeografického členění vegetace náleží území mezofytiku, dle potenciální přirozené vegetace bylo území pokryto především acidofilními bučinami a v silně podmáčených polohách se zřejmě přirozeně vyskytovaly rohozcové a rašelinné smrčiny (ZAHRADNICKÝ et al. 2004).

Na sledovaných lokalitách je nejčastěji zastoupen biotop smíšených jasanovo - olšových lužních lesů s dominantní olší lepkavou (*Alnus glutinosa*) nebo jasanem ztepilým (*Fraxinus excelsior*), v prosvětlených místech ve stromovém patře se vyskytuje vrba křehká (*Salix fragilis*) a místy, bobrem často preferovaný, topol bílý (*Populus alba*) či bříza bělokorá (*Betula pendula*). Keřové patro je tvořeno zmlazenými dřevinami patra stromového, v bylinném patře pak převažují vlhkomilné lesní druhy (NEUHÄUSLOVÁ et CHYTRÝ 2010 in CHYTRÝ et al. 2010).

Oblast ČL se nachází v lesnaté poměrně málo obydlené části Českého lesa. Okolí Nivního potoka je zemědělsky využíváno, především pak jako pastviny a část jeho nivy byla v minulosti zalesněna převážně jehličnatými dřevinami (AOPK 2006a). Ve zbylé části jeho nivy, kdysi zemědělsky využívané, se rozšířily druhy dřevin preferovaných právě bobrem (vrby, topoly a olše). V lesních částech horního úseku Kateřinského potoka je převážně smrkový kulturní les, v jeho nelesní části nivy převažují chrasticové porosty s podmáčenými olšinami, v dolním úseku tohoto toku se nachází bývalé zemědělské pozemky a zrašelinělé plochy. Přirozený stav vodních toků je víceméně pozměněn v pastviny a kulturní lesy.

### 3.1.2 Soutok – Podluží

EVL CZ0624119 Soutok - Podluží (dále SP) je rozsáhlým komplexem lužních



Obr. 2: Lokalizace ELV Soutok – Podluží (zdroj: [http://www.nature.cz/natura2000/narizeni\\_vlady/CZ0624119.html](http://www.nature.cz/natura2000/narizeni_vlady/CZ0624119.html))

lesů a luk ležící v jižní části Dolnomoravského úvalu, mezi obcemi Břeclav, Lanžhot, Kostice, Tvrdonice, Týnec, Mikulčice a řekami Morava a Dyje, které zde tvoří státní hranici (OBR. 2). Území o rozloze téměř 9700 ha spadá do biogeografické oblasti panonské nacházející se v nivě Moravy a Dyje. Charakteristický reliéf říční nivy dotváří četné meandry, tůňe a mrtvá říční ramena (AOPK 2006b).

Nadmořská výška oblasti se pohybuje v rozmezí 146 - 166 m n. m. Nejnižším místem je soutok řek Moravy a Dyje (AOPK 2007).

#### *Klimatická a hydrologická charakteristika*

Území se nachází v teplé klimatické oblasti T4, která je zde charakterizována průměrnou roční teplotou vzduchu 9° - 10°C s průměrným ročním úhrnem atmosférických srážek v rozmezí 500 až 550 mm. Území spadá do povodí obou velkých řek Moravy a Dyje. Do Dyje zde zprava přitéká řeka Kyjovka a zleva potok Včelínek. Dyje pak ústí zprava do Moravy, která zde tvoří státní hranici mezi ČR a Slovenskem a mezi Slovenskem a Rakouskem. Soutokem Morava opouští území ČR a míří do Dunaje (MACKOVIČ 2007).

#### *Distribuce a druhová nabídka zdrojů*

Dle fyto geografického členění se území SP nachází v Dyjsko - svrateckém úvalu, nejčastěji jsou zastoupeny fluvizemě doplněné gleji a stagnogleji (MACKOVIČ 2007).

Nejvíce je ve sledovaném území zastoupeno stanoviště smíšených lužních lesů s biotopem tvrdých luhů nížinných řek, ten je tvořen třípatrovými jilmovými a topolovými doubravami a jaseninami, na vlhčích místech je častý výskyt olše lepkavé a topolu černého (*Populus nigra*). Na jižní Moravě dominuje v mnoha porostech jasan úzkolistý (*Fraxinus angustifolia*) s příměsí topolu bílého a topolu šedého (*Populus x canescens*). Keřové patro je tvořeno převážně zmlazenými dřevinami stromového patra, bylinné patro je druhově bohaté s převažujícími vlhkomilnými až mezofilními druhy (NEUHÄUSLOVÁ et CHYTRÝ 2010 in CHYTRÝ et al. 2010). Dalším významným biotopem je měkký luh nížinných řek, jde o většinou světlé vícepatrové lesní porosty s dominantní vrbou bílou (*Salix alba*) a topolem bílým, méně s jasanem úzkolistým v horní etáži.

Porosty se vyskytují fragmentárně v nejbližším okolí toků na naplavených půdách, na stanovištích s vysoko položenou hladinou podzemní vody, které jsou obvykle pravidelně zaplavovány i při menších povodních. V minulosti oblast prošla komplexními úpravami vodních toků. Napřimováním a zpevňováním původních koryt, společně s výstavbou koryt nových tak došlo ke změně vodního režimu a tedy místy i k degradaci původních lužních ekosystémů. Nicméně následovala realizace četných revitalizačních opatření směřujících k obnově původního vodního režimu. Okolní krajina je velmi intenzivně zemědělsky využívána, mnohé podmáčené louky jsou zalesňovány, některá stará říční ramena a tůň jsou vlivem nízké hladiny podzemní vody postupně zazemňovány. Určité části území jsou využívány jako hospodářské produkční lesy či jako trvalé travní porosty. Samozřejmý je i výskyt urbanizovaných a antropogenních ploch (AOPK 2007).

### 3.1.3 Stav populace ve sledovaných oblastech

#### *Vývoj a současný stav populace v Českém lese*

Současná populace bobra na území Českého lesa je tvořena šířící se Bavorskou populací ze sousedního Německa, bobři zde byli vypuštěni v polovině v 60. letech minulého století (ČERVENÝ et al. 2000, ŠAFÁŘ 2002). Trvalá populace se v oblasti vyvinula pravděpodobně na začátku 90. let předešlého století, konkrétně na Kateřinském potoce (ŠAFÁŘ 2002 ex KRUPÍČKA et KADLEC in verb 1997, HRABÁK in verb 1998). Od této doby osídlení neustále narůstalo. Počáteční klasickou lag fází populačního růstu vystřídala stabilně rostoucí fáze a v současné době opět dochází

k pozvolnému snižování. Lze tedy říci, že současná populace se nachází v blízkosti saturační hustoty (VOREL et al. 2010 in BRYJA et ZASADIL 2010).

Lokality v Českém lese s největší pravděpodobností obývá poddruh *C. f. vistulanus*. Právě tito polští jedinci byli nejvíce vysazováni v německé oblasti Regensburg – Ingolstadt (ŠAFÁŘ 2002).

### *Vývoj a současný stav populace na Soutoku - Podluží*

Zřejmě první trvalé osídlení na území ČR připadá na druhou polovinu 80. let minulého století právě do míst jižní Moravy (ŠAFÁŘ 2002). V této době začala, díky reintrodukcí v Rakousku, vznikat nová populace a pomalu se začala šířit na naše území (KLEBANOVA et al. 2010 ex ZAJÍČEK et VLAŠÍN 1992). Na přelomu let 80. a 90. již byly podrobněji zaznamenány pobytové známky bobrů v okolí soutoku Moravy a Dyje (ŠAFÁŘ 2002).

V rámci rakouské reintrodukce byli mezi Hainburgem a Vídní vysazeni podruhy *C. f. fiber* a *C. f. vistulanus* z Polska a Švédska. Populace těchto bobrů, postupně se šířící na jižní Moravu, byla pravděpodobně kolem konce 90. let minulého století spojena s migranty z populace z opačného směru, ze střední Moravy. V případě horního toku řeky Moravy bobři pocházejí ze severovýchodního Polska a Litvy, zde se jedná o poddruh *C. f. vistulanus*. V současné době není zcela přesně známa taxonomická skupina jihomoravské populace. Od soutoku Dyje a Moravy po Novomlýnské nádrže již dosahuje hustota populace nosné kapacity prostředí. V samotné nivě Dyje je poměrně nízká populační hustota, která může být zapříčiněna zatím krátkou dobou osídlení (KLEBANOVA et al. 2010).

## **3.2 SBĚR A ZPRACOVÁNÍ DAT**

### **3.2.1 Habituelní charakteristiky**

#### *Distribuce a nabídka vegetace*

Parametry osídlených biotopů bobra byly získány z podrobného mapování stanovišť, konkrétně jejich břehových porostů. Informace o preferovaných dřevinách se stanovily ze zimního monitoringu, který podrobně vyhodnocuje množství i konkrétní využití sledovaných porostů.

K dalšímu zpracování byla použita získaná data ve formě GIS vrstvy s prostorovými informacemi o druhovém spektru a množství nabídky břehových porostů (VOREL, unpublished data). Z těchto dat byl určen v každém teritoriu počet všech druhů porostů a jejich výměry vždy pro keřové a stromové patro zvlášť, dále podíly dřevin v celém spektru těchto porostů a podíly plochy porostů k plochám teritorií (viz kap. 3.2.6 Souhrn hodnocených parametrů). Jelikož bobří nejvíce preferují dřeviny rodu *Salix* spp. a *Populus* spp. (WILSON 1971), byly všechny výše popsané parametry řešeny také zvlášť pro tyto porosty.

### *Stanovení landuse a vodních biotopů*

Pro další práci s nabídkou prostředí byly stanoveny tři základní kategorie využití (tzv. celkové landuse):

- drobné podhorské a horské vodní toky (drobný vodní tok),
- lužní lesy,
- zemědělská krajina.

Drobnými podhorskými a horskými vodními toky jsou myšleny potoky úzkých a přirozeně meandrujících profilů, s rychle proudící vodou, v jejichž okolí se vyskytují převážně pastviny, louky a lesy s převládajícími smrkovými porosty. Vodní toky lužních lesů jsou pak charakteristické periodicky se opakujícími jarními záplavami, jedná se jak o nivy větších řek, tak uměle vybudované kanály s pomalu proudící vodou. Typické jsou výskyty mrtvých slepých ramen řek a tůň se stojatou vodou. V zemědělské krajině jde o upravené vodní toky s malou až minimální nabídkou břehových porostů s intenzivně obhospodařovanou okolní převážně ornou půdou.

V každém teritoriu bylo sledováno procentuální zastoupení jednotlivých typů prostředí. Kterými v tomto případě byly:

- druh lesa (smíšený, listnatý, jehličnatý),
- trvalý travní porost (TTP),
- pole,
- intravilán (přítomnost lidských sídel),
- komunikace,
- zahrady a sady.

Na základě mapových podkladů ZABAGED (jako WMS z geoportálu Cenia.cz) bylo pomocí prostředí GIS stanoveno procentuální zastoupení těchto typů prostředí a následně dle jejich plochy byla pro každé teritorium stanovena celková kategorie teritoria dle landuse. Obdobně byla také stanovena nabídka vodních typů v jednotlivých

teritoriích. Každému teritoriu byl přiřazen následující vodní typ, tedy určitá vodní plocha:

- velký vodní tok,
- malý vodní tok,
- rameno.

### 3.2.2 Pobytové známky

Evidence pobytových známek je pravidelně sledována v rámci monitoringu bobra, jehož cílem je kvalifikovat, kvantifikovat a lokalizovat jakoukoliv aktivitu bobra uvnitř celé sledované populace. Navíc lze získat informace o aktuálních změnách sledovaných parametrů konkrétní populace a sledovat tak její vývoj s možností dalších predikcí v osídlení. Použita byla metoda monitoringu dle VORLA et al. 2006.

Záznam aktivity bobra probíhá, obvykle v zimním období nejčastěji od ledna do března, formou pochůzky po linii vodního toku, kdy jsou projevy aktivity, vzhledem k životní strategii bobra, velmi dobře pozorovatelné. Jelikož se bobří nejčastěji vyskytují jen v úzkém pásmu podél vodního toku (litorálu), lze oblast monitoringu soustředit do zóny přibližně deseti metrů od vodního toku či jiné vodní plochy.

Během pochůzek podél předem vybraných vodních toků a ploch (dle potenciálního výskytu bobrů v rámci dřívějších monitoringů), je vyhledána a zaznamenána jakákoliv aktivita. Znamky aktivity jsou sledovány v několika kategoriích (okusy na porostech, pachové značky, obydlí a jiná stavební aktivita). V případě okusů je zaznamenán rod dřeviny společně s jeho kvantifikací, tj. je sledováno množství a okus je zařazen dle velikosti (průměru kmene dřeviny) do určité tloušťkové třídy. Okusy se dělí na dokonalé a nedokonalé. Dokonalými okusy jsou úplně ukousnuté dřeviny či pokácený strom, nedokonalými jsou jen částečně okousané kmeny. Kromě těchto dvou skupin se definují ještě tzv. zrcátka, což jsou jen menší plochy s ohryzanou borkou. Zaznamenávají se jen nové (letošní) okusy. Pachové značky jsou vizuálně případně čichově vyhledávány (viz kap. 3.2.5 teritoriální projevy). Mohou být aktivní či neaktivní (starší a vyčpělé).

Všechny sledované charakteristiky byly na místě lokalizovány pomocí GPS přístroje a popsány, každé známce aktivity je přiřazen jeden bod. Data byla dále zpracovávána v GIS prostředí. Jednotlivým teritoriím byly přiřazeny atributy aktivních obydlí (množství jednotlivých typů obydlí uvnitř konkrétního teritoria).

### 3.2.3 Populační parametry

#### *Odchyty jedinců*

Na vybraných lokalitách ČL byly odchyty prováděny na přelomu října a listopadu 2007, v srpnu a v září roku 2008 a v posledním roce 2009 se odchyťovalo v červenci. Na území SP bylo postupně odchyťováno v období srpna, září a října roku 2007, v březnu a červenci 2008 a dále v srpnu roku 2009.

Jedinci byli vábeni na návnadu tvořenou kůrou a listy stromů rodu *Populus sp.* a *Salix sp.* uloženou v pastích (Hancock Beaver Cage Trap). Na některých lokalitách bylo používáno společně s vegetační návnadou vábení na pach výměšku žlázy jiného bobra, získaného z uhynulých jedinců. Pasti byly pokládány většinou u břehu vodního toku, konkrétní místa byla předem určena. Při volbě vhodného místa se vycházelo nejen z předešlých zkušeností s výskytem a aktivitou jedinců, ale i z hlediska například dostupnosti samotné lokality. Informace o takové aktivitě byly získány z předešlých dat ze zimního monitoringu. Pasti byly instalovány v odpoledních až večerních hodinách a následujícího dne ráno byly kontrolovány. Daný časový horizont tedy pokryl celkovou dobu aktivity bobrů.

Odchyceným jedincům byly měřeny následující charakteristiky: váha v kg, délka těla v cm (vzdálenost mezi nosními otvory a pseudokloakou), délka a šířka ocasu v cm (vzdálenost mezi pseudokloakou a špičkou ocasu), délka a šířka šupinaté části ocasu v cm (v nejširším místě), délka zadní končetiny v cm, délka ucha v cm. Pro zařazení jedinců dle těchto parametrů do věkové kategorie juvenilní, subadultní a adultní bylo použito klasifikace dle OSBORNA (1953) a BRECKA et al (2001). Dle barvy výměšku z anální žlázy bylo u všech jedinců stanoveno pohlaví dle ROSELL et SUN (1999). Kašovitý výměšek našedivělé barvy je přiřazován samicím, samčí výměšek je řidší konzistence a světlejší barvy. Všichni odchycení bobři byli označeni barevnou ušní značkou (samicím se označilo levé ucho, samcům ucho pravé) a pod kůži jim byl vpraven pasivní RFID čip. Barevné rozlišení ušních značek dále sloužilo při samotném pozorování bobrů, aplikovaný čip pomáhá identifikovat jedince v případě retrapu či při nálezuhynulého zvířete.

Vybraným adultním a subadultním jedincům byla během odchytů aplikována vysílačka, ta byla pod lokální anestézií připevněna ocelovou závlačkou s pomocí děrovacích kleští na ocas. Každému z nich pak byla přidělena určitá frekvence a pomocí přijímače radiového signálu s anténou byli tito jedinci sledováni. Dat



získaných z radiotelemetrie lze dále využít ke stanovení teritorií a celkové prostorové ekologie bobrů. Všichni jedinci byli co nejdříve vypuštěni zpět v místě odchyty.

### *Přímé pozorování*

Přímé pozorování bobrů probíhalo vždy nejméně pět večerů před samotnými odchyty a dále nejméně pět večerů po odchycích. Předem bylo pozorovatelem vytipováno několik nejintenzivněji osídlených míst uvnitř teritorií. Ty byly vybírány na základě předešlých záznamů aktivity bobrů, tj. v blízkosti jejich obydlí, skluzů, chodníků jiných staveb, v místech aktivního pachového značení, ale také v dostupném terénu a tak, aby přítomnost pozorovatele co nejméně bobry rušila během jejich běžné činnosti. Stejně jako v případě odchytů byly tyto údaje získány z předešlého zimního monitoringu. Doba pozorování byla stanovena dle aktuálního západu slunce, začátek byl vždy hodinu před západem slunce a končilo se za úplné tmy.

Pokaždé byl zaznamenán čas výskytu bobra, a jedinec byl pozorovatelem zařazen do věkové kategorie (juvenil, subadult a adult). Hlavním faktorem při určování byl charakteristický způsob plavání různě starých jedinců. Bobři ve věkové kategorii juvenilní jsou podstatně menší a při plavání lze pozorovat prakticky celý hřbet i s ocasní částí, jež se vyskytují během plavby nad hladinou. U subadultů je během plavání možno pozorovat hlavu a ocasní část. Zvířata kategorie adultní je možné identifikovat během plavby dle viditelné hlavy, zbytek těla je pod hladinou. V případě, že se jedinci pohybovali na břehu, byli určováni na základě jejich tělesných proporcí (zvláště poměru velikosti těla k ocasní části).

Při celkovém zhodnocení počtu jedinců na teritorium se z pozorovaných dat započítávají pouze jedinci, kteří byli pozorovatelem jednoznačně identifikováni (tj. jednoznačně odlišitelní jedinci), aby se předešlo nadhodnocení v případě, že pozorovatel zahlídne stejného bobra dvakrát. Pozorování probíhající již po odchycích, kde byli jedinci označeni barevnými ušními značkami, zvyšuje přesnost při stanovení samotného počtu a při celkovém odhadu početnosti. V tomto případě je totiž jednodušší odlišit jednotlivé jedince rodiny, lze tedy přesněji identifikovat a kvantifikovat jejich členy.

### *Stanovení početnosti a populační hustoty*

Na obou zmíněných oblastech (CL, SP) docházelo ke sledování hustoty populace v letech 2008 a 2009. Abundance bobrů je pak stanovena vyhodnocením dat získaných při samotném odchytu jedinců a jejich přímém pozorování. Kombinací výše

popsaných metod lze získat informace o početnosti jedinců, věkových třídách a reprodukční zdatnosti jednotlivých teritorií.

Výsledný odhad velikosti populace je třeba dále upravit o další spíše logické úvahy o reálném počtu. Je třeba brát v úvahu samotný fakt výskytu např. rodičovského páru v případě, že na lokalitě bylo zaznamenáno mládě apod. Pro každé teritorium tedy byla určena finální početnost a to jak celková, tak ve třech sledovaných věkových kategoriích.

Při určování finálního odhadu by bylo možné využít data získaná při sledování bobří aktivity pomocí kamerových setů. Ty byly umístěny na teritoriích a během noci zaznamenávali data, která byla dále analyzována. Nicméně výsledky měly minimální vypovídající hodnotu, proto při stanovení finální početnosti nebyly brány v úvahu.

K vyjádření populační hustoty je třeba data v prostředí GIS dále analyzovat. Konkrétně byly zjišťovány vzdálenosti k sousedním teritoriím, ze kterých lze kromě populační hustoty mimo jiné stanovit např. konkurenční tlak a další teritoriální charakteristiky. Zpracování dat pro tento parametr spočívalo ve stanovení kruhu o poloměru 2,5 km se středem v tzv. centroidu každého teritoria. Centroidy byly odvozeny výpočtem z polygonů teritorií. V takto definovaném okruhu byly vyhledávány centroidy okolních teritorií, ke kterým pak byla měřena vzdálenost. Vždy vzdálenost od daného centroidu ke všem okolním centroidům a to vzdušnou čarou a po linii vodního toku. Tyto hodnoty byly v zápětí zprůměrovány (výpočet sumy vzdáleností ke všem okolním centroidům v daném okruhu dělen celkovým počtem teritorií v tomto okruhu).

### **3.2.4 Vymezení teritorií a jejich velikost**

Na základě informací a dat získaných během zimního monitoringu (tj. na základě kvantifikace pobytových známek) byla vybrána modelová teritoria v obou výše zmíněných oblastech (Český les a oblast Soutok – Podluží).

Pro oblast ČL bylo takových teritorií vymezeno deset, pro SP 19. Celkově bylo tedy sledováno 29 modelových teritorií. Pro stanovení velikosti teritorií se využilo dat získaných z radiotelemetrie případně ze zimního monitoringu.

Radiotelemetrickou metodou byli sledováni bobři na obou oblastech. V oblasti CL v období srpen 2008 až listopad 2009 a v oblasti SP v období září 2007 až duben 2010. Samotné sledování bobrů probíhalo vždy v předem určené dny a to od soumraku

do úsvitu podle skutečného času dle GPS přístroje. Sledování tedy probíhalo po celou dobu aktivity bobrů. Podél teritoria sledovaného bobra byl vyhledáván nejintenzivnější signál pomocí směrové antény a radiového přijímače (skeneru). Místo s největším signálem bylo zaznamenáno pomocí GPS přístroje (tzv. lokace). Lokace byly opakovány každou půl hodinu během celé noci, přičemž ke sledování opětovně docházelo jednou až dvakrát do měsíce. Samotné sledování bylo ukončeno v případě ztráty vysílačky či úmrtím jedince.

Data získaná z radiotelemetrie byla z GPS přístroje převedena do prostředí GIS. Zpracování těchto dat spočívalo v kolmém promítnutí lokací k linii vodního toku, tak byl přesně stanoven bod výskytu bobra na vodním toku v určitou dobu. Díky těmto bodům na linii toku bylo možno analyzovat délku teritoria, ale i centra aktivity. Délka teritoria byla stanovena jako úsek vodního toku, kde jedinec aktivoval od listopadu do ledna. Využito bylo 95% lokací, tak aby extrémní odlehlé hodnoty nebyly uvažovány ve stanovení rozsahu teritoria.

Z délek teritorií se ještě stanovily jejich velikosti (užívaná plocha v m<sup>2</sup>). K této úpravě došlo v prostředí GIS přidáním plochy 10 m okolo vodního toku přímo v místě teritoria. V tomto prostoru se dále určila plocha zastoupených porostů a jejich procentuální výskyt v definovaném teritoriu. Tyto samé parametry byly vymezeny také pro konkrétní preferované dřeviny rodu *Populus spp.* a *Slix spp.*

### *Centra teritorií (core area)*

V každém teritoriu bylo pro další zpracování dat definováno jedno centrum aktivity (core area). Centrem teritoria je v podstatě myšlen úsek vodního toku (obvykle 100 – 200 m dlouhý), ve kterém probíhá nejintenzivnější aktivita jedinců, tedy vyskytuje se zde nejvíce pobytových známek (oblast s četným výskytem nor i jiných obydlí). Na tuto jednotku jsou vázáni všichni obyvatelé teritoria, a tak k ní lze adekvátně vztáhnout početnost sociální jednotky.

Tato centra byla determinována na základě radiotelemetrického sledování teritoriální aktivity jedinců a jejich prostorové aktivity, která byla sledována na podkladě pobytových známek. V podstatě se tedy jedná o data ze zimního monitoringu, která jsou dále upravena a ověřena na základě údajů radiotelemetrických.

### 3.2.5 Teritoriální projevy

Teritoriální aktivita byla sledována v jarním období. V teritoriích ČL proběhl sběr těchto dat v letech 2008 - 2009, v oblasti SP pak byla část teritorií sledována v letech 2007 - 2008 a zbylá část v letech 2009 – 2010.

Teritoriální projevy byly sledovány během pochůzek, převážně podél břehů, kde se pachové značky nejvíce vyskytují (WILSON 1971, ROSELL et NOLET 1997, ROSELL et al. 1998). Značky byly vyhledávány vizuálně a čichově. Výměšek anální žlázy bobra je velice silný a nezaměnitelný zápach, pozorovatel je tak brzy schopen tento pach rozpoznat a identifikovat jej. Bobři umisťují značky na hromádky bahna a různého vegetačního materiálu, proto byly vizuálně taková pozorována místa identifikována. Přítomnost pachové značky byla zaznamenána jako bod se souřadnicemi pomocí GPS přístroje.

Data se pak převedla do prostředí GIS a zpracovávala. Byly sčítány aktivní pachové značky pro každé teritorium, vždy po proudu a proti proudu toku ke všem nejbližším teritoriím a jejich celkový počet v daném teritoriu.

Každému sledovanému teritoriu tedy náležela informace o množství aktivních pachových značek ve výše uvedených skupinách.

### 3.2.6 Souhrn hodnocených parametrů

#### *Sledovaná oblast*

Centrální část Českého lesa a oblast Soutoku – Podluží na Jižní Moravě.

#### *Modelová teritoria*

Parametry byly hodnoceny celkem pro 29 vybraných modelových teritorií.

#### Oblast Český les (ČL):

- Farský horní,
- Hošťka horní,
- Hošťka dolní,
- Kateřina dolní,
- Mnichovství satelit,
- Rozvadovská 2,
- Rozvadovská 1,
- Střeble 1 (Hranický),
- Václavský rybník,
- Žebrácký les.

## Oblast Soutok - Podluží (SP):

- Caesarov,
- Dědova louka,
- Ferencova louka,
- Kopanky dolní,
- Kopanky horní,
- Ledvinky dolní,
- Ledvinky horní,
- Loučka,
- Loučky pod Vinohrady 2,
- Malý Bojek,
- Pod Ferencovou loukou,
- Uhliska,
- Zezulovo údolí,
- Bacovská alej (Svodnice),
- Kyjovka Lanžhot,
- Loučky pod Vinohrady 1,
- Loučky od Týnce,
- Nad malým bojkem,
- Ústí u teplého járku.

Každému z nich byla určena jeho délka (*length*) a velikost (*area*).

## Početnost teritorií a populační hustota

V každém teritoriu byl zaznamenán počet odchycených jedinců a tyto hodnoty upraveny o data z pozorování, čím byl stanoven finální odhad jedinců celkově i v jednotlivých věkových třídách:

- finální odhad počtu jedinců na teritorium (*abund*),
- finální odhad počtu juvenilních jedinců na teritorium (*j*),
- finální odhad počtu subadultních jedinců na teritorium (*s*),
- finální odhad počtu adultních jedinců na teritorium (*a*).

Pro každé teritorium byly vyhledány centroidy teritorií v okruhu o poloměru 2,5 km a měřeny a následně stanoveny tyto primární hodnoty:

- průměrná vzdálenost sousedních teritorií (do vzdálenosti 2,5 km) vzdušnou čarou (*p.dens1*),
- průměrná vzdálenost sousedních teritorií po linii vodního toku (do vzdálenosti 2,5 km) (*p.dens2*),

## Teritoriální projevy

Projevy teritoriality reprezentované množstvím pachových značek byly hodnoceny v následujících skupinách:

- aktivní počet pachových značek od teritoria po proudu (downstream) ke všem nejbližším teritoriím (*sm.d*),
- aktivní počet pachových značek od teritoria proti proudu (upstream) ke všem nejbližším teritoriím (*sm.u*),
- celkový počet pachových značek v teritoriu (*sm*).

## Habituelní charakteristiky

Podrobnější hodnocení břehových porostů bylo soustředěno na bobrem nejvíce preferované dřeviny, tj. rod *Salix spp.* a *Populus spp.* Z dat o druhovém spektru a množství nabídky břehových porostů byly vyhodnoceny následující parametry:

- výměra všech porostů ve stromovém patře (*ripar.t*),
- výměra všech porostů v keřovém patře (*ripar.s*),
- výměra všech porostů v obou patrech (*ripar*),
- počet druhů ve stromovém patře (*spec.t*),
- počet druhů v keřovém patře (*spec.s*),
- výměra topolů ve stromovém patře (*pop.t*),
- výměra topolů v keřovém patře (*pop.s*),
- výměra topolů v obou patrech (*pop*),
- výměra vrb ve stromovém patře (*wil.t*),
- výměra vrb v keřovém patře (*wil.s*),
- výměra vrb v obou patrech (*wil*),
- výměra vrb a topolů v obou patrech (*wp*),
- podíl výměry topolů v obou patrech k celkové výměře všech porostů (*podil.p*),
- podíl výměry vrb v obou patrech k celkové výměře všech porostů (*podil.w*),
- podíl výměry vrb a topolů v obou patrech k celkové výměře všech porostů (*podil.wp*).

V každém teritoriu bylo stanoveno procentuální zastoupení dřevin přímo k vypočtené ploše teritoria (tj. z kolika procent je teritorium pokryto dřevinami) a jejich plocha, konkrétně v této struktuře:

- plocha všech porostů na celé ploše teritoria (*porost.area*),
- podíl plochy všech zastoupených porostů k ploše teritoria (*porost/podil*),
- podíl plochy vrb a topolů k ploše teritoria (*podil.wp1*),
- podíl plochy vrb k ploše teritoria (*podil.w*),
- podíl plochy topolů k ploše teritoria (*podil.p*).

Dle největšího procentuálního zastoupení různých typu prostředí bylo pro každé teritorium vymezeno celkové landuse:

- drobné podhorské a horské vodní toky (*dvt*),
- lužní lesy (*luzni*),
- zemědělská krajina (*zemedelska*).

### 3.3 STATISTICKÉ METODY

Ke stanovení výsledků bylo třeba získaná a zpracovaná data následně statisticky vyhodnotit. Testovány byly vzájemné vlivy parametrů, a to vždy mezi konkrétními parametry v rámci základních populačních charakteristik, a mezi jednotlivými faktory prostředí a nakonec byly hodnoceny vztahy mezi oběma skupinami parametrů. K tomu bylo použito statistického softwaru R, u všech testů byla použita hladina signifikance 0,05.

V rámci řešených analýz bylo použito lineární regrese (lineárních modelů) v případě, že byly řešeny vzájemné vztahy dvou kvantitativních proměnných. Pro výpočet vzájemných vztahů mezi více jak dvěma kvantitativními proměnnými bylo využito zobecněných lineárních modelů (glm). Poslední použitou analýzou byla jednocestná ANOVA. Analýzy variace bylo využito při řešení parametrů, kde jedné z proměnných je přiřazena nekvantitativní hodnota.

Statistického programu R bylo dále využito pro vytváření výstupů ve formě krabicových diagramů a bodových grafů.

## 4. VÝSLEDKY

### 4.1 ZÁKLADNÍ POPULAČNÍ PARAMETRY

#### 4.1.1 Velikost teritorií

Délka teritoria (95 % radiotelemetrických lokací) zastávala v obou oblastech průměrnou vzdálenost  $1886 \pm 677$  m s rozmezím hodnot 966 – 3234 m. V CL se vyskytují v průměru  $1574 \pm 388$  m dlouhá teritoria, dosahující hodnot v rozmezí 966 – 2036 m. V oblasti SP byla průměrná délka teritorií stanovena na  $2051 \pm 736$  m s nejkratším teritoriem 1046 m a nejdelším 3234 m.

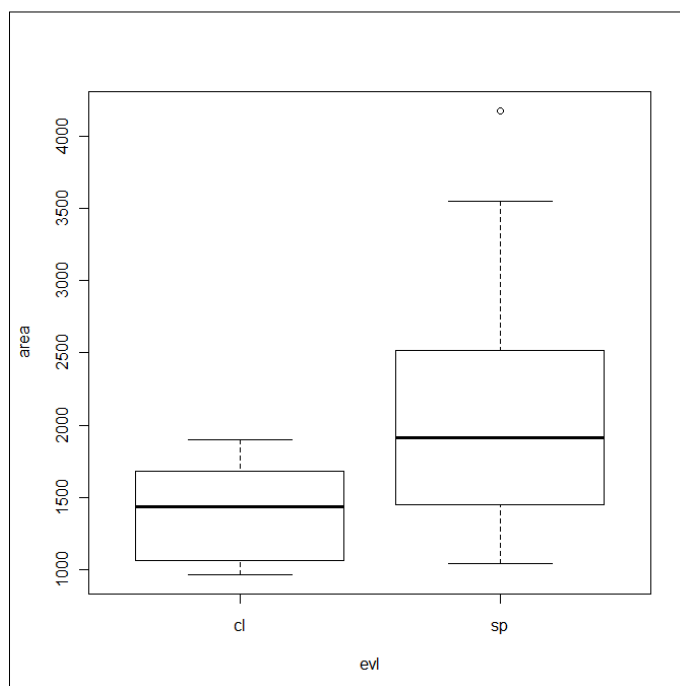
Průměrné velikosti teritorií se směrodatnými odchylkami společně s rozmezím hodnot jsou zobrazeny v následující tabulce (TAB. 1). A to jak pro každou oblast zvlášť, tak v rámci jejich společného hodnocení. Nejmenší teritorium se nachází v CL, největší pak v SP.

	CL	SP	CL + SP
Počet teritorií	10	19	29
Ø velikost (v m <sup>2</sup> )	$1\,420 \pm 307$	$2\,060 \pm 845$	$1\,839 \pm 773$
Rozmezí velikostí	962 - 1900	1 040 - 4 180	962 - 4 180

Tab. 1: Velikosti teritorií ve sledovaných oblastech (počet sledovaných teritorií, průměrná velikost se směrodatnou odchylkou a rozmezí těchto velikostí).

Z TAB. 1 a OBR. 3 je patrná jistá rozdílnost mezi velikostmi teritorií obou oblastí. V SP se vyskytují výrazně větší teritoria, než je tomu ve druhé sledované oblasti CL (ANOVA:  $F_{1,27} = 4,9512$ ;  $p = 0,03462$ ). Na jižní Moravě bobří obsazují mnohdy až dvojnásobně větší teritoria. Konkrétní velikosti teritorií jsou vypsány v TAB. V PŘÍLOZE Č. 1.





Obr. 3: Průměrná velikost teritoria v obou sledovaných oblastech (CL- Český les, SP- Soutok-Podluží).

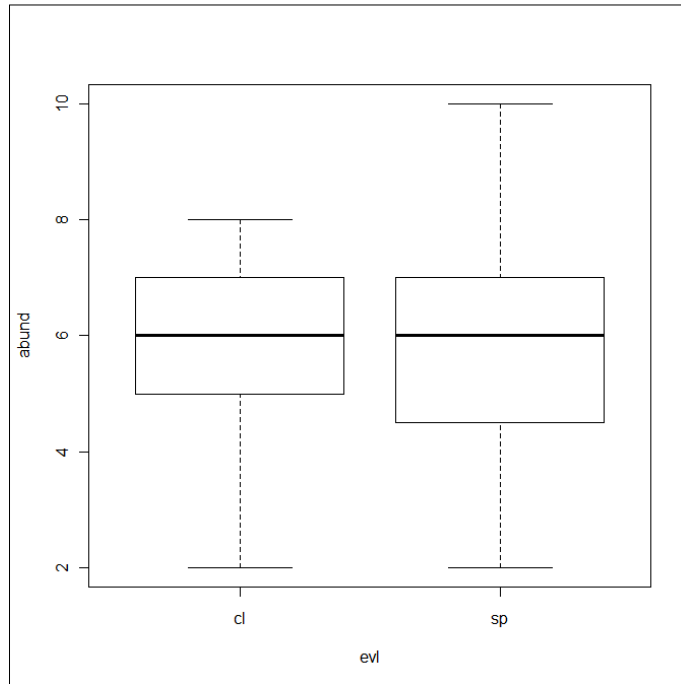
#### 4.1.2 Abundance teritorií

Výsledný odhad abundance je v případě CL k roku 2008, pro oblast SP je odhad vztažen k rokům 2008 a 2009. Počet jedinců na teritorium v obou oblastech dosahuje průměrné hodnoty  $5,69 \pm 2,00$ . Celkový počet bobrů ve sledovaném vzorku obou oblastí po finálním odhadu dosahuje čísla 165. Na oblast CL připadá 54 jedinců, SP obývá jedinců 111 (TAB. 2 a TAB. PŘÍLOHY 1).

V oblasti CL bylo zaznamenáno v průměru  $5,4 \pm 1,91$  jedince na teritorium, ti se zde vyskytují v rozmezí od 2 do 8 (OBR. 4). Přičemž jejich zastoupení ve třech hodnocených věkových kategoriích je téměř rovnoměrné (TAB. 2).

		Juvenilní	Subadultní	Adultní	Celkem
CL	Počet	17	19	18	54
	% zastoupení	31,48	35,19	33,33	
SP	Počet	29	37	45	111
	% zastoupení	26,13	33,33	40,54	
CL + SP	Počet	46	54	63	165
	% zastoupení	27,88	33,94	38,18	

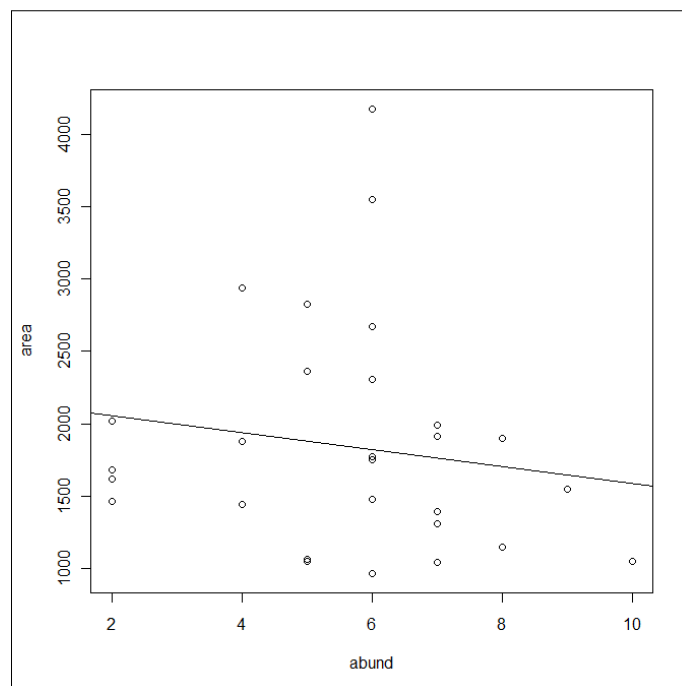
Tab. 2: Početnost v jednotlivých věkových kategoriích a jejich procentuální zastoupení finálního odhadu početnosti sledovaných oblastí.



Obr. 4: Odhad početnosti (abundance) na sledovaných oblastech.

Teritoria SP vykazují průměrné množství  $5,84 \pm 2,03$  bobrů obývajících jedno teritorium. Rozdíl v počtu jedinců v různých teritoriích je o málo výraznější než v případě CL, dosahuje rozmezí 2 – 10 (OBR. 4). Je zde také patrný mírný rozdíl v počtu jedinců mezi věkovou třídou juvenilní a třídou adultní (TAB. 2).

### *Vztah abundance a velikosti teritorií*



Obr. 5: Vzájemný vztah velikosti a početnosti teritoria.

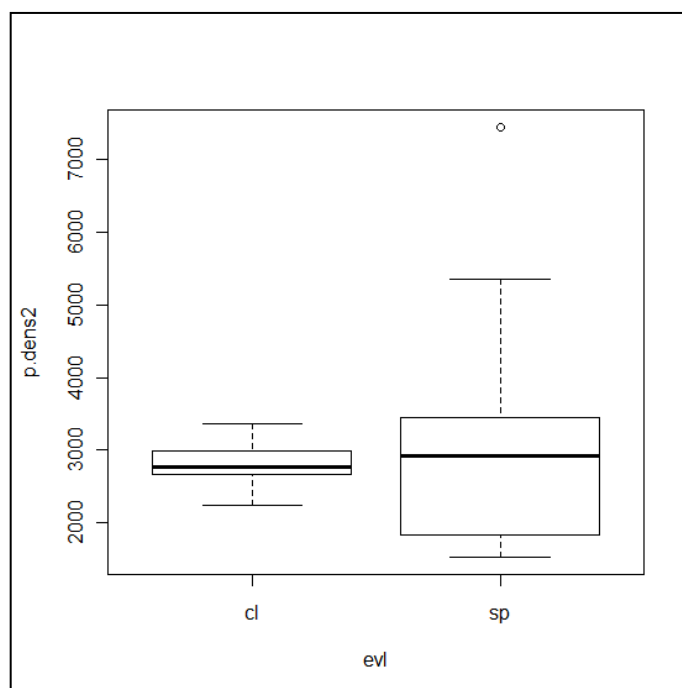
Sledujeme-li závislost početnosti na velikosti teritorií, není zde patrný žádný vzájemný vztah (ANOVA:  $F_{1,27} = 0,3009$ ;  $p = 0,5879$ ). Tento výsledek nevypovídá o zvyšující se velikosti teritoria s jeho početností, jak by se mohlo předpokládat, ale ani vztah opačný. Graf vzájemného vztahu (OBR. 5) pouze vypovídá o faktu, že zabírání menšího teritoria malou skupinou je stejně málo čtené jako výskyt velké skupiny na ploše velkého teritoria. Vzájemnou souvislost není možné na základě těchto dat objektivně posoudit.

### 4.1.3 Populační hustota

Populační hustota je vyjádřena ve formě průměrných vzdáleností k sousedním teritoriím (v okruhu o poloměru 2,5 km) po vodním toku (*p.dens2*) i vzdušnou čarou (*p.dens1*). Průměrné hodnoty denzity dle obou definic ukazuje TAB. 3.

	CL	SP	CL + SP
p.dens1 (vzduch)	1 739 ± 157	1 682 ± 182	1 701 ± 176
Rozmezí hodnot	1 399,2 – 1 911,3	1 261,6 – 2 104	1 261,6 – 2 104
p.dens2 (po linii)	2 795 ± 291	3 078 ± 1 479	2 980 ± 1 217
Rozmezí hodnot	2 241,8 - 3 357	1 538,8 – 7 431,1	1 538,8 – 7 431,1

Tab. 3: Hodnoty vyjadřující populační hustotu (*p.dens1* – průměrná vzdálenost k sousedním teritoriím vzdušnou čarou v m, *p.dens2* - průměrná vzdálenost k sousedním teritoriím po linii vodního toku v m).

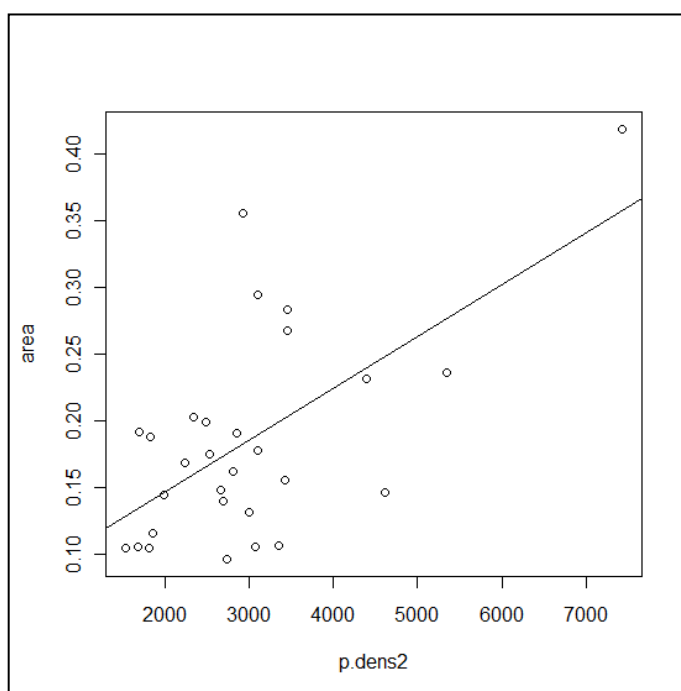


Obr. 6: Vyjádření populační hustoty na jednotlivých oblastech.

Průměrná populační hustota sledovaná pro obě oblasti zvlášť nevykazuje výrazně jinou hodnotu (ANOVA:  $F_{1,27} = 0,33452$ ;  $p = 0,568$ ), avšak je patrný výrazný rozdíl v rozptylech těchto hodnot, kde v případě SP se rozptyl až pětinasobný oproti CL. Taková variabilita může být způsobena větším množstvím teritorií a rozmanitostí stanovišť v oblasti SP (TAB. 3, OBR. 6).

### *Vliv populační hustoty na velikost teritorií*

Velikost teritoria je závislá na populační hustotě (OBR. 7), definované parametrem  $p.dens2$ . S rostoucí průměrnou vzdáleností k sousedním teritoriím (klesající denzitou), roste i velikost teritorií (LIN. REGRESE:  $t_{27,28} = 4,019$ ;  $p = 0,000421$ ).

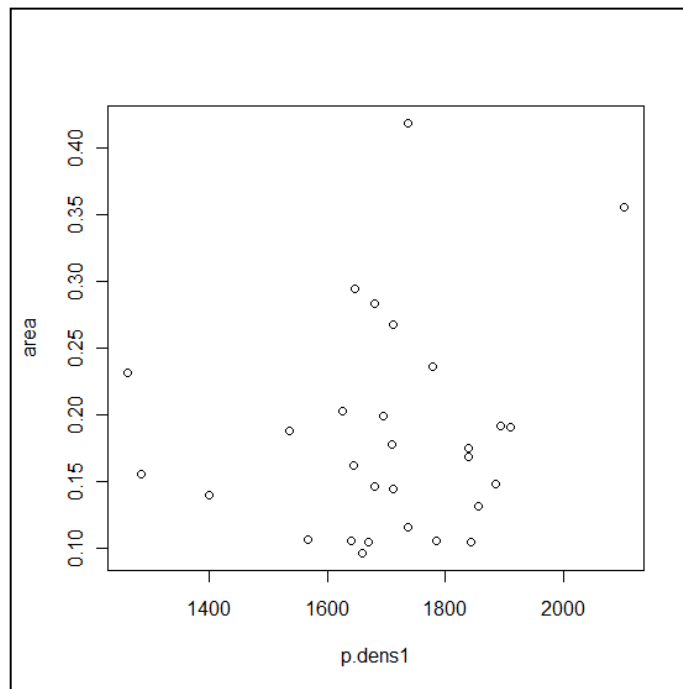


Obr. 7: Vzájemný vztah velikosti teritoria a populační hustoty, s rostoucí užívanou plochou klesá hodnota  $p.dens2$ , výsledně se tedy snižuje populační hustota.

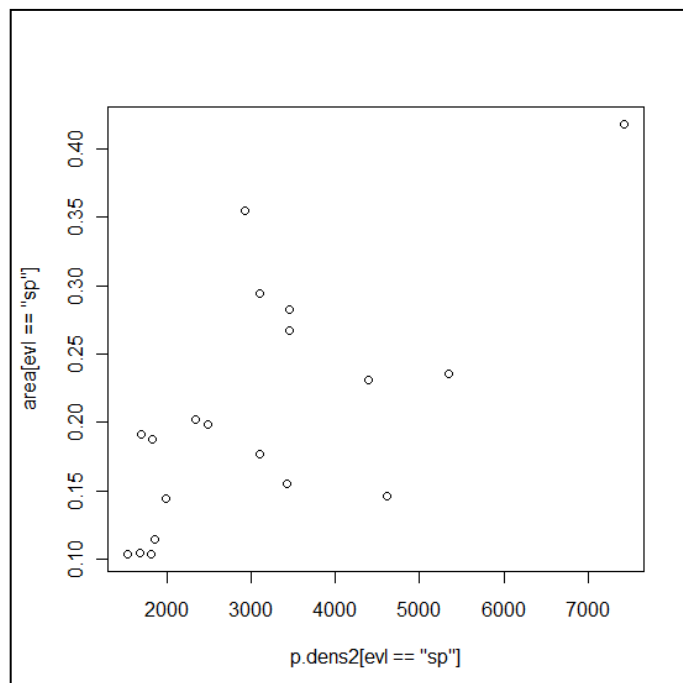
Jinak je tomu v případě první definice populační hustoty  $p.dens1$  (OBR. 8). Výsledek ukazuje na statistickou neprůkaznost vztahu (LIN. REGRESE:  $t_{27,28} = 0,849$ ;  $p = 0,403$ ).

Zkoumaný vztah je možné aplikovat se zaměřením na obě oblasti SP i CL. Lze tak statisticky vyjádřit efekt každého území zvlášť v rámci sledovaného vztahu průkazně pro oblast SP, neprůkazně pro CL (GLM:  $t_{26,28(SP)} = 4,155$ ;  $t_{26,28(CL)} = 1,308$ ;  $p_{SP} = 0,000312$ ;  $p_{CL} = 0,202178$ ). Dalšími kroky bylo vyjádření těchto konkrétních vztahů použitím lineární regrese pro každou oblast zvlášť (OBR. 9 a 10). Statisticky průkazný vliv byl v prostředí SP (LIN. REGRESE:  $t_{1,17} = 3,732$ ;  $p = 0,00166$ ), naopak

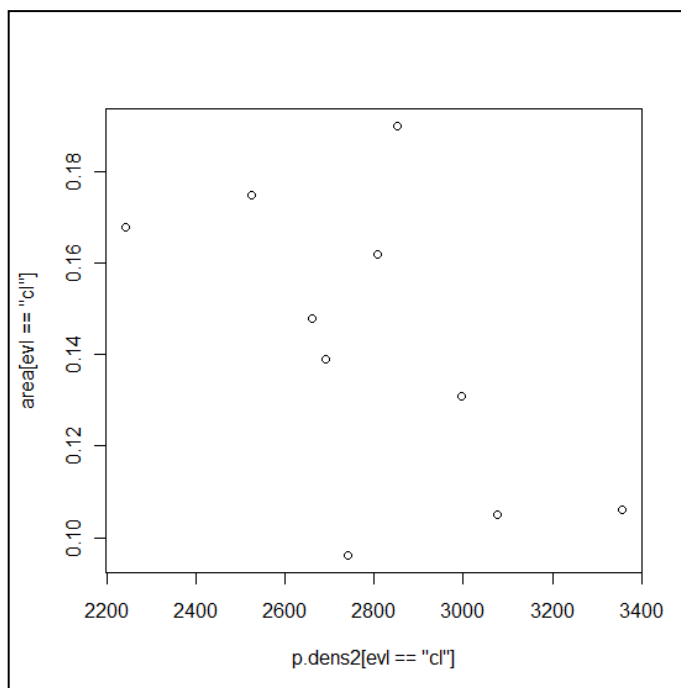
v prostředí CL byl vliv zaznamenán na hranici průkaznosti (LIN. REGRESE:  $t_{1,17} = -2,008$ ;  $p = 0,0795$ ). Velikost užívané plochy tedy roste s klesající populační hustotou v oblasti SP a naopak klesá s klesající populační hustotou v CL.



Obr. 8: Vyjádření nezávislosti první definice populační hustoty (p.dens1) s vzrůstající velikostí teritoria.



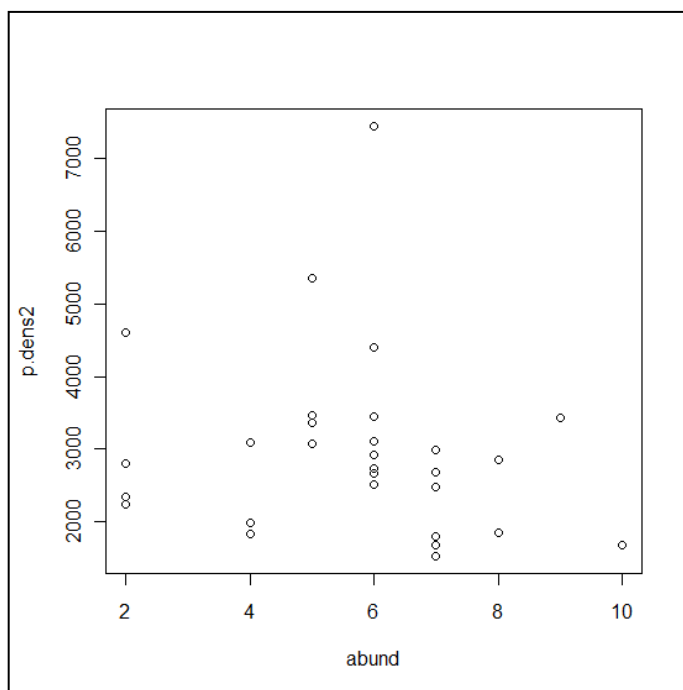
Obr. 9: Vzájemný vztah velikosti teritoria a populační hustoty v oblasti SP, zde tedy je patrný růst užívané plochy se snižující populační hustotou.



Obr. 10: Vzájemný vztah velikosti teritoria a populační hustoty v oblasti CL, není vztah vypovídající.

### *Vztah abundance a populační hustoty*

Mezi oběma primárními populačními parametry byla sledována vzájemná souvislost. Abundance a populační hustota nevykazují vzájemný vztah (LIN. REGRESE:  $t_{1,27} = -0,792$ ;  $p = 0,435$ ) (OBR. 11). Bobři tedy v množivosti nejsou ovlivňováni denzitou. Populační hustota tedy není faktorem, jenž by měl vliv na početnost teritorií.



Obr. 11: Vliv abundance teritorií na populační hustotu, udávané v definici p.dens2.

#### 4.1.4 Teritoriální projevy

Projevy teritoriality, hodnocené na základě výskytu aktivních pachových značek v teritoriích, nejsou známy pro jedno teritorium v oblasti CL a pro jedno na SP. Celkově tedy byly zaznamenány ve 27 teritoriích a jejich průměrné množství v teritoriu činí  $25,04 \pm 19,57$ . V CL se vyskytuje průměrně  $22,44 \pm 18,28$  pachových značek na teritorium a v oblasti SP počet dosahuje hodnoty  $26,33 \pm 20,06$  (TAB. 4). Z těchto hodnot není patrný výrazný rozdíl v umisťování pachových značek ve sledovaných oblastech. Naopak velmi výrazný je rozdíl v počtech značek v různých teritoriích. Tyto hodnoty jsou velmi variabilní v rozmezí od 0 – 79 značek v teritoriu pro obě sledované lokality. Některá teritoria jsou tedy velmi aktivně hájena, jiná naopak vykazují minimální až žádnou teritoriální aktivitu.

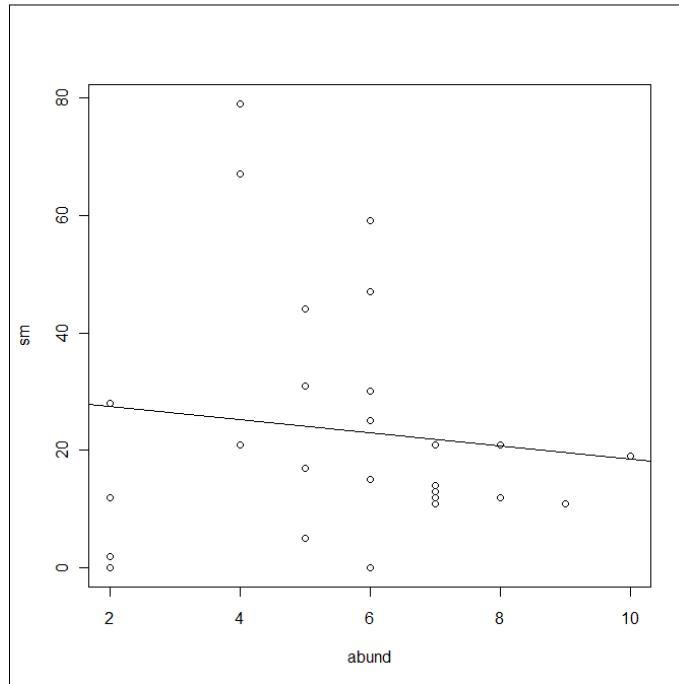
Vyhodnoceno bylo i umisťování značek mimo teritorium, konkrétně po i proti proudu vodního toku k dalšímu nejbližšímu teritoriu. Výrazně více pachových značek bylo zaznamenáno po proudu vodního toku, než v opačném směru. Silněji je tento trend patrný v oblasti CL. I u těchto parametrů je patrná široká variabilita v množství značek v různých teritoriích.

		SM - downstream	SM - upstream	SM v teritoriu
CL	Počet SM	140	55	202
	Ø počet na teritorium	$15,56 \pm 12,28$	$6,11 \pm 9,56$	$22,44 \pm 18,28$
SP	Počet SM	190	126	474
	Ø počet na teritorium	$10,56 \pm 19,67$	$7 \pm 18,59$	$26,33 \pm 20,06$
CL + SP	Počet SM	330	181	676
	Ø počet na teritorium	$12,22 \pm 17,71$	$6,70 \pm 16,16$	$25,04 \pm 19,57$

Tab. 4: Počty zaznamenaných pachových značek s průměrným počtem v teritoriu, po a proti proudu vodního toku (SM-downstream – pachové značky umístěné po proudu vodního toku, SM-upstream – proti proudu, SM v teritoriu – počet aktivních pachových značek v teritoriích).

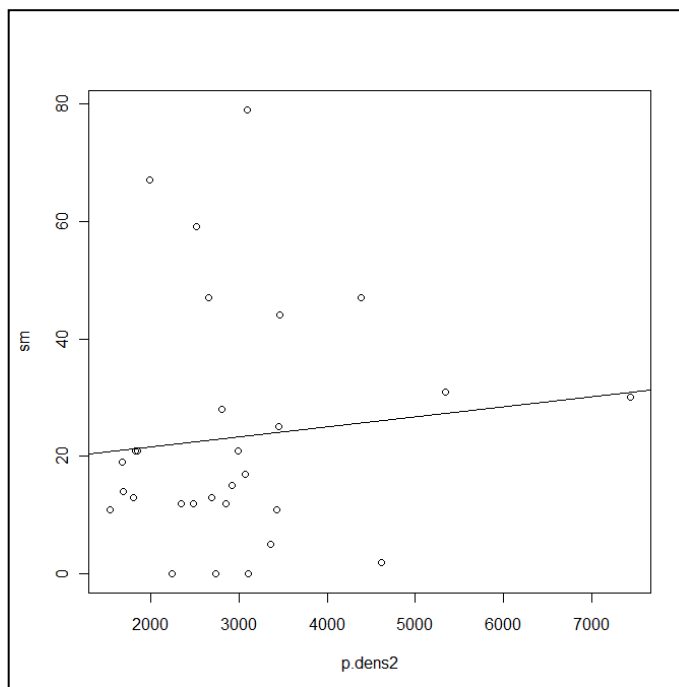
#### *Vliv abundance a denzity na umístěné pachové značky*

Stejně jako mezi ostatními základními populačními parametry byl i zde sledován vzájemný vztah (OBR. 12). Avšak test vlivu množství umisťovaných pachových značek k celkové abundanci v teritoriích vyšel neprůkazně (LIN. REGRESE:  $t_{1,27} = -0,589$ ;  $p = 0,561$ ). Hodnoty nevypovídají o větším množství pachových značek pokládaných početnějšími skupinami a ani fakt, že by skupiny s málo bobry hájily svá teritoria méně.



Obr. 12: Vyjádření vlivu abundance k počtu pachových značek zaznamenaných v těchto teritoriích.

Ani v případě populačního hustoty nebyl prokázán vliv umístování značek na různou vzdálenost mezi teritorii (LIN. REGRESE:  $t_{1,27} = 0,545$ ;  $p = 0,5902$ ) (OBR. 13). Bobři se tedy při značení neřídí vzdáleností okolních teritorií, různá populační hustota tedy u bobrů neznamená různou míru teritoriální aktivity.



Obr. 13: Vyjádření vlivu denzity k počtu umístěných pachových značek.



## 4.2 HLAVNÍ FAKTORY PROSTŘEDÍ

### 4.2.1 Stanovištní parametry

Ve sledovaném vzorku byl nejvíce zastoupen habitat typu lužní les a to ve 12 případech, druhým nejvíce zastoupeným byl v deseti teritoriích habitat drobných podhorských a horských vodních toků (drobný vodní tok). Landuse zemědělské krajiny se vyskytuje v sedmi případech (TAB PŘÍLOHA Č. 1). Rozložení typů habitatů v rámci obou oblastí je tedy poměrně rovnoměrné. Dle těchto hodnot není žádný ze sledovaných habitatů využíván častěji.

Všechna teritoria v oblasti CL se nacházejí v prostředí drobných vodních toků. Stejně je tomu při určování vodního typu, kterým je ve všech případech malý vodní tok. Z toho důvodu není možné, v rámci oblasti CL, sledovat rozdílnost velikosti či abundance teritorií v různých typech obývaného habitatu. Sedm z teritorií SP se nachází v zemědělské krajině, u zbylých 12 teritorií bylo landuse určeno jako lužní les. Co se týče vodních typů, byly zde zaznamenány všechny tři druhy. Nejvíce, konkrétně v deseti případech, je zastoupen typ malého vodního toku, naopak na velkých vodních tocích se nachází pět teritorií. Zbylá čtyři teritoria lze pozorovat na ramenech vodních toků.

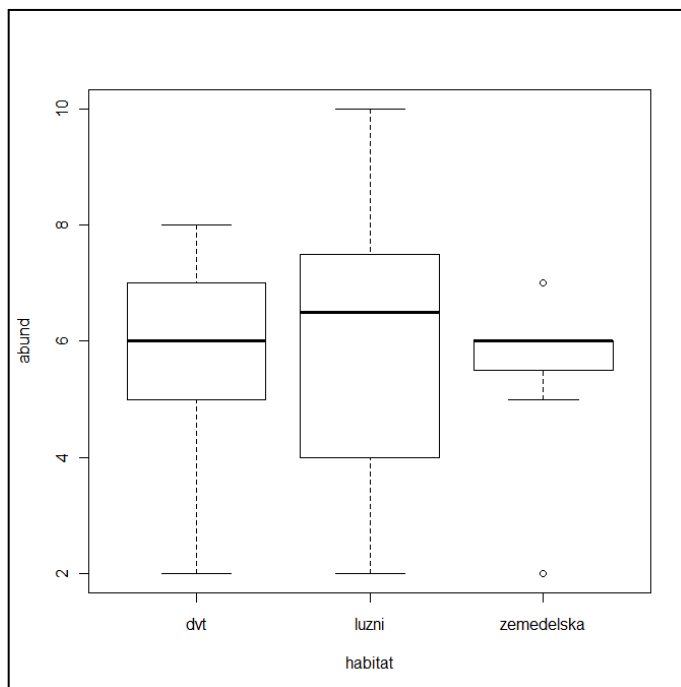
#### *Vliv obývaného habitatu na abundanci teritorií*

Podobně lze typ prostředí porovnat s abundancí teritorií vyskytujících se v různých typech landuse (TAB. 5). Samotná početnost v různých typech landuse vykazuje obdobnou hodnotu, avšak u rozptylů hodnot podobně jako u populační hustoty je patrná jistá variabilita v různých typech obývaného habitatu, největší se nachází v habitatu lužního lesa, naproti tomu v zemědělské krajině je početnost rodin poměrně konstantní.

		dvt	Lužní les	Zem. krajina
CL	Ø počet jedinců	5,40 ± 1,91	-	-
	Ø velikost teritoria (m <sup>2</sup> )	1 420 ± 307	-	-
SP	Ø počet jedinců	-	6,08 ± 2,25	5,43 ± 1,50
	Ø velikost teritoria (m <sup>2</sup> )	-	1 723 ± 648	2 637 ± 841

Tab. 5: Vyjádření průměrné početnosti a velikosti teritoria v různých typech obývaného habitatu na obou sledovaných oblastech (dvt - drobný vodní tok).

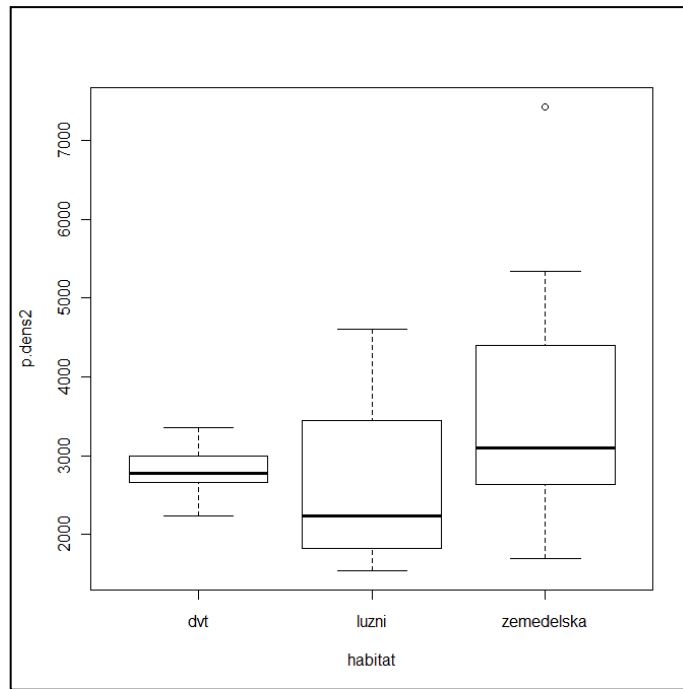
Z obdobné abundance, zjištěné pro obě oblasti, lze usuzovat, že prostředí nemá vliv na početnost skupin, ve statistickém výpočtu tento vztah vychází též neprůkazně (ANOVA:  $F_{2,26} = 0,3653$ ;  $p = 0,6975$ ). Jinými slovy kvalita habitatu není faktorem, jenž by zvyšoval početnost jedinců ve skupině (OBR. 14).



Obr. 14: Průměrná početnost teritorií nacházejících se ve třech základních biotopech.

### *Vliv obývaného habitatu na populační hustotu*

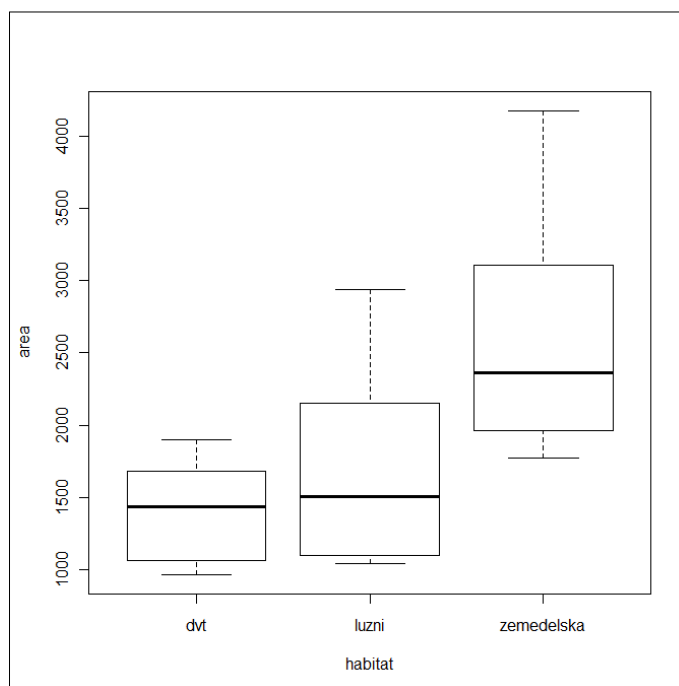
Velice obdobně je na tom i sledování posledního primárního populačního parametru, denzity, v různém typu stanoviště. Málo patrné jsou rozdíly v populační hustotě (reprezentované  $p.dens2$ ) v jednotlivých typech obývaného habitatu (ANOVA:  $F_{2,26} = 1,9594$ ;  $p = 0,1612$ ). Nižší populační hustotu vykazují habitat zemědělské krajiny na rozdíl od lužního lesa a drobného vodního toku (OBR. 15). Nicméně rozdíl je skutečně malý a nelze s přesnou jistotou předpovídat hustotu osídlení na rozdílných stanovištích. Je však třeba brát v úvahu použitou hodnotu denzity ( $p.dens2$ ), kterou je průměrná vzdálenost po linii vodního toku a s tím spojenou nabídku sítě vodních toků v lužních lesích a v zemědělské krajině. Tedy možnost bobrů přesunout se k vedlejšímu teritoriu. Proto byl testován i vztah denzity, definované parametrem  $p.dens1$  (tedy vzdálenost vzdušnou čarou), nicméně variabilita hustoty v různých landuse je poblíž hranice průkaznosti (ANOVA:  $F_{2,26} = 2,8791$ ;  $p = 0,07422$ ).



Obr. 15: Vyjádření populační hustoty (p.dens2) v různých typech obývaného habitatu.

### *Velikosti teritorií v různých typech habitatu*

Pro každý z obývaných typů prostředí lze stanovit průměrnou velikost teritoria. V habitatu drobných vodních toků tato hodnota dosahuje  $1420 \pm 307 \text{ m}^2$ , v lužních lesích je průměrná velikost teritoria  $1723 \pm 648 \text{ m}^2$  a v zemědělské krajině pak  $2637 \pm 841 \text{ m}^2$ . Z těchto výsledků lze pozorovat rozdíl ve velikosti teritoria v různém typu obývaného prostředí (OBR. 16, TAB. 5) a statistickým výpočtem lze tento fakt potvrdit (ANOVA:  $F_{2,26} = 7,5785$ ;  $p = 0,002552$ ). Obecně lze říci, že největší teritoria se nachází v habitatu zemědělské krajiny, který se nalézá na území SP, což je průkazně odlišné od ostatních typů (TUKEY HSD:  $p_{zem-luz} = 0,0171148$ ;  $p_{zem-dvt} = 0,0021492$ ). Tímto vztahem lze tedy do jisté míry potvrdit skutečnost, že na SP se vyskytují teritoria větší velikosti. Přesně naopak je tomu v případě teritorií CL, ty jsou menší průměrné velikosti a právě habitat drobných vodních toků, který zde představuje jejich využití, vykazuje ve sledovaném vzorku nejnižší průměrnou hodnotu. Jednotlivá teritoria s přiřazeným typem habitatu ukazuje TAB. PŘÍLOHY Č. 1.



Obr. 16: Zobrazení průměrné velikosti teritorií v různých typech obývaných habitatů.

#### 4.2.2 Porostní profil

Porosty byly hodnoceny v mnoha kategoriích od množství druhů v různých patrech k jejich podílu v celkovém porostním spektru. TAB. 6 zaznamenává nejdůležitější výsledné hodnoty vyjadřující zastoupení porostů uvnitř teritorií i s hodnotami pro nejvíce preferované dřeviny.

		Všechny porosty ( <i>ripar</i> )	Vrby + topoly ( <i>wp</i> ; <i>podil.wp</i> )	Topoly. ( <i>pop</i> ; <i>podil.p</i> )	Vrby ( <i>will</i> ; <i>podil.w</i> )
CL	Ø výměra porostu	6 321 ± 2 664	1 642 ± 1 590	191 ± 301	1 452 ± 1 615
	% zastoupení	100	25,98	3,01	22,97
SP	Ø výměra porostu	22 071 ± 17 032	5 258 ± 4 237	1 123 ± 1 319	4 135 ± 3 861
	% zastoupení	100	23,83	5,09	18,74
CL + SP	Ø výměra porostu	16 640 ± 15 766	4 011 ± 3 948	801 ± 1 169	3 210 ± 3 506
	% zastoupení	100	24,11	4,82	19,29

Tab. 6: Průměrné výměry porostů všech druhů dřevin v okolí teritorií, obou preferovaných rodů, topolů zvlášť, vrb zvlášť, vše společně s jejich procentuálním zastoupením v rámci všech druhů. Hodnoty jsou uvedeny pro všechny porosty (v keřovém i stromovém patře) v m<sup>2</sup>.

Z výše popsaných výsledků je patrný výskyt výrazně vyššího podílu dřevin rodu *Salix* spp. oproti druhému preferovanému rodu *Populus* spp., a to v obou sledovaných oblastech. Společně tyto dva rody zaujímají v teritoriu přibližně ¼ veškeré vegetační nabídky.

Výměry všech porostů i preferovaných rodů jsou v různých teritoriích zastoupeny velice variabilně, v mnoha teritoriích je minimální nabídka porostů, jiná teritoria jsou kvalitativně i kvantitativně vysoce bohatá. Směrodatná odchylka u hodnot poukazuje na velmi širokou variabilitu hodnot u parametru průměrné výměry všech porostů.

V tomto případě byly hodnoceny plochy porostů přímo na ploše teritoria a jejich podíly k velikostem teritorií. Obojí opět pro všechny druhy a zvláště pro preferované rody dřevin (TAB. 7).

	CL	SP	CL + SP
Průměrná velikost teritoria	1 420 ± 307	2 060 ± 849	1 839 ± 773
Průměrná plocha všech porostů v teritoriu	1 225 ± 254	1 789 ± 821	1 594 ± 732
Podíl plochy všech porostů k ploše teritoria	86,80 ± 13,70	89,04 ± 20,30	88,27 ± 18,32
Podíl ploch vrb a topolů k ploše teritoria	25,23 ± 21,90	29,12 ± 21,62	27,78 ± 21,79
Podíl plochy vrb k ploše teritoria	22,98 ± 22,53	24,15 ± 23,06	23,75 ± 22,89
Podíl plochy topolů k ploše teritoria	2,25 ± 3,27	4,97 ± 6,03	4,03 ± 5,40

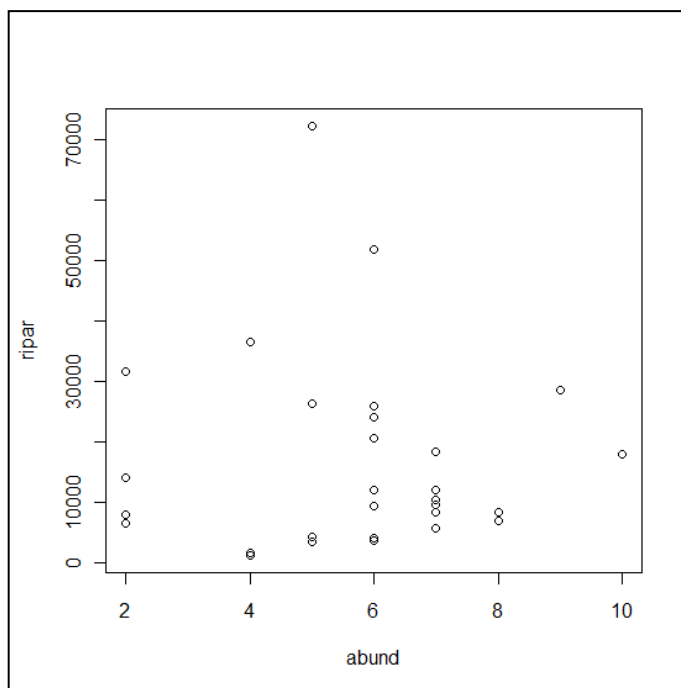
Tab. 7: Vyjádření průměrných podílů ploch všech zastoupených porostů k ploše teritoria, stejně tak podíly preferovaných dřevin. Hodnoty podílů jsou uvedeny v %, plochy v m<sup>2</sup>.

Plochy teritorií jsou dle těchto dat pokryty z více jak 88 % vegetací a preferované dřeviny zastupují přes 27 % celkového vegetačního pokryvu. Topoly mají výrazně nižší zastoupení než vrby. Vysoká směrodatná odchylka u podílů dřevin nasvědčuje vysoké míře rozdílnosti pokrytí v různých teritoriích. Trend je patrný u porostů vrb, některá teritoria dosahují pokrývnosti z 60 i 80 % jiná mají jedno až dvou procentní zastoupení dřevin tohoto druhu. Mezi dvěma sledovanými oblastmi není patrný rozdíl v pokrývnosti jejich teritorií ani v podílech vyskytujících se dřevin (ANOVA:  $F_{1,27} = 0,0914$ ;  $p = 0,7647$ ).

Co se týče podílu vrb a topolů v teritoriích v obou sledovaných oblastech nebyl zde zaznamenán větší rozdíl, stejně tak nejsou patrné difference v podílu těchto preferovaných porostů v různých typech habitatu.

#### *Vliv nabídky porostů na početnost teritorií*

Nabídku vegetace, jako jeden ze základních ekologických faktorů, je třeba řešit v prostředí samotné populace. Byl tedy sledován vzájemný vztah početnosti teritorií k celkové výměře porostů vyskytujících se v okolí. Výsledek testu (LIN. REGRESE:  $t_{1,27} = -0,131$ ;  $p = 0,896$ ) však nevypovídá o závislosti variability abundance na množství vegetační nabídky (OBR. 17). Nelze tedy říci, že by s přibývajícím množstvím vegetace v teritoriu bobří vytvářeli větší skupiny.

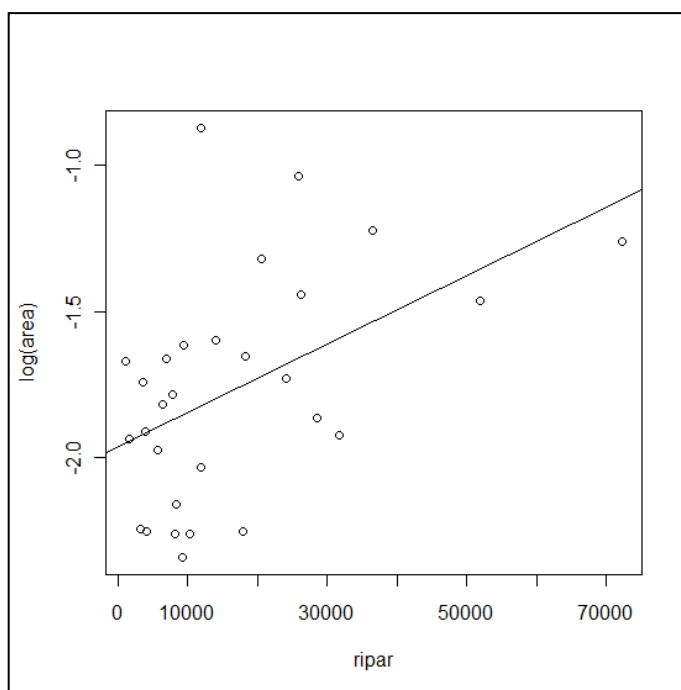


Obr. 17: Vztah početnosti k výměře všech porostů nacházejících se v okolí teritorií.

### Vliv nabídky porostů na velikost teritoria

Obdobně byl řešen vztah velikosti teritoria a výměry všech porostů v něm. Se vzrůstající velikostí teritoria roste i množství všech dřevin vyskytujících se v tomto teritoriu (OBR. 18) (LIN. REGRESE:  $t_{1,27} = 2,877$ ;  $p = 0,00776$ ). Což je ve skutečnosti logická úvaha, větší teritoria by v zásadě měla obsahovat větší množství porostů, zaujímat větší plochy, nicméně je třeba brát v úvahu habitat, ve kterém se teritorium nachází. Avšak tento jednoduchý vztah může odrážet fakt, že v prostředí menších populačních hustot si bobří mohou dovolit zabrat větší podíl dostupných zdrojů, nejsou limitováni vyšší konkurencí.

Podobný vztah byl vyjádřen konkrétně pro dřeviny obou preferovaných rodů (*Populus* spp., *Salix* spp.). Částečně průkazným parametrem (majícím vliv na rozsah teritoria) jest i míra zastoupení preferovaných dřevin v poměru k všem dřevinám v teritoriu (*podíl.wp*). Vztah, kdy roste množství preferovaných dřevin s rostoucí velikostí teritoria, se nachází u hranice statistické průkaznosti (GLM:  $t_{27,28} = 1,894$ ;  $p = 0,069$ ). Vztah spíše doplňuje předešlé tvrzení. Nejen tedy, že se vzrůstající nabídkou dřevin bobří obývají větší plochy, ale při zakládání a udržování teritorií může hrát roli taktéž nabídka nejvíce preferovaných zdrojů potravy.



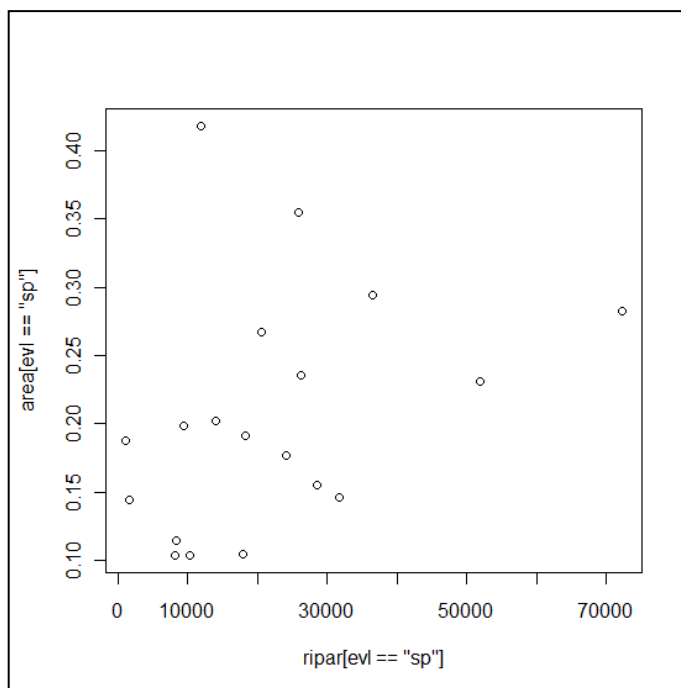
Obr. 18: Vztah vyjadřující vzrůstající množství dřevin s rostoucí velikostí teritorií.

#### *Vliv nabídky dřevin a populační hustoty na velikost teritorií*

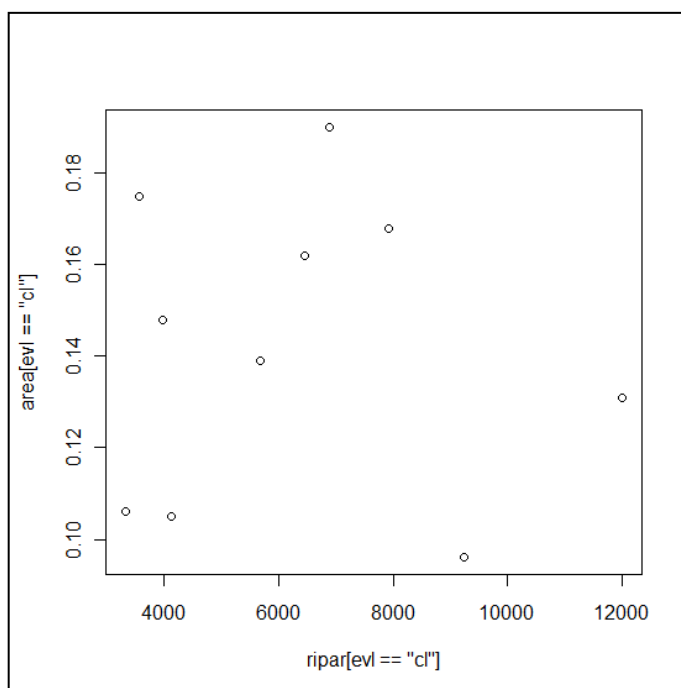
Z výsledku je patrná statistická průkaznost vztahu, kdy nabídka topolů v teritoriích, jež jsou od sebe vzdálenější (tedy v prostředí snižující se populační hustoty), roste s rostoucí velikostí teritorií. Pro jeho stanovení byl aplikován lineární model (GLM:  $t_{26,28(p.dens2)} = 3,050$ ;  $t_{26,28(p.dens2:pop)} = 2,085$ ;  $p_{p.dens2} = 0,00521$ ;  $p_{p.dens2:pop} = 0,04700$ ). Tímto vztahem je tedy doplněna hypotéza popsaná v kap. 4.1.3 Vliv populační hustoty na velikost teritorií.

#### *Vliv pokryvnosti a homogenity zdrojů na velikost teritorií*

Pokryvnost sledovaná v teritoriích, tedy množství dřevin vyskytující se v nich, byla sledována zvlášť pro obě oblasti. Statistickým výpočtem byl prokázán vztah pro SP, kde s rostoucí pokryvností rostou i velikosti teritorií (OBR. 19). V oblasti CL je tento faktor neprůkazný (OBR. 20). K výpočtu byl použit lineární model (GLM:  $t_{26,28(SP)} = 2,034$ ;  $t_{26,28(CL)} = -0,661$ ;  $p_{SP} = 0,0523$ ;  $p_{CL} = 0,5143$ ). Množství dřevin v teritoriu se tedy výrazně liší v obou oblastech.



Obr. 19: Vzájemný vztah velikosti teritoria a jeho pokryvnosti v SP. Se zvyšujícím množstvím dřevin v teritoriu, roste i jeho velikost.



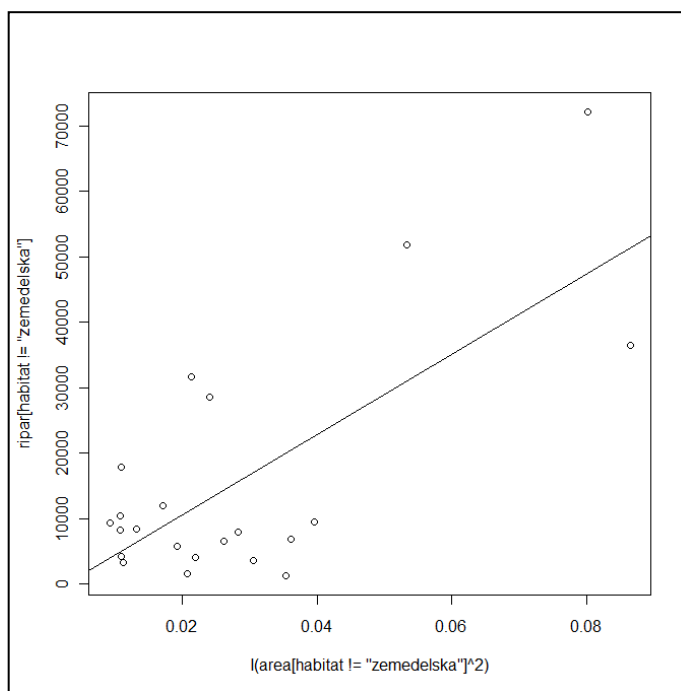
Obr. 20: Růst velikosti teritoria s rostoucí pokryvností nebyl v oblasti CL prokázán.

Kromě samotného množství dřevin v teritoriu hraje nemalou roli i jeho homogenita (tedy podíl, který dřeviny zaujímají na ploše teritoria). Statisticky prokázáný vzájemný vztah říká, že čím větší část teritoria obsahuje porost a zároveň je tento porost hustě zastoupen (větším množstvím dřevin – pokryvností) tím jsou obývaná teritoria větší (GLM:  $t_{27,28} = 2,064$ ;  $p = 0,0488$ ).



Vztah, kdy s rostoucí velikostí teritoria roste i množství dřevin v něm je statisticky prokázán pro habitat lužních lesů (LIN. REGRESE:  $t_{1,10} = 3,096$ ;  $p = 0,011331$ ), jelikož se jedná o souvislý lesní pokryv. Naopak by tomu mělo být v habitatu zemědělské krajiny, zde by s rostoucí velikostí teritoria mělo být méně dřevin, jelikož se jedná o podstatně chudší prostředí, avšak statisticky je vztah neprůkazný (LIN. REGRESE:  $t_{1,5} = -0,544$ ;  $p = 0,6096$ ).

Pokud tedy z výše popsaného vztahu (vliv pokrývnosti a homogenity zdrojů na velikost teritorií) budou vyloučena data právě zemědělské krajiny, je možné pozorovat přesnější mocninný vztah mezi faktory (LIN. REGRESE:  $t_{1,20} = 4,591$ ;  $p = 0,000177$ ). Jinými slovy pokud pomineme vliv zemědělské krajiny, lze průkazně říci, že s rostoucím množstvím nabídky porostů v teritoriu roste i jeho velikost (OBR. 21).

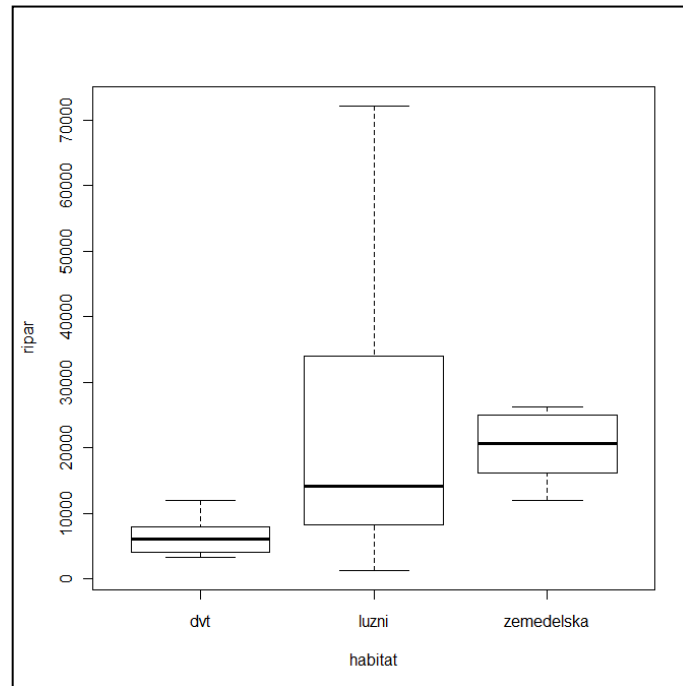


Obr. 21: S rostoucím množstvím porostů v teritoriu, roste i jeho velikost. Výsledný vztah je „očištěn“ o data k zemědělské krajině.

### *Variabilita porostů v jednotlivých typech landuse*

V rámci vzájemných vztahů mezi faktory prostředí byla sledována rozdílná variabilita nabídky dřevin v různých typech osídleného habitatu, tedy v různých landuse (OBR. 22). Jistá variabilita je patrná z výpočtu za použití analýzy variability (ANOVA:  $F_{2,26} = 3,9036$ ;  $p = 0,03292$ ), celkové statistické porovnání pak hovoří o proměnlivosti, ta je průkazná mezi drobnými vodními toky a lužním lesem (TUKEY HSD:  $p_{dvt-luz} = 0,0315972$ ;  $p_{zem-luz} = 0,9038554$ ;  $p_{zem-dvt} = 0,1511633$ ), v ostatních případech nebyla

variabilita prokázána. Tento výsledek vypovídá o faktu, že v habitatu drobných vodních toků se vyskytuje nejméně porostů, což mimo jiné může vycházet z odlišnosti velikostí teritorií. Jelikož v habitatech drobných vodních toků se vyskytují malá teritoria v porovnání s lužním lesem (OBR. 16, TAB. 5; viz. kap. 4.2.1 Velikost teritoria v různých typech habitatu).



Obr. 22:Rozdílná nabídka porostů v různých typech habitatu.

V souvislosti s výše popsány vztahy lze sledovat právě vliv množství nabídky porostů v jednotlivých typech habitatu na velikost teritorií. K výpočtu vztahu byl použit generalizovaný lineární model (GLM:  $t_{25,28}(\text{ripar:habitatluz}) = 2,417$ ;  $t_{25,28}(\text{ripar:habitatdtv}) = 0,169$ ;  $t_{25,28}(\text{ripar:habitatzem}) = 3,708$ ;  $p_{\text{ripar:habitatluz}} = 0,02328$ ;  $p_{\text{ripar:habitatdtv}} = 0,86729$ ;  $p_{\text{ripar:habitatzem}} = 0,00105$ ). Výsledek modelu říká, že velikost teritoria roste s množstvím porostů a to zejména v lužních lesích a v zemědělské krajině, v případě drobných vodních toků není faktor v této kombinaci průkazný.

## 5. DISKUSE

### 5.1 ZÁKLADNÍ POPULAČNÍ PARAMETRY

#### *Početnost, populační hustota, velikost teritorií*

Abundance teritorií, odhadnutá na základě odchycených jedinců a přímého pozorování v teritoriích, vykazuje průměrnou hodnotu 5,69 jedinců. Tento výsledek víceméně koresponduje s hodnotou, jež uvádí jeden z prvních autorů BRADT (1938), jeho hodnota je 5,1. K podobnému číslu došel i SVENDSEN (1980), který však početnost porovnával v různém ročním období, hodnota ze zimy před disperzí činila 5,85, po dispersi 4,09. Stanovená početnost tedy koresponduje spíše s jeho hodnotou před disperzí, nicméně finální odhad byl stanoven až po pozorování a odchycích, probíhajících v létě, tedy v době, kdy jsou již v teritoriu přítomna mláďata. O čemž vypovídá i fakt, že ve většině ze sledovaných teritorií byla přítomnost mláďat zaznamenána. Rodiny tedy byly kompletní a počet jejich členů plně odpovídá hodnotě, jež SVENDSEN (1980) udává. Obě oblasti vykazují stejnou abundanci jejich teritorií.

Populační hustota byla řešena v rámci dvou definic (*p.dens1*, *p.dens2*). Obě vyjadřují průměrnou vzdálenost k okolním teritoriím v okruhu 2,5 km, první definice je zúžena na vzdálenosti vzdušnou čarou, druhá pak po vodním toku. Obě byly součástí testovaných hypotéz, avšak pouze druhá definice (*p.dens2*) se ukázala mít jistou vypovídající hodnotu. V závislosti na tomto zjištění byla při výsledných vlivech uvažována právě hodnota této definice. Vypovídající hodnota *p.dens2* by mohla reprezentovat skutečnost, že pro bobry je vzdálenost k okolním teritoriím po linii vodního toku podstatnější než vzdálenost k sousednímu teritoriu vzdušnou čarou. Nicméně je potřeba brát v úvahu i disperzi mladých jedinců v jarním období (ROSELL et NOLET 1997, ROSELL et al. 1998), jelikož všechna teritoria v okolí emitují tou dobou subadulty a čím je těchto teritorií v okolí více, tím je na oblast kladen větší tlak. Tento tlak pak může působit na celé teritorium, ne jen v částech po linii vodního toku a projevit se tak na stabilitě samotného teritoria.

Délka teritorií a velikost užívané plochy, jsou dva termíny pro vyjádření rozsahu prostoru, který bobři zaujímají a aktivně hájí. V rámci práce byly sledovány oba parametry. Konkrétně byla zjištěna délka teritoria (obývaná část vodního toku), ze které pak byla vypočtena velikost obývané plochy. Právě velikost teritoria se

ukázala být přijatelnějším a využitelnějším parametrem při řešení konkrétních vztahů, jak vyšlo ze statistického hodnocení. Nicméně většina, převážně kontinentálních autorů jako vypovídající parametr v tomto ohledu, uvádí právě délku teritoria (FUSTEC et al. 2001, ROSELL et HERR 2004, CAMPBELL et al. 2005). Pohyb bobrů tak zužují pouze na bezprostřední prostor na linii vodního toku. V práci uvažovaná obývaná plocha je délkou vodního toku s připojením okolního území do vzdálenosti deseti metrů. Jelikož součástí práce jsou i analýzy vztahů obývaných ploch a prostředí s vegetačním pokryvem, právě parametr velikosti by tak mohl při těchto analýzách lépe reprezentovat skutečný stav. Plošné jednotky k vyjádření obývané plochy například užívá WHEATLEY (1997), nicméně ve své práci se zabývá spíše velikostí domovského okrsku než konkrétně teritorii.

### *Scent marks jako projev teritoriality*

Umístování pachových značek v teritoriu bylo sledováno v oblasti celého teritoria a po i proti směru vodního toku k dalšímu teritoriu. Během hodnocení způsobu umístování bylo zjištěno, že bobři na obou oblastech umísťují pachové značky výrazně častěji po proudu vodního toku (downstream). Což je v rozporu s jinými pracemi. ROSELL (2001) a ROSELL et al. (1998) uvádějí výraznější podíl značek právě proti proudu vodního toku. Což se jeví i logičtěji, jelikož právě ze směru proti proudu bobři očekávají příchod migrujících subadultů. Tento rozpor by mohl být spojen s faktem, že po proudu vodního toku se vyskytují v obou oblastech zdrojové původní populace, ze kterých se na sledované oblasti bobři šířili. Pravděpodobně jsou zde i vyšší populační hustoty a bobři na tuto skutečnost reagují umístováním pachových značek právě po proudu vodního toku. S volbou a intenzitou umístovaných značek by mohlo být spojené i nasycení prostředí, v místech, kde populace nedosáhla nosné kapacity prostředí, by bobři nemuseli být tolik teritoriálně aktivní proti potenciálním osidlovatelům. Řídí se pravděpodobně jiným systémem, nicméně tato otázka by byla třeba dále analyzovat a statisticky hodnotit.

### *Vzájemné vztahy mezi primárními populačními parametry*

Při studiu teritoriality se jako první nabízí otázka, zda je velikost obývané plochy determinována množstvím jejích členů, resp. zda skupiny na zvyšující se abundanci reagují i zvětšením svého území. Tento vztah ovšem nebyl v práci prokázán, stejně tak CAMPBELL et al. (2005) ve své studii nevykazují vzájemné korelace. Bobr evropský však není jediným teritoriálním druhem, který se při zakládání teritorií pravděpodobně řídí jiným systémem. Tento trend je možné pozorovat i u jiného sociálně žijícího savce,

kterým je jezevec lesní (*Meles meles*), ani u něj nebyl prokázán vzájemný vztah velikosti teritoria a množství členů jeho skupiny (JOHNSON et al. 2001).

Denzita bobrů je limitována jejich teritorialitou (NOLET et ROSELL 1994), její stav tedy může odrážet třeba velikost obývané plochy. Populační hustota i velikost teritorií jsou primárními populačními parametry, které mohou vypovídat třeba o způsobu osidlování. Právě proto byl testován jejich vzájemný vztah. Statisticky byla závislost prokázána a říká, že s rostoucí průměrnou vzdáleností k sousedním teritoriím (klesající denzitou), roste i velikost těchto teritorií.

V oblasti SP byla zaznamenána menší populační hustota a stejně tak její teritoria dosahují i dvojnásobně větších velikostí, než je tomu v CL. Výsledek výše popsané hypotézy hovoří o závislosti velikosti teritorií a populační hustoty. V oblasti SP je tento trend velice výrazný a odpovídá podmínkám tohoto stanoviště. Veliká teritoria Soutoku – Podluží reflektují malou populační hustotu v jejich okolí, jinými slovy čím jsou od sebe více vzdálená teritoria, tím jsou větší. Na CL tento trend nebyl zaznamenán, zdejší teritoria jsou obecně velmi malá a i populační hustota zde dosahuje malých hodnot. Populační hustota v Českém lese vykazuje tendenci klesat právě s klesající velikostí bobrem užívané plochy.

Dalším hodnoceným kritériem bylo do jaké míry a zda vůbec je umístování pachových značek ovlivněno abundancí v teritoriích. Jinými slovy, zda s přibývajícím množstvím bobrů v teritoriu roste i množství umístěných značek. Avšak tento vliv vyšel v testu neprůkazně, větší či menší počet jedinců v teritoriu tedy nemá vliv na intenzitu umístovaných značek. Vliv velikosti teritoria na množství pachových značek nebyl testován, jeho výsledek by patrně nevypovídal o vzájemné souvislosti. Jelikož bobři umisťují pachové značky převážně na hranicích teritorií (RICHARD 1967, ROSELL et NOLET 1997, ROSELL et al. 1998), velikost samotného teritoria v tomto případě nehraje větší roli. Při obhajobě jsou pro bobry důležité hranice na vodním toku a zabránění vstupu jiného jedince. Žádný signifikantní vztah mezi těmito faktory nezaznamenal ani ROSELL et al. (1998).

## 5.2 PROSTŘEDÍ, ZDROJE A JEJICH VZÁJEMNÉ VZTAHY

Bobři ve sledovaném vzorku nejčastěji obývají habitat typu lužního lesa následovaný habitatem drobných horských a podhorských vodních toků a posledním výběrem je habitat zemědělské krajiny. Už jen z tohoto sledu vybraných habitatů

by mohl být patrný fakt, že bobři při výběru prostředí dávají přednost na dřeviny a vodní prostředí bohatším lokalitám.

Navzdory silně variabilní nabídce dřevin v různých teritoriích, kdy některá teritoria jsou plně porostlá dřevinami a jiná vykazují jen minimální podíl v zabraném prostoru, mezi oběma sledovanými oblastmi nebyla zaznamenána výrazná odlišnost. Zvláště byly hodnoceny také dřeviny bobrem nejvíce preferovaných rodů *Salix* spp a *Populus* spp. (WILSON 1971), které se na lokalitách vyskytují přibližně z 1/4 nabídky všech porostů.

Zkoumaná variabilita porostů v různých typech landuse vykazuje průkazný rozdíl mezi drobnými horskými a podhorskými vodními toky a lužními lesy, tedy v právě prvně zmíněném habitatu se nachází méně porostů. Tento fakt může být způsoben i samotnou velikostí teritorií, jelikož na drobných vodních tocích, jež se nachází v oblasti CL, byla registrována teritoria menších velikostí.

### 5.3 VZÁJEMNÉ VZTAHY POPULAČNÍCH PARAMETRŮ A ZDROJŮ

Samotná časoprostorová dostupnost zdrojů má schopnost ovlivnit velikost sociální skupiny, všeobecně tedy může připustit život v takové skupině (MACDONALD 1983). BELOVSKY (1984) očekává, že abundance bobrů je funkcí jejich energetického příjmu, který je determinován právě dostupností zdrojů. V této práci však nebyla podobná korelace prokázána. Bobři na sledovaných lokalitách nemají sklon zakládat větší skupiny v lepších habitatových podmínkách. Prostředí, jako typ osídleného habitatu a jejich vegetační nabídka, tedy není pravděpodobně faktorem, jenž by ovlivňoval reprodukční zdatnost rodin. Stejně jako nehraje roli ve volbě velikosti užívané plochy nebo zakládání teritorií méně či více od sebe vzdálených. Nabídka zdrojů, jakožto exogenní proměnná, pravděpodobně nemá vliv na abundanci ani velikost obývané plochy. Zdá se tedy, že vzájemné vztahy je potřeba hledat spíše na úrovni endogenní, čili na chování samotných bobrů, jejich fitness, partnerských preferencích apod.

Dle definice ekonomicky obhajitelného území (BROWN 1964), kdy se jedinci snaží uhájít co možná největší množství zdrojů na co nejmenším prostoru, by tedy v prostředí s hustším a kvalitnějším zapojením zdrojů měli jedinci obývat menší teritoria. Avšak toto pravidlo nemusí platit vždy, poněvadž i větší plochy obsahují časovou a prostorovou variabilitu těchto zdrojů (JOHNSON et al. 2002). A právě na základě výsledků této práce je patrný opačný efekt, než by se očekávalo dle pravidla

ekonomické obhajitelnosti. Říká, že čím větší část teritoria obsahuje porost a zároveň je tento porost hustě zastoupen, tím jsou obývaná teritoria větší. K podobnému závěru došel též CAMPBELL et al. (2005), jimi sledovaná teritoria nekorespondují s pravidlem ekonomicky obhajitelné velikosti území, založené čistě na množství zdrojů, ale berou v potaz také kvalitu porostu a říkají, že větší teritoria jsou proporcionálně bohatší. Úplně opačného názoru jsou autoři FUSTEC et al. (2001), ti ovšem sledovali velikost domovského okrsku a říkají, že jeho velikost signifikantně nekoreluje s nabídkou zdrojů. Nicméně v této studii byla velikost okrsku sledována pouze na základě množství pachových značek a změnách jejich umístění – což může přinášet chybu. Naproti tomu CAMPBELL et al. (2005) determinují velikost teritorií pomocí radiotelemetrie, jako tomu je v této práci. Nejen z tohoto důvodu, ale i díky faktu, že FUSTEC et al. (2001) zkoumali nově založené populace, se lze spíše přiklonit k výsledku dle CAMPBELL et al. (2005) a potvrdit tak výše prokázanou hypotézu. Tedy že velikost teritoria je odrazem nabídky zdrojů a nejen jejich množství, ale také homogenity a kvality.

Tendence růstu množství zdrojů s velikostí teritoria se může jevit logicky, neboť kde jsou velká teritoria, musí se zvyšovat i jejich pokryvnost. Nicméně v tomto vztahu hraje roli i homogenita porostů. S hustým zastoupením je teritorium homogennější a zaplněnější, což bobra láká k obhajobě větších, takto kvalitních lokalit. V případě mozaikovitě distribuce porostů, bobr nemá tendenci hájit velké území, které by obsahovalo i bezporostové zóny, protože v nich by musel vynaložit další energii na obhajobu bez přímého užitku z něj. Ve větších teritoriích má bobr četnou nabídku potravních zdrojů. Pokud mají bobři dostatečné množství zdrojů a navíc na kvalitních stanovištích, tím jsou potravně selektovanější a vybírají si více jimi preferovaných dřevin. Dle získaných výsledků je patrné, že ve sledovaných lokalitách se bobři, při zakládání svých teritorií, řídí mimo jiné dostupností topolů v nabídce všech zdrojů potravy. Nabídka a následná preference lokalit s výskytem topolu pouze doplňuje výše popsané vztahy a říká, že bobři skutečně při výběru teritoria hledí na kvalitu prostředí. Jedinou odlišnost může vykazovat habitat zemědělské krajiny, ten by obecně měl vykazovat menší pokryvnost i méně kvalitnější nabídku porostů. Pokud byla v analýze velikosti teritorií a nabídky zdrojů data „očišťena“ o zemědělskou krajinu, celková průkaznost se zvýšila a i vypovídací hodnota vztahu rázem vzrostla.

Vedle tohoto vztahu zde hraje důležitou roli i populační hustota. Právě ta rozhoduje o obývání a udržování různě velikých teritorií. V prostředí nízké populační hustoty si bobři mohou dovolit zabírat velká teritoria, čímž se jim zvyšuje i nabídka zdrojů. I přestože by obývané teritorium bylo kvalitní a proto by pro bobry nebylo

nezbytné hájit veliké teritorium, za nízké denzity si tento přepych mohou dovolit. Nejsou limitováni konkurenčním tlakem, nemusí tedy vynakládat přílišnou energii na uhlídání mnoha kvalitních zdrojů. Tím spíše toto platí v případě, že v takovém hájeném prostoru se jim vyskytují zásoby topolů a čím více ho tam mají, tím větší teritoria jsou ochotni udržovat, samozřejmě za stavu nízké denzity.



## 6. SHRnutí A ZávĚR

Otázka teritoriality bobra evropského (*Castor fiber L.*) byla v diplomové práci řešena v postupném sledu tří dílčích cílů. První dva cíle se vztahovaly ke sběru, zpracování a sumarizaci dat týkající se základních populačních parametrů a parametrů charakterizující prostředí, ve kterém bobři žijí. Těmto fázím následovalo testování vzájemných vlivů a vztahů nejen mezi samotnými faktory obou skupin, ale v komplexním měřítku, tak aby bylo možné definovat čím je teritorialita bobra řízena, na čem závisí a co případně odráží.

Celá problematika byla řešena pro dvě populace bobra, obývajících centrální část Českého lesa a území Soutoku – Podluží na jižní Moravě. V těchto oblastech bylo celkově vybráno 29 modelových teritorií, v nichž byl soubor jevů posuzován.

Prvotním parametrem, který může vypovídat o populacích bobrů i teritorialitě je jejich abundance. Regresními analýzami byl zjištěn fakt, že abundance není moderována nabídkou prostředí, jež bobři obývají, ale ani populačními parametry jako je denzita, velikost užívané plochy či teritoriální projevy jejich členů. Variabilitu abundance je tedy třeba hledat na jiné než exogenní úrovni. Nepřímo se tedy nabízí otázka hledání vlivů a testování vztahů na úrovni spíše endogenní.

Při sledování velikosti teritorií byla prokázána určitá korelace s populační hustotou. Pomocí generalizovaných lineárních modelů bylo prokázáno, že velikost teritoria je závislá na populační hustotě, a to tak že s klesající denzitou roste velikost teritorií. Zmíněný vztah o to více platí v určitých podmínkách prostředí, tedy s klesající denzitou roste i velikost obývané plochy a tento růst je patrnější v prostředí, kde je nabídka preferovaných dřevin, konkrétně topolů. Velikosti teritorií dále souvisí s množstvím porostů, které jsou na tomto teritoriu navíc hustě zastoupeny, což je naprosto průkazné pro teritoria Soutoku – Podluží, který je reprezentován habitatem lužního lesa. Jinými slovy velikost teritoria je pravděpodobně řízena populační hustotou, jako faktorem odrážejícím stav populace. Z hlediska nabídky prostředí je proměnlivá velikost nejspíše determinována množstvím a kvalitou nabízeného prostředí.

Závěrem se lze pokusit zodpovědět otázku, čím je teritorialita bobra evropského v našich kontinentálních podmínkách tedy řízena? Strategii teritoriálního života ve skupině, který si bobři zvolili, projevují mimo jiné zakládáním teritorií. Výběr takového prostoru pravděpodobně podmiňují nabídce zdrojů, která je na potenciálním místě k dispozici a vedle samotného prostředí jsou ovlivňováni populační hustotou,

tedy množstvím a vzdáleností k okolním rodinám. Těmto faktorům přizpůsobují výběr teritoria a jeho obhajobu. Svůj prostor brání pachovým značením, jehož systém umístování je za současného stavu populace v našich podmínkách řízen pravděpodobně jinými než populačními a habituelními faktory. Stejně tak množivost a zakládání rodiny je pravděpodobně moderováno spíše faktory vnitřního prostředí. Tyto populační parametry jsou proto otázkou dalšího zkoumání a hodnocení, avšak výsledky práce mohou pomoci s nasměrováním dalších výzkumů a hypotéz.

## 7. PŘEHLED LITERATURY A POUŽITÝCH ZDROJŮ

- ADAMS E.S., 1990:** Boundary disputes in the territorial ant *Azteca trigona*: effects of asymmetries in colony size. *Anim. Behav.* 39: 321–328.
- ADAMS E.S., 2001:** Approaches to the study of territoriality size and shape, *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 32: 277-303.
- ALEKSIUK M., 1968:** Scent-mound communication, territoriality, and population regulation in beaver (*Castor canadensis* Kuhl). *J. Mammal.* 49: 759-762.
- ALEXANDER R.D., 1974:** The evolution of social behaviour. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 325-383.
- AOPK, 2007:** Návrh péče o významná stanoviště a druhy rostlin a živočichů na území EVL Soutok - Podluží, EVL Niva Dyje a PO Soutok - Tvrdonicko. *Agentura ochrany přírody a krajiny ČR*, online: [http://www.entu.cas.cz/~cizek/LuzniLesProblemy\\_literatura%20a%20podklady/](http://www.entu.cas.cz/~cizek/LuzniLesProblemy_literatura%20a%20podklady/), cit. 26. 2. 2011.
- AOPK, 2006a:** Natura 2000: Evropsky významné locality v České republice. *Agentura ochrany přírody a krajiny ČR*, online: [http://www.nature.cz/natura2000-design3/web\\_lokality.php?cast=1805&akce=karta&id=1000040870](http://www.nature.cz/natura2000-design3/web_lokality.php?cast=1805&akce=karta&id=1000040870), cit. 15. 2. 2011.
- AOPK, 2006b:** Natura 2000: Evropsky významné locality v České republice. *Agentura ochrany přírody a krajiny ČR*, online: [http://www.nature.cz/natura2000-design3/web\\_lokality.php?cast=1805&akce=karta&id=1000041303](http://www.nature.cz/natura2000-design3/web_lokality.php?cast=1805&akce=karta&id=1000041303), cit. 20. 2. 2011.
- BAKER B.W. et HILL E.P., 2003:** Beaver (*Castor canadensis*). In: FELDHAMER G.A., THOMPSON B.C., CHAPMAN J.A., [eds]: Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. *The Johns Hopkins University Press, Baltimore*: 288-310.
- BEGON M., HARPER J.L., TOWNSEND C.R., 1996:** Ecology: individuals, populations, and communities, *Blackwell Science, Boston*: 1068 s.
- BELOVSKY G.E., 1984:** Summer diet optimization by beaver. *Am. Midl. Nat.* 111: 209-222.
- BERGERUD A.T. et MILLER D.R., 1977:** Population dynamics of Newfoundland beaver. *Canadian Journal of Zoology* 55: 1480-1492.
- BOWMAN J., JAEGER, J.A.G., FAHRIG L., 2002:** Dispersal distance of mammals is proportional to home range size. *Ecology* 83 (7): 2049-2055.
- BRADT G.W., 1938:** A study of beaver colonies in Michigan. *J Mammal* 19:139-162.

- BRECK S.W., WILSON K.R., DOUGLAS A.C., 2001:** The demographic response of bank-dwelling beavers to flow regulation: a comparison on the Green and Yampa rivers. *Can. J. Zool.* 79: 1957-1964.
- BROWN J.L., 1964:** The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin* 76: 160-169.
- BURGER J., 1981:** Super territories: a comment. *Am. Nat.* 118: 578-580.
- BURT W.H., 1943:** Territory and home range concepts as applied to mammals. *J. Mammal.* 24: 346-352.
- CAMPBELL R.D., ROSELL F., NOLET B.A., DIJKSTRA V.A.A., 2005:** Territory and group sizes in Euroasian beaver (*Castor fiber*): echoes of settlement and reproduction. *Behav. Ecol. Sociobiol* 58: 597-607.
- CARR G.M. et MACDONALD D.W., 1986:** The sociality of solitary foragers: a model based on resource dispersion. *Anim. Behav.* 34: 1540-1549.
- CAUGHLEY G., 1966:** Mortality patterns in mammals. *Ecology* 47: 906-918.
- CAUGHLEY G. et KREBS J.C., 1983:** Are big mammals simply little mammals writ large? *Oecologia* 59: 7-17.
- CLOBERT J., WOLFF J.O., NICHOLS J.D., DANCHIN E., DHONDT A.A., 2001:** Introduction. In: CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A., NICHOLS J.D. [eds]: *Dispersal*. Oxford University Press, New York: 17-21.
- CLUTTON-BROCK T.H., BROTHERTON P.N.M., SMITH R., MCILRATH G.M., KANSKY R., GAYNOR D., O'RIAIN M.J., SKINNER J.D., 1998:** Infanticide and expulsion of females in a cooperative mammal. *Proc. R. Soc. London B* 265: 2291-2295.
- ČERVENÝ J., MÁLKOVÁ P. et BUFKA L., 2000:** Současné rozšíření bpbra evropského (*Castor fiber*) v západních a jižních Čechách. *Lynx* 31: 13-22.
- DAMUTH J., 1981:** Home range, home range overlap, and species energy use among herbivorous mammals. *Biol. J. Linnean. Soc.* 15: 183-193.
- DAVIES N.B., 1980:** The economics of territorial behaviour in birds. *Ardea* 68: 63-74.
- DAVIES N.B., 1978:** Ecological questions about territorial behaviour. In: KREBS J.R. et DAVIES N.B. [eds]: *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 317-350.
- DAVIES N.B. et HOUSTON A.I., 1984:** Territory economics. In: KREBS J.R. et DAVIES N.B. [eds]: *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 148-169.

- DESTEFANO S, KOENEN K.K.G., HENNER C.M., STRULES J., 2006:** Transition to independence by subadult beavers (*Castor canadensis*) in an unexploited, exponentially growing population. *Journal of Zoology* 269: 434-441.
- DOBSON F.S., 1982:** Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Anim. Behav.* 30: 1183-1192.
- EISENBERG J. F. et KLEIMAN D. G., 1972:** Olfactory communication in mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 3: 1-32.
- ERB J., BOYCE M.S., STENSETH N.C., 2001:** Population dynamics of large and small mammals. *Oikos* 92: 3-12.
- FRYXELL J.M., 2001:** Habitat suitability and source-sink dynamics of beavers. *Journal of Animal Ecology* 70: 310-316.
- FUSTEC J., LODE T., LE JACQUES D., CORMIER P., 2001:** Colonization, riparian habitat selection and home range size in a reintroduced population of European beavers in the Loire. *Freshwater Biology* 46: 1361-1371.
- GALLANT D., BÉRUBÉ C.H., TREMBLAY E., VASSEUR L., 2004:** An extensive study of the foraging ecology of beavers (*Castor canadensis*) in relation to habitat quality. *Can. J. Zool.* 82: 922–933.
- GETTY T., 1981:** Competitive collusion: the preemption of competition during the sequential establishment of territories. *Am. Nat.* 118: 426-431.
- HARESTAD, A.S. et BUNNELL F.L., 1979:** Home range and body weight - a reevaluation. *Ecology* 60: 389-402.
- HEIDECHE D., 1989:** Ökologische Bewertung von Biberhabitaten. *Säugetierkd Inf.* 3/13: 13-28.
- HALLEY D.J. et ROSELL F., 2002:** The beaver's reconquest of Eurasia: status, population development and management of a conservation success. *Mammal Rev.* 32/3: 153-178.
- HIXON M.A., 1980:** Food production and competitor density as the determinants of feeding territory size. *American Naturalist* 115: 510-530.
- HOSTÝNEK J. et TOLASZ R., 2005:** Podnebí. In: DUDÁK V. [red]: Český les – příroda, historie, život. *Baset, Praha*, 83-91.
- HUTCHINGS M.R. et WHITE P.C.L., 2000:** Mustelid scent-marking in managed ecosystems: implications for population management. *Mammal Rev.* 30: 157-169.
- JOHNSON D.D.P, KAYS R., BLACKWELL P.G., MACDONALD D.W., 2002:** Does the resource dispersion hypothesis explain group living? *Trends in Ecology and Evolution* 17(12): 563-570.

- JOHNSON D.D.P., MACDONALD D.W., NEWMAN C., MORECROFT M.D., 2001:** Group size versus territory size in group-living badgers: a large-sample field test of the Resource Dispersion Hypothesis. *OIKOS* 95: 265-274.
- KELT D.A. et VAN VUREN D.H., 1999:** Energetic constraints and the relationship between body size and home range area in mammals. *Ecology* 80: 337-340.
- KELT D.A. et VAN VUREN D.H., 2001:** The ecology and macroecology of mammalian home range area. *The American Naturalist* 157: 637-645.
- KLEBANOVÁ L., KOUŘIL M., KOSTKAN V., 2010:** Předpoklady osídlení NP Podyjí – Thayatal bobrem evropským. *Příroda, Praha* 27: 169-179.
- KREBS C.J., 1978:** A review of the Chitty Hypothesis of population regulation. *Can. J. Zool.* 56 (12): 2463-2480.
- LAŠTŮVKA Z. et KREJČOVÁ P., 2000:** Ekologie, *Konvoj, Brno*: 185 s.
- LINSTEDT S.L., MILLER B.J., BUSKIRK S.W., 1986:** Home range, time, and body size in mammals. *Ecology* 67: 413-418.
- MACDONALD D.W. 1983:** The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* 301: 379-384.
- MACKOVIČ P., JATOVÁ M., DEMEK J., SLAVÍK P. [eds], 2007:** Brněnsko. In: MACKOVIČ P. et SEDLÁČEK M. [eds]: Chráněná území ČR, svazek IX., *Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha*, 932 s.
- MACLEAN S.F. et SEASTEDT T.R., 1979:** Avian territoriality: sufficient resources or interference competition. *The American Naturalist* 114: 308-312.
- MAHER C.R. et LOTT D.F., 1995:** Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal behavior* 49: 1581-1597.
- MAKARIEVA A.M, GORSHKOV V.G., LI B.L., 2005:** Why do population density and inverse home range scale differently with body size? *Ecol. Complex.* 2: 259-271.
- MCNAB B.K., 1963:** Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist* 97: 133-140.
- NEUHÄUSLOVÁ Z. et CHYTRÝ M., 2010:** L2 Lužní lesy. In: CHYTRÝ M., KUČERA T., KOČÍ M., GRULICH V., LUSTYK P. [eds]: Katalog biotopů České republiky, *Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha*, 266-277.
- NITSCHKE K.A., 1985:** Reviermarkierung beim Elbebiber (*Castor fiber albicus*). *Mitt. Zool. Ges. Braunau* 4: 259-273.
- NOBLE G. K., 1939:** The role of dominance in the life of birds. *Auk* 56: 263-273.
- NOVAKOWSKI N.S., 1965:** Population dynamics of beaver population in northern latitudes. *Ph.D. Thesis, University of Saskatchewan*, 154 s.

- ORIAN G.H. et PEARSON N.E., 1979:** On the theory of central place foraging. *In:* D.J. HORN D.J., MITCHELL R.D., STAIRS G.R. [eds]: Analysis of ecological systems. *Ohio State University Press, Columbus, 154-177.*
- OSBORN D.J., 1953:** Age classes, reproduction, and sex ratios of Wyoming beaver. *Journal of Mammalogy 34/1: 27-44.*
- OSTFELD R.S., 1990:** The ecology of territoriality in small mammals. *Trends in Ecology and Evolution 5: 411-415.*
- PALPHRAMAND K.L., NEWTON-CROSS G., WHITE P.C.L, 2007:** Spatial organization and behaviour of badgers (*Meles meles*) in a moderate-density population. *Behav Ecol Sociobiol 61: 401-413.*
- PATTERSON I.J., 1980:** Territorial behaviour and the limitation of population density. *Ardea 68: 53-62.*
- PAYNE N.F. 1984:** Population dynamics of beaver in North America. *Acta Zool. Fennica 172: 263-266.*
- REISS M., 1988:** Scaling of home range size: body size, metabolic needs and ecology. *Trends Ecol. Evol. 3: 85-86.*
- RICHARD P.B., 1967:** Le determinisme de la construction des barrages chez le castor du Rhone. *La terre et la vie 4: 339-470.*
- ROSELL F., 2001:** The function of scent marking in beaver (*Castor fiber*) territorial defense. [PhD dissertation. Norwegian University of Science and Technology, Trondheim].
- ROSELL F., HERR J., 2004:** Use of space and movement patterns in monogamous adult Eurasian beavers (*Castor fiber*). *J. Zool. London 262: 257-264.*
- ROSELL F. et BJØRKØYLI T., 2002:** A test of the dear enemy phenomenon in the Euroasian beaver. *Anim. Behav. 63: 1073-1078.*
- ROSELL F., JOHANSEN G., PARKER H., 2000:** Eurasian beavers (*Castor fiber*) behavioral response to simulated territorial intruders. *Can. J. Zool. 78: 931-935.*
- ROSELL, F. et SUN, L., 1999:** Use of anal gland secretion to distinguish the two beaver species *Castor canadensis* and *C. fiber*. *Wildl. Biol. 5: 119-123.*
- ROSELL F. et NOLET B.A. 1997:** Factors affecting scent-marking behavior in Eurasian beaver (*Castor fiber*). *J. Chem. Ecol. 23: 673-689.*
- ROSELL F., BERGAN F., PARKER H., 1998:** Scent-marking in the Eurasian beaver (*Castor fiber*) as a means of territory defense. *Journal of Chemical Ecology 24: 207-219.*

- SCHOENER T.W., 1983:** Simple models of optimal feeding-territory size: a reconciliation. *Am. Nat.* 121: 608-629.
- SCHULTE B.A., 1998:** Scent marking and responses to male castor fluid by beavers. *J Mammal* 79: 191-203.
- STAMPS J.A et KRISHNAN V.V., 1990:** The effect of settlement tactics on territory sizes. *Am. Nat.* 135: 527-546.
- SVENDSEN G.E., 1989:** Pair formation, duration of pair-bonds, and mate replacement in a population of beavers (*Castor canadensis*). *Can. J. Zool.* 67: 336-340.
- SVENDSEN G.E., 1980:** Population Parameters and Colony Composition of Beaver (*Castor canadensis*) in Southeast Ohio. *Am. Midl. Nat.* 104 (1): 47-56.
- SVENDSEN G.E., 1978:** Castor and anal glands of the beaver (*Castor canadensis*). *J. Mammal* 59: 618-620.
- SUN L., 2003:** Monogamy correlates, socioecological factors, and mating systems in beavers. In: REICHARD U.H. et BOESCH C. [eds]: Monogamy: mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals. *Cambridge University Press, Cambridge*, 138-146.
- SUN L., MÜLLER-SCHWARZE D., SCHULTE B.A., 2000:** Dispersal pattern and effective population size of the beaver. *Canadian J. Zool.* 78: 393-398.
- ŠAFÁŘ J., 2002:** Novodobé rozšíření bobra evropského (*Castor fiber*, L. 1758) v České republice. *Příroda, Praha*, 13: 161-196.
- TEMELES E. J., 1994:** The role of neighbours in territorial systems: when are they 'dear enemies'? *Animal Behaviour.* 4: 339-350.
- TESAŘ M., 2005:** Hydrologie. In: DUDÁK V. [red]: Český les – příroda, historie, život. *Baset, Praha*, 59-74.
- VALEUR P. 1988:** Territorial behavior as factor in regulation of populations in beaver. *Fauna* 41: 20-34.
- VOREL A., CEHLÁRIKOVÁ P., KORBELOVÁ J., KORBEL J., VÁLKOVÁ L., HAMŠÍKOVÁ L., MALOŇ J., 2010:** Dlouhodobý vývoj bobra evropského v Českém lese. In: BRYJA J. et ZASADIL P. [eds]: Zoologické dny Praha 2010. *Sborník abstraktů z konference 11.-12. února 2010*, 236-237.
- VOREL A., JOHN F., HAMŠÍKOVÁ L., 2006:** Metodika monitoring populace bobra evropského v České republice. *Příroda* 25: 75-94.
- WANG M. et GRIMM V., 2007:** Home range dynamics and population regulation: An individual-based model of the common shrew *Sorex araneus*. *Ecol Model* 205: 397-409.



- WALRO J.M. et SVENDSEN G.E. 1982:** Castor sacs and anal glands of the North American beaver (*Castor canadensis*): their histology, development and relationship to scent communication. *J. Chem. Ecol.* 5: 809-819.
- WHEATLEY M., 1997:** Beaver, *Castor canadensis*, Home Range Size and Patterns of Use in the Taiga of Southeastern Manitoba: I. Seasonal Variation. *Canadian Field-Naturalist* 111(2): 204-210.
- WILSON E.O., 2000:** Sociobiology: The New Synthesis, 25th Anniversary edition, *President and Fellow of Harvard College, USA*, 697 s.
- WILSSON L., 1971:** Observations and experiments on the ethology of the European beaver (*Castor fiber* L.). *Viltrevy* 8: 115-266.
- WOLFF J.O., 1993:** Why are female small mammals territorial? *Oikos* 68: 364-370.
- WOLFF J.O. et PETERSON J.A., 1998:** An offspring-defense hypothesis for territoriality in female mammals. *Ethology & Evolution* 10: 227-239.
- ZAHRADNICKÝ J. et Mackovič P. [eds], 2004:** Plzeňsko a Karlovarsko. *In: MACKOVIČ P. et SEDLÁČEK M. [eds]:* Chráněná území ČR, svazek XI., *Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha*, 585 s.

# PŘÍLOHY

## SEZNAM PŘÍLOH

**Příloha č. 1:** Přehled modelových teritorií s jejich odhadem početnosti a velikostí.

**Příloha č. 2:** Zákres modelových teritorií s jejich centry v oblasti SP.

**Příloha č. 3:** Zákres modelových teritorií s jejich centry v oblasti CL.

# PŘÍLOHA Č. 1

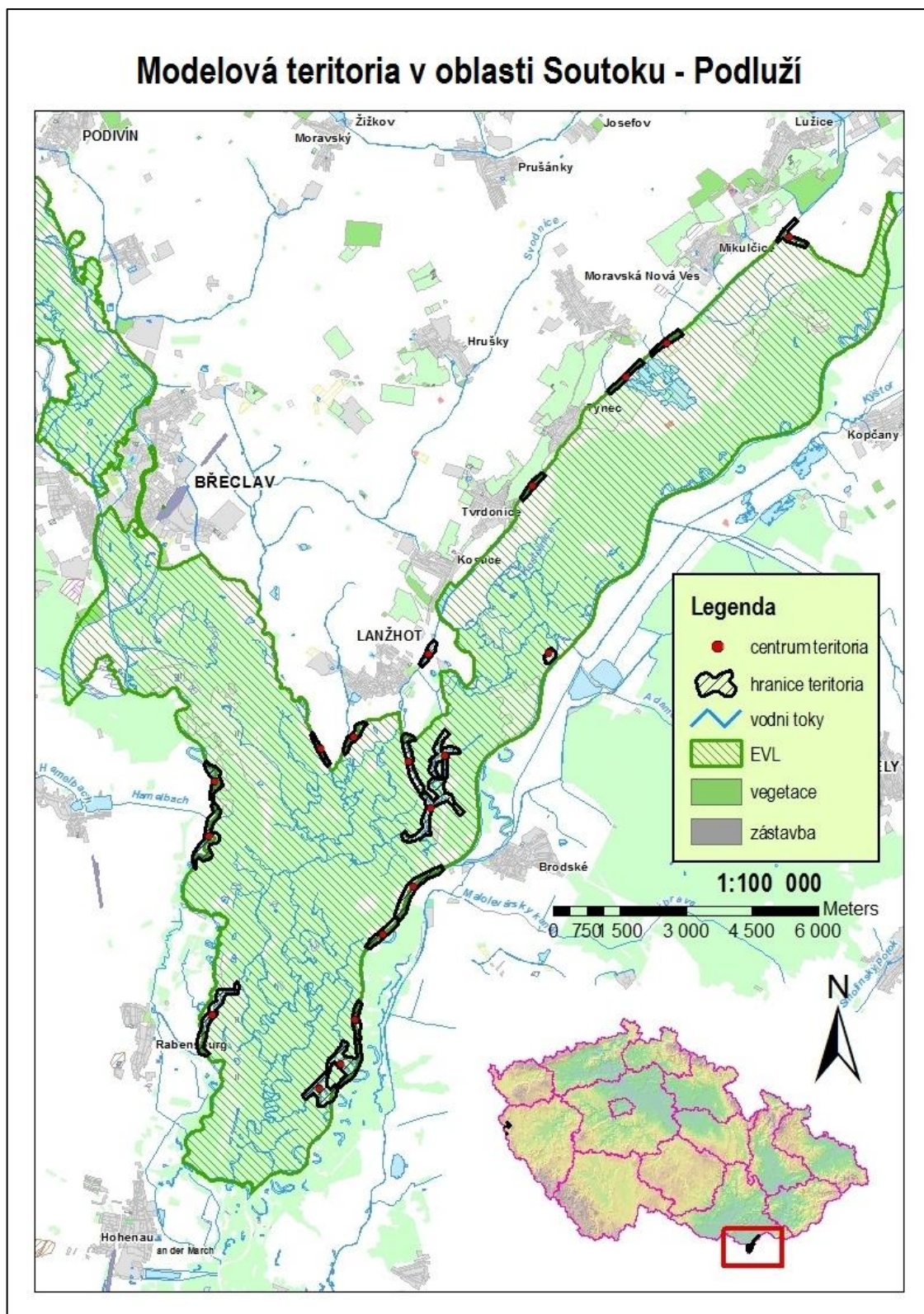
## Přehled modelových teritorií

Teritorium	Oblast	Rok	Věková struktura			Odhad početnosti	Velikost teritoria (m <sup>2</sup> )	Typ habitatu
			J	S	A			
Caesarov	SP	2008	2	2	3	7	1 990	lužní
Dědova louka	SP	2008	0	0	2	2	1 460	lužní
Ferencova louka	SP	2008	0	1	3	4	1 880	lužní
Kopanky dolní	SP	2008	3	3	2	8	1 150	lužní
Kopanky horní	SP	2008	5	2	3	10	1 050	lužní
Ledvinky dolní	SP	2008	2	2	3	7	1 040	lužní
Ledvinky horní	SP	2008	2	2	3	7	1 040	lužní
Loučka	SP	2008	1	2	3	6	2 670	zemědělská
Loučky pod Vinohrady 2	SP	2008	0	0	2	2	2 020	zemědělská
Malý Bojek	SP	2008	2	2	2	6	2 310	lužní
Pod Ferencovou loukou	SP	2008	0	2	2	4	1 440	lužní
Uhliska	SP	2008	1	1	2	4	2 940	lužní
Zezulovo údolí	SP	2008	2	4	3	9	1 550	lužní
Farský horní	CL	2008	2	3	2	7	1 390	drobný vodní tok
Hošťka horní	CL	2008	3	2	2	7	1 310	drobný vodní tok
Hošťka dolní	CL	2008	1	3	2	6	1 750	drobný vodní tok
Kateřina dolní	CL	2008	2	2	2	6	1 480	drobný vodní tok
Mnichovství satelit	CL	2008	3	1	2	6	962	drobný vodní tok
Rozvadovská 2	CL	2008	2	1	2	5	1 050	drobný vodní tok
Rozvadovská 1	CL	2008	1	2	2	5	1 060	drobný vodní tok
Střeble 1 (Hranicky)	CL	2008	0	1	1	2	1 620	drobný vodní tok
Václavský rybník	CL	2008	3	3	2	8	1 900	drobný vodní tok
Žebrácký les	CL	2008	0	1	1	2	1 680	drobný vodní tok
Bačovská alej (Svodnice)	SP	2009	2	2	2	6	1 770	zemědělská
Kyjovka Lanžhot	SP	2009	1	2	2	5	2 360	zemědělská
Loučky pod Vinohrady 1	SP	2009	1	4	2	7	1 910	zemědělská
Loučky od Týnce	SP	2009	1	3	2	6	4 180	zemědělská
Nad malým bojkem	SP	2009	2	1	2	5	2 830	lužní
Ústí u teplého járku	SP	2009	2	2	2	6	3 550	zemědělská

Tabulka s modelovými teritorii a odhadem početnosti a zastoupením bobrů ve třech věkových kategoriích pro tato teritoria ke konkrétnímu roku. Následuje výčet velikosti teritorií s typem obývaného prostředí (landuse), v němž se vyskytují.

Legenda: Věková struktura J (juvenilní kategorie), S (subadultní kategorie), A (adultní kategorie); CL – Český les, SP – Soutok – Podluží; lužní – landuse lužního lesa, zemědělská – landuse zemědělské krajiny, drobný vodní tok – landuse drobných horských a podhorských vodních toků.

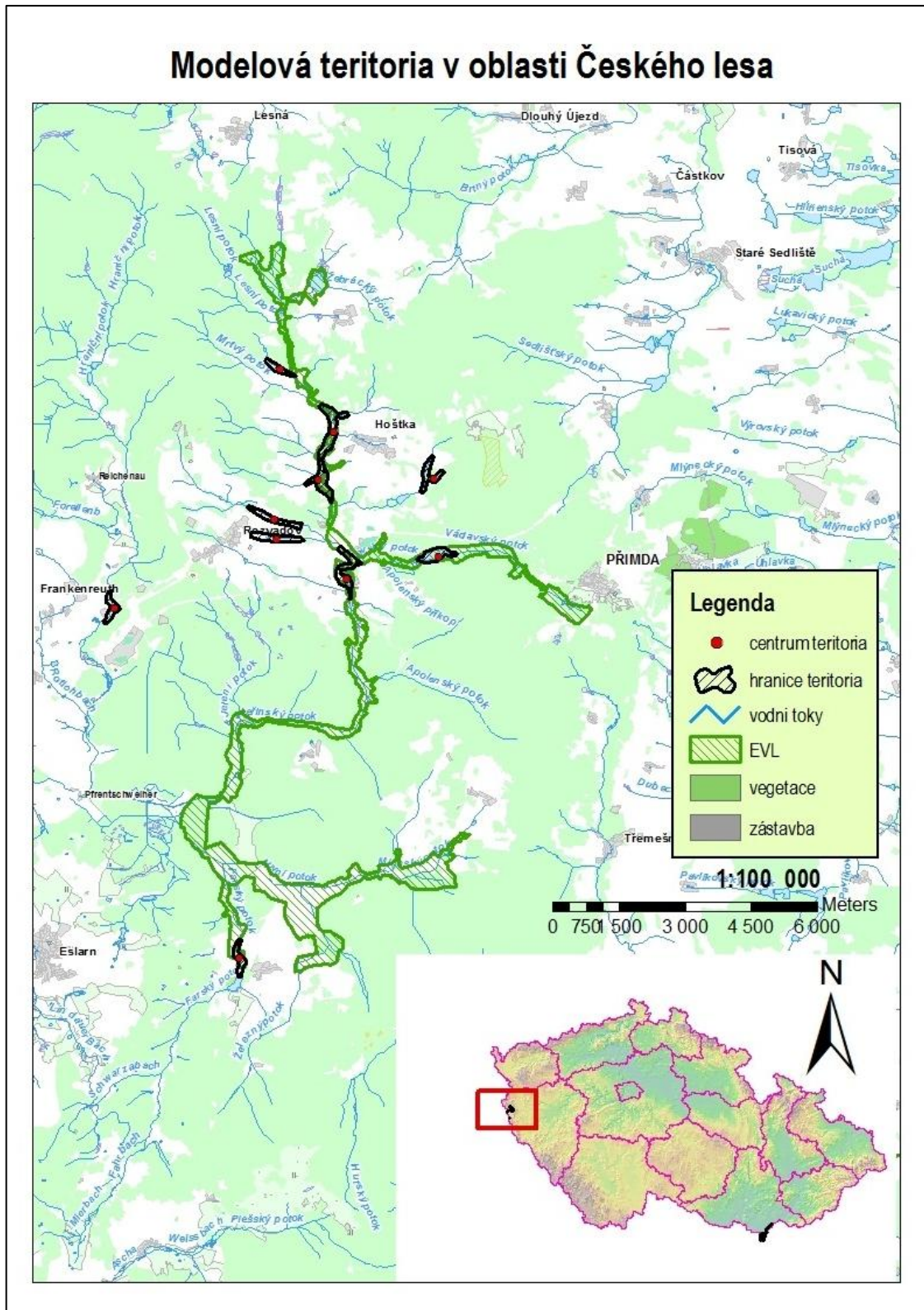
## PŘÍLOHA Č. 2



Zákres modelových teritorií na území EVL Soutok – Podluží společně s jejich centry aktivity, na podkladě vrstev sítě vodních toků, znázorněné vegetace a výskytu lidských sídel (vrstvy dostupné na [geoportal.gov.cz](http://geoportal.gov.cz), služba: `cenia_t_podklad`).

## PŘÍLOHA Č. 3

### Modelová teritoria v oblasti Českého lesa



Zákres modelových teritorií na území EVL v centrální části Českého lesa společně s jejich centry aktivity, na podkladě vrstev sítě vodních toků, znázorněné vegetace a výskytu lidských sídel (vrstvy dostupné na [geoportal.gov.cz](http://geoportal.gov.cz), služba: `cenia_t_podklad`).