

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



**Směry a frekvence disperze jedinců v saturované populaci**

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: Ing. Aleš Vorel Ph.D.

Konzultant bakalářské práce: Ing. Jan Horníček

Autor bakalářské práce: Nikola Havelková

Praha 2020

# ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

## ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Nikola Havelková

Environmentální vědy  
Aplikovaná ekologie

Název práce

**Směry a frekvence disperze jedinců v saturované populaci**

Název anglicky

**Frequencies and directions of dispersal within saturated population**

---

### Cíle práce

Bobr evropský již u nás vytvořil několik silných a stabilních populací. Přestože již lze rozumět mechanismům rehabilitace jeho osídlení, některé procesy jsou stále neprozkoumány. Disperze jako základní motor dalšího šíření je jevem, který již byl studován, měli bychom tedy mít představu čím je řízen. Ovšem disperze v saturované populaci je daleko obtížněji studovatelným jevem. Cílem práce bude rešeršní studie, která v detailu rozebere procesy a mechanismy, které ovlivňují právě směry, délky a dobu disperze bobrů. Ohled bude kladen zejména na to, jak se liší disperze v saturovaných (starých) populacích ve srovnání s populacemi, které se teprve rozšiřují.

### Metodika

Práce bude rešeršního typu a využije maximální množství dostupných vědeckých zdrojů, které jsou dnes k dispozici.

**Doporučený rozsah práce**

40

**Klíčová slova**

disperze, bobr, saturovaná populace

**Doporučené zdroje informací**

- Baker, B. W., & Hill, E. P. (2003). Beaver *Castor canadensis*. In G. A. Feldhamer, B. C. Thompson, & J. A. Chapman (Eds.), *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation* (pp. 288–310). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Barták, V., Vorel, A., Šimová, P., & Puš, V. (2013). Spatial spread of Eurasian beavers in river networks: a comparison of range expansion rates. *Journal of Animal Ecology*, 82(3), 587–597.
- Sun, L., Müller-Schwarze, D., & Schulte, B. A. (2000). Dispersal pattern and effective population size of the beaver. *Canadian Journal of Zoology*, 78(3), 393–398.
- Šimůnková, K., & Vorel, A. (2015). Spatial and temporal circumstances affecting the population growth of beavers. *Mammalian Biology*, 80(6), 468–476.
- Tkadlec E. (2008) *Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací*, Univerzita Palackého, Olomouc.
- Vorel, A., Šafář, J., & Šimůnková, K. (2012). Recentní rozšíření bobra evropského (*Castor fiber*) v České republice v letech 2002 – 2012 (Rodentia : Castoridae ). *Lynx*, 43, 149–179.

**Předběžný termín obhajoby**

2019/20 LS – FŽP

**Vedoucí práce**

Ing. Aleš Vorel, Ph.D.

**Garantující pracoviště**

Katedra ekologie

**Konzultant**

Jan Horníček

Elektronicky schváleno dne 5. 3. 2020

**doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.**

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 9. 3. 2020

**prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.**

Děkan

V Praze dne 11. 03. 2020

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala zcela samostatně pod vedením Ing. Aleše Vorla, Ph.D. A dále prohlašuji, že jsem uvedla všechny literární zdroje, ze kterých jsem čerpala.

V Praze, dne.....

.....

Nikola Havelková

## **Poděkování**

Chtěla bych moc poděkovat vedoucímu bakalářské práce Aleši Vorlovi za možnost pracovat na takto zajímavém tématu a za poskytnutí potřebných zdrojů. Také děkuji mému konzultantovi Honzovi Horníčkovvi neboli Květákovvi za cenné rady při tvorbě této práce.

Velký dík patří mému příteli Tomovi, který měl velikou trpělivost a neohroženě přijal úkol starání se o našeho malého osmiměsíčního synka Matýska, kterému bych také chtěla poděkovat za to, jak moc je hodný a samostatný. Díky tomu se mi podařilo tuto práci napsat bez jakýkoliv větších problémů. Děkuji také celé své rodině včetně mé maminky Romany, táty Honzy a sestry Míši za podporu během celého studia.

Jméno: Nikola Havelková

Název práce: Směry a frekvence disperze jedinců v saturované populaci

### **Abstrakt**

Tato bakalářská práce se zabývá tématem směry a frekvence disperze jedinců bobra evropského (*Castor fiber*) v saturované populaci. U rané populace se populační struktura teprve postupně utváří, jelikož je v začáteční fázi vývoje osidlování. Naproti tomu saturovaná populace je již dlouhodobě osídlená populace a disperze je zde daleko obtížněji studovaným jevem. Domovské okrsky bobrů neboli home-range se zde mohou částečně vzájemně překrývat. Subadultní jedinci bobra dispergují nejčastěji z důvodu hledání nového teritoria, kde si mohou založit svou rodinu. Během této disperze může dojít ke vzájemným bojům mezi jedinci a následně hrozí i smrtelná zranění. K tomuto jevu dochází právě hlavně v saturované populaci z důvodu možného nedostatku potravních zdrojů či volného území.

Klíčová slova: disperze, bobr, saturovaná populace

Name: Nikola Havelková

Title of thesis: Frequencies and directions of dispersal within saturated population

### **Abstract**

This bachelor thesis looks at the directions and frequency of dispersion of the Eurasian beaver (*Castor fiber*) in saturated population. The population structure is developing, the early population is at the beginning of the colonisation process. In contrast, saturated population is long-term inhabited, this dispersion is more complicated to observe and study. Subadult beavers disperse most often due to search of a new home, where they can start a new family. Fights can occur during dispersion, even the deathly injuries can occur. This is particularly likely in saturated population due to the lack of free space and food sources.

Key words: dispersal, beaver, saturated population

# OBSAH

<b>1. ÚVOD .....</b>	<b>1</b>
<b>2. CÍL PRÁCE .....</b>	<b>2</b>
<b>3. TAXONOMICKÉ ZAŘAZENÍ DRUHU .....</b>	<b>3</b>
<b>4. POPIS DRUHU .....</b>	<b>4</b>
<b>5. ROZŠÍŘENÍ BOBRA EVROPSKÉHO .....</b>	<b>6</b>
<b>6. LIMITUJÍCÍ FAKTORY VÝSKYTU BOBRA EVROPSKÉHO .....</b>	<b>8</b>
<b>7. RODINA A POČET JEDINCŮ .....</b>	<b>10</b>
<b>8. SEZONNÍ AKTIVITA.....</b>	<b>12</b>
<b>9. POPULAČNÍ CHARAKTERISTIKY .....</b>	<b>14</b>
9.1. Pojem populace.....	14
9.3. Populační dynamika a denzita .....	16
9.4. Abundance .....	18
9.5. Disperze.....	18
9.5.1. Pojem disperze .....	18
9.5.2. Disperze bobra evropského.....	20
9.5.2.2. Věk dispergujících jedinců .....	22
9.5.2.3. Období disperze .....	23
9.5.2.4. Délka trvání disperze .....	23
9.5.2.5. Vzdálenost disperze.....	23
9.5.2.6. Příčiny úmrtnosti bobra během disperze .....	24
<b>10. TERITORIALITA.....</b>	<b>26</b>
10.1. Teritorialita bobra evropského .....	26
10.2. Teritorium a „Home-range“.....	29



10.3. Značení teritorií bobra evropského .....	30
<b>11. DISKUZE .....</b>	<b>32</b>
<b>12. ZÁVĚR .....</b>	<b>34</b>
<b>13. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY .....</b>	<b>35</b>

## 1. ÚVOD

Bobr evropský (*Castor fiber*) byl součástí naší fauny až do poloviny 18. století, kdy byl díky nadměrnému lovu kvůli jeho kožešině, castoreu, které se používalo především v kosmetice a chutnému masu vyhuben. V 70. letech 20. století se však na naše území navrátil. Typická pro něj je schopnost aktivně měnit charakter prostředí, ve kterém žije. Početnost bobra na našem území se neustále zvyšuje, avšak jeho činnost se velmi často dostává do konfliktu s užíváním krajiny z hlediska zemědělství, lesnictví apod. Proto je naprosto klíčové se nadále zabývat vývojem a šířením populací bobra evropského na území ČR (Vorel et al., 2012). Na druhou stranu výrazně pozitivně přetváří prostředí vodních toků, vodních ploch a jejich okolí a také ovlivňuje kvalitu a akumulaci vody. Bobr evropský (*Castor fiber*) je i přes to, že se jeho populace neustále rozrůstá, kriticky ohrožený druh. V České republice je šíření závislé na disperzních možnostech druhu, kvalitě biotopu a schopnosti reprodukce. Kvalita a vhodnost biotopu je ve středoevropské krajině limitovaná vzájemným působením tří faktorů, a to dostupností a vhodností břehových porostů dřevin, nadmořské výšky a charakteru vodních toků. Zatímco reprodukční strategie není procesem šíření příliš usměrňovaná, a tedy na typu krajiny není závislá a k její úpravě dochází až během stabilizace populací, s rostoucí saturací území reprodukční zdatnost populací klesá (Vorel et al., 2012).

Disperze bobra evropského (*Castor fiber*) má několik kategorií a v této práci bude podrobně rozebrána disperze subadultních jedinců, kteří se vydávají hledat nové teritorium a sexuálního partnera, se kterým by mohli založit novou rodinu (Sun et al., 2000). Nejčastěji dispergující subadultní jedinec staví hráze, hrady apod. na novém a dříve neokupovaném území, avšak může také obsadit území, na kterém se již dříve bobři vyskytovali a nachází se tam původní pobytové známky, které tento jedinec opraví nebo je rovnou užívá za předpokladu, že jsou v dobrém stavu. Může se také připojit k aktivní rodině (Mayer et al., 2017 b). Disperze v saturované populaci je mnohdy daleko náročnější než v rané populaci, a to převážně z důvodu vysoké denzity, tím pádem z důvodu malého množství vhodného území k obsazení, bojů mezi jedinci chránící své teritorium apod. (Mayer et al., 2017 b).

## 2. CÍL PRÁCE

Cílem této bakalářské práce bude studie formou literární rešerše, která dopodrobna rozebere procesy a mechanismy, které ovlivňují směry, délku a dobu disperze bobra evropského (*Castor fiber*) v saturované populaci. Budou zde popsány populační charakteristiky jako například abundance, denzita, mortalita, ale také právě disperze, která má v této studii klíčovou roli. Práce se zabývá především rozdílem mezi disperzí v saturované a rané populaci. Raná populace je v počáteční fázi vývoje osidlování a populační struktura teprve vzniká. Naopak v saturované populaci je denzita osídlení bobra vysoká a může zde dojít k překryvu dvou a více okrsků, jelikož jsou blíže u sebe a většina vhodných lokalit je již obsazena, tudíž se zde disperze studuje daleko obtížněji.

### 3. TAXONOMICKÉ ZAŘAZENÍ DRUHU

- Třída: *Mammalia* – savci
- Podtřída: *Theria* – živorodí
- Nadřád: *Placentalia* – placentálové
- Řád: *Rodentia* – hlodavci
- Čeleď: *Castoridae* – bobrovití
- Rod: *Castor* – bobr
- Druh: *Castor fiber* – bobr evropský

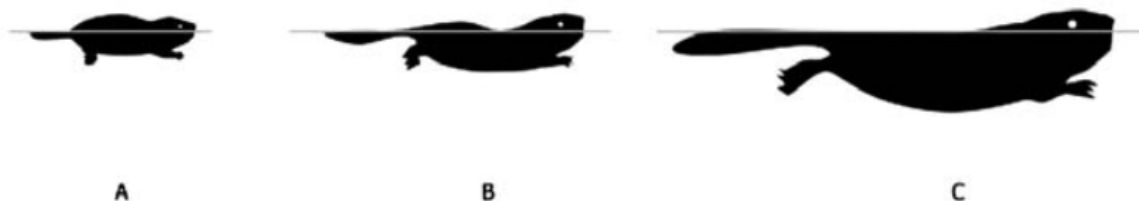
*Castor canadensis* – bobr kanadský

#### 4. POPIS DRUHU

Bobr evropský (*Castor fiber*) patří mezi semiakvatilní savce, během jehož fylogenetického vývoje vzniklo velké množství morfologických, anatomických a etologických adaptací, jež mu umožňují úspěšně obývat pobřežní ekosystémy stojatých a tekoucích vod (Vorel et al., 2006). Patří mezi herbivory. Jeho potravní spektrum je široké, neboť se v něm objevuje více než 150 druhů bylin a přes 80 druhů dřevin (Vorel et al., 2010).

V přírodě se bobři dožívají okolo 8 až 24 let, v zajetí až 35 let, schopnost rozmnožovat se je zpravidla vymezena do 13 let, což se může lišit dle prostředí (Vorel et al., 2016; Maloň, 2005).

Co se určování věku bobra týče, jde to velmi těžce. Orientačně lze věk určit podle míry ponoření bobra ve vodě a to tak, že mládě má celý hřbet nad hladinou, subadultovi vyčnívá pouze část hřbetu z vodní hladiny a dospělý jedinec má hřbet zcela ponořen pod vodu a je vidět pouze hlava (viz obrázek 1). Přesné určení věku lze zjistit pouze u uhynulých jedinců, a to podle počtu cementových vrstev ukládajících se v zubech (Vorel et al., 2016).



**Obrázek 1:** Rozlišení věkových kategorií podle způsobu ponoru. A) juvenil, B) subadult, C) dospělec (Hamšíková et al., 2009)

V dospělosti dosahují délky 70 až 100 cm a hmotnosti do 30 kg. Typickým rozlišovacím znakem je plochý ocas, který může dosahovat délky přibližně 30 cm a je pokrytý zrohovatělými šupinami. Bobři ho využívají nejen k plavání, ale také k upozornění ostatních členů rodiny na nebezpečí. Tělo je pokryto hnědou srstí, kde můžeme rozlišit podsadu a pesíky. Pro udržování srsti mají bobři speciálně uzpůsobený nehet na zadní noze, který je rozdělen na dva drápy (Anděra, 1999).

Hydrodynamický tvar těla, uzavíratelné nozdry, uši, mžurka na oku a struktura srsti mu usnadňují potápění. Pod vodou bývá po dobu přibližně pěti minut, za kterou

uplave vzdálenost až 750 m. Průměrná rychlost plavání je cca 5 km/hod, avšak jeho maximální rychlost se pohybuje až kolem 7 km/hod. Plaveckou dovednost si bobří osvojují během prvních 14 dnů svého života, zatímco potápět se začínají přibližně po měsíci (Vorel, 2003).

Pod vodou mohou bobří také konzumovat potravu, to jim umožňuje speciální pyskový sval, který se uzavírá za řezáky a tvoří tak nepropustnou bariéru. Má nápadně velké řezáky, které jsou pokryté sklovinou pouze z přední části a jsou oranžového zbarvení. Dalším specifickým znakem jsou dvě žlázy castorea (bobří pižmo) a dvě řitní žlázy, které se nacházejí v anogenitálním vaku. Sekrety žláz jsou užívané pro značení teritoria a k udržování srsti. Výměšek se vyznačuje charakteristickým zápachem, který je lehce rozpoznatelný (Brady et Svendsen, 1981).

## 5. ROZŠÍŘENÍ BOBRA EVROPSKÉHO

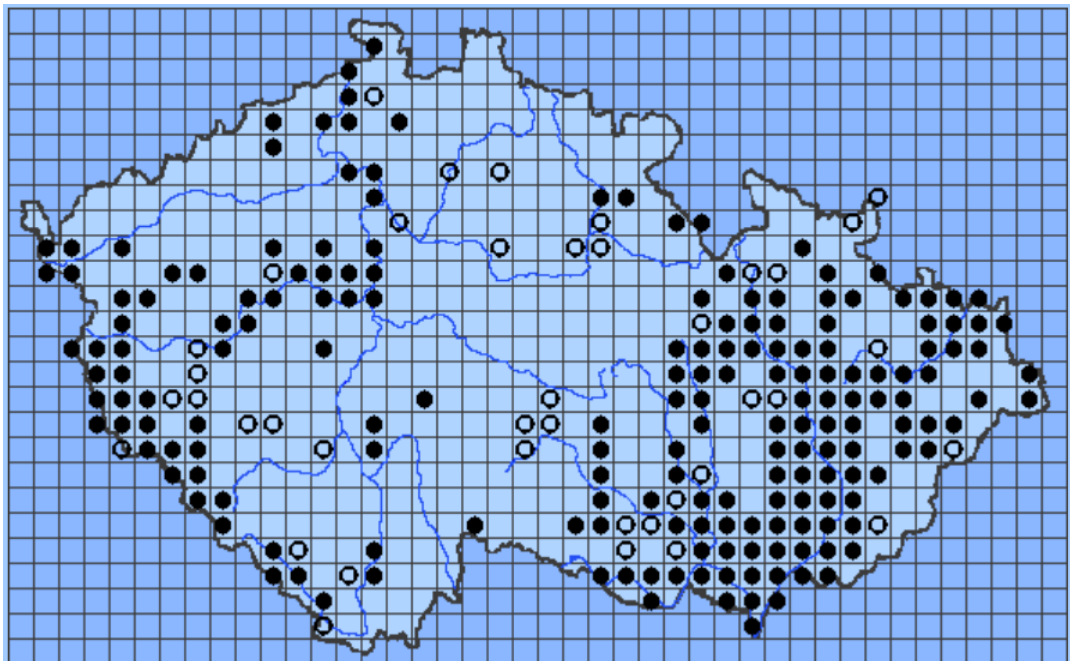
Bobr evropský (*Castor fiber*) se již zcela začlenil do fauny ČR i celé střední Evropy. Jak už bylo zmíněno v úvodu, navrátil se na naše území v 70. letech 20. století. Začal s osidlováním na soutoku Moravy a Dyje (Vorel et al., 2012). Začátkem 21. století byl odhadován počet bobrů v Evropě, který se blížil jednomu milionu jedinců. Bobři se dnes vyskytují ve Skandinávii, evropské části Ruska, na Ukrajině, v Bělorusku a také v Pobaltí, dále ve střední i západní Evropě, Beneluxu, Francii, Německu, Slovensku, Polsku, Rakousku či Slovinsku, ale také na britských ostrovech v Anglii a ve Skotsku. Na jihu v zemích jako je Rumunsko, Srbsko či Chorvatsko již bobři mají také stabilní osídlení (Vorel et al., 2016).

Osidlování probíhalo jak přirozeným šířením z populací z Polska, Německa a Rakouska, tak i reintrodukcí jak u nás, tak v sousedních zemích (Šafář, 2002). Tím, že je bobr herbivorní semiakvatilní druh, tak jeho šíření i samotné osidlování krajiny závisí na jeho potravě, v tomto případě na skladbě dřevin v přírodě, které musí být v blízkosti vodních toků a ploch. Jeho nejvíce preferované dřeviny jsou vrby (*Salix*) a topoly (*Populus*). Mezi další dřeviny, které bobr konzumuje patří například javor (*Acer*), jasan (*Fraxinus*), dub (*Quercus*), ale ve vyšších polohách to může být třeba i bříza (*Betula*). Tudíž tam, kde se vyskytují vrby a topoly, případně další z uvedených dřevin, je velmi pravděpodobné, že vznikne dlouhodobé osídlení bobra (Vorel et al., 2012).

Co se týče současného osídlení bobra v České republice, dělí se na čtyři hlavní populace, a to na populaci nacházející se na Moravě, v Severních a Západních Čechách a ve Slezsku. Na Moravě se nachází v okolí řek Moravy, Jihlavy, Dyje, Svratky a Odry, v Severních Čechách v okolí Labe a v Západních Čechách v okolí Ohře, Úhlavy, Radbuzy a Mže. V roce 2011 byla velikost populace bobrů v České republice odhadována na 2500-3000 jedinců (Vorel et al., 2011).

Vorel et al. (2012) podrobně popsali průběh osidlování bobrem v České republice už od svého počátku na každém jednotlivém území. Uvedli, že populace bobra na řece Moravě je již kapacitně téměř plná, a tudíž jedinci obsazují přítoky řeky Moravy, kde se většina těchto přítoků nachází v zemědělské krajině, která není až tak vhodným biotopem pro obsazování. Populace v těchto místech bude růst o mnoho pomaleji než přímo na řece Moravě. Osidlování bobrem na řece Dyje je podobné, jako

na řece Moravě. Dále uvedli, že populace v povodí řeky Odry nedosahuje významného nárůstu. Ten je zapříčiněn menším počtem lužních lesů a industrializací území. Také přítoky Dyje jsou osídleny jen řídko. Důvodem je vyšší nadmořská výška, kvůli které je zde nedostatek vhodných lokalit. Poslední, ale také zároveň jediná populace, která už i zanikla, a to po deseti letech je populace bobra v Orlických horách. Podle Vorla et al. (2012) začali jedinci bobra pronikat po Bílině a Ploučnici a zároveň překonali Vodní dílo Střekov a osidlují hlavní tok proti proudu od Ústí nad Labem. Vzniklo také velmi silné osídlení v Západních Čechách. Doloženy jsou počátky stabilního osídlení na řece Ohři v jejím horním toku a zároveň je v posledních letech častěji překonáván hřeben Šumavy, kde vznikl základ trvalého osídlení v povodí Otavy a Vltavy. Vorel et al. (2012) neopomněli zmínit také poslední osídlení bobra v západní části Čech, které je silné stabilní a poměrně staré, a to v centrální a jižní části Českého lesa (v povodí Dunaje).



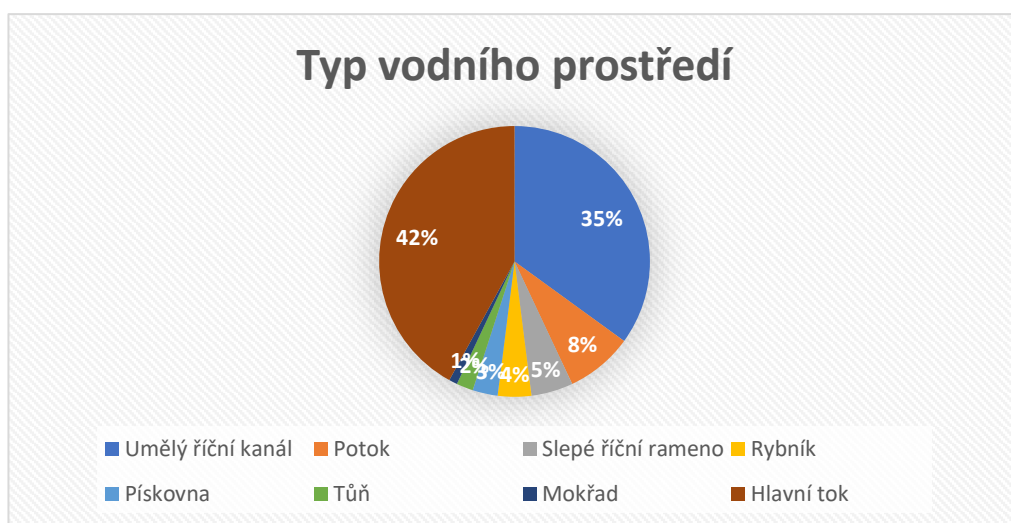
*Obrázek 2: Mapa aktuálního rozšíření bobra evropského v ČR v roce 2020 (Anděra, 2020).*



## 6. LIMITUJÍCÍ FAKTORY VÝSKYTU BOBRA EVROPSKÉHO

V krajině střední Evropy jsou uvedeny tři hlavní faktory výskytu bobra evropského (*Castor fiber*). Zaprvé nadmořská výška, dále dostupnost a vhodnost břehových porostů dřevin a v neposlední řadě také charakter vodních toků (Heidecke, 1984). Avšak asi nejdůležitější faktor výskytu tohoto hlodavce je právě dostupnost a vhodnost břehových porostů preferovaných dřevin, tedy možnost stálé potravy. Bobr pro kácení a konzumaci preferuje spíše listnaté stromy (Johnson et Naiman, 1990) a zároveň preferuje měkké dřeviny o malém průměru kmene do 6 cm (Vorel et al., 2010). Ideální jsou dřeviny měkkého a tvrdého luhu (vrby, topoly, jasany, duby atd.), jak už bylo zmíněno výše. Odlišný průměrný počet jedinců v teritoriu v závislosti na potravě uvádí Hay (1958) ve své studii. V teritoriích, kde roste osika byl zaznamenán průměrný počet bobrů 7,8 jedinců na teritorium a v teritoriích kde roste vrba, ale ne osika 5,1 jedinců v teritoriu.

Optimálním životním prostorem bobra jsou stojaté a pomalu tekoucí vody s dostatečnou hloubkou. Proto bobry často najdeme ve vodních nádržích, rybnících, zatopených pískovnách, v tůňích, mokřadech a na slepých říčních ramenech. S rostoucí populační hustotou jsou bobrem akceptovány i suboptimální podmínky, osidluje tedy i horní úseky toků s rychleji proudící vodou, meliorační kanály apod. (Vorel et al., 2016).



**Obrázek 3:** Graf souhrnného procentuálního využití různých typů vodního prostředí ve čtyřech stabilních populacích bobra evropského v ČR, tedy na jižní Moravě, střední Moravě, západních a severních Čechách. (vytvořeno autorem podle Vorla et al., 2016)

Bobr je schopen se šířit téměř jakýmkoliv typem vodního prostředí. Pro dlouhodobé setrvání si však vybírá stanoviště s malým podélným sklonem, nekamenitého rázu a s klidnou hladinou. Bystřinné toky lze proto vyloučit z pohledu dlouhodobého osídlení. Bobr dokáže takovým tokem bez problému šířit, ale charakter břehů a nestabilita průtoku a vodní hladiny neposkytují vhodné podmínky pro dlouhodobé osídlení. Tyto lokality bývají pak osídleny jen zřídka dokud jedinci nenaleznou vhodnější stanoviště (Vorel et al., 2012).

Pro šíření a existenci bobrů v krajině ČR jsou kromě distribuce konzumovaných dřevin podstatné další dva faktory – nadmořská výška a podélný sklon vodních toků. Ve středoevropské krajině nadmořská výška ovlivňuje výskyt bobra nepřímo přes kvalitu zdrojů (Vorel et al., 2012). V podmínkách ČR bobr trvale obývá vodní toky až do nadmořské výšky 800-900 m n.m. Změny venkovní teploty nemají obvykle vliv na činnost bobrů, a to zejména proto, že teplota během zimy jen zřídka klesne pod 0 °C (Stephenson, 1969). Bobr může žít třeba i v oblasti severního polárního kruhu.

Co se týče čistoty vody, ta pro bobra také není příliš důležitá. Dlouhodobě je bobry osidlován například dolní tok Labe, kde je vysoká koncentrace průmyslových závodů. Na tomto úseku toku jsou dlouhodobě měřeny zvýšené koncentrace těžkých kovů a znečišťujících látek a přes to zde mají bobři svá teritoria už více než 20 let (Vorel et al., 2016). Například Nolet et al. (1994) ve své studii obsahující informace o naměřených hodnotách kadmia v srsti bobra uvedli, že u bobra obývajícího levý přítok Labe v Německu byla naměřena hodnota 467 mg.kg<sup>-1</sup> suché váhy, což je 93 mg.kg<sup>-1</sup> mokré váhy, a to je nejvyšší dosud naměřená hodnota v této skupině živočichů, avšak nebyl prokázán vliv kadmia na rozmnožování jedinců ani na fyziologické funkce.

Bobr si dokáže poradit i ve zhoršených stanovištních podmínkách. Například pomocí stavby hráze na málo zavodněných tocích a následným zadržením vody bobr docílí potřebné hloubky pro bezpečný úkryt vchodů do svého obydlí. Další výhodou této úpravy je zpomalení proudění, které tomuto hlodavci napomáhá a usnadňuje plavání proti proudu (Vorel et al., 2016).

## 7. RODINA A POČET JEDINCŮ

Základní sociální jednotkou u bobra je jeho rodina, která obývá a brání své teritorium. Skládá se z rodičovského páru (adulti), dále z jednoletých až dvouletých jedinců, kteří se nerozmnožují (subadulti) a nakonec z mláďat mladších jednoho roku (juvenilové). Bobři jsou převážně monogamní hlodavci, avšak v jejich případě se jedná spíše o sociální monogamii než o genetickou (Crawford et al., 2008). Páření většinou probíhá ve vodě, břichem proti sobě, což je v živočišném světě velmi neobvyklé (Kostkan et al., 1999). Probíhá v lednu až březnu a samice je gravidní 105 až 109 dní. Mláďata se rodí pouze jednou za rok, a to v dubnu až květnu v počtu 2 až 5 jedinců. Samice kojí mláďata přibližně 3 měsíce a přibližně po jednom týdnu začínají ochutnávat i rostlinnou stravu, kterou jim přináší ostatní členové rodiny.

Po prvních 4-6 týdnech opouští mláďata svou noru, avšak během prvního roku života je zaznamenána vysoká mortalita v důsledku první zimy a přechodu na dřevinnou stravu. V průměru se dospělosti dožijí 1 až 2 jedinci z vrhu (Vorel et al., 2016). Od pátého měsíce života jsou mláďata schopná teritoriálního chování. Pohlavně dospívají ve věku 3 až 4 let. Počet jedinců v rodině není během roku konstantní, jelikož subadulti opouštějí během zimy a jara svou rodinu a hledají si partnera a nové teritorium, aby mohli založit novou rodinu. Také mláďata ve věku přibližně jednoho roku opouští rodinu, většinou se však navrátí zpět (Wilsson, 1971).

Mayer et al. (2017) ve své studii tvrdí, že nejlepší strategie pro disperzi v rané populaci je dispergovat v nižším věku z důvodu nízké konkurence a vysoké šance na obsazení vhodného území. Naopak v plně saturované populaci, kde je disperze složitější, subadultní jedinci zůstávají ve větší míře součástí rodiny i do věku tří let (Müller-Schwarze et Shulte, 1999), případně se vrací do své rodiny, kde slouží jako pomocníci během výchovy mláďat (Hamšíková et al., 2009).

Samci se péče o mláďata neúčastní. Často jsou mláďata přenášena do jiného hradu anebo dospělý samec obsadí na několik týdnů jiný hrad, zatímco mláďata jsou stále v péči matky (Wilsson, 1971). Mláďata opouští svou noru v doprovodu rodičů po čtyřech až šesti týdnech (Dzieciolowski, 1996). Wilsson (1971) uvádí dobu dvou měsíců a tvrdí, že mláďata jsou schopna teritoriálního chování přibližně od pěti měsíců.

Bobří rodiny zůstávají na jednom území většinou i několik let. Mayer et al. (2017) uvádí průměrnou dobu osídlení území rodinou 1-11 let. Někdy se musí přesunout v důsledku nedostatku potravy, přírodních katastrof apod. (Müller-Schwarze, 2011).

## 8. SEZONNÍ AKTIVITA

Bobří jsou celoročně aktivní, tudíž neuléhají k zimnímu spánku jako někteří jiní savci. Pro bobry je typické sezonně vázané částečně proměnlivé chování v průběhu roku. Míra a podoba jejich aktivity se v průběhu roku mění v závislosti na dostupnosti potravy, době rozmnožování, péči o potomstvo apod. (Vorel et al, 2016).

Důležitým faktorem, který ovlivňuje sezonní aktivitu bobra jsou potravní možnosti. Mění se podle ročního období a zároveň se také mění výživová hodnota potravy. Jak už bylo zmíněno výše, během podzimu bobří více kácí stromy za účelem přípravy zásob na zimu. V tomto období bobří také opravují své hráze a hrady či polohrady. Konzumace potravy je vyšší než v předchozích ročních obdobích za účelem zvýšení tělesné hmotnosti. Bobří zakládají většinou tzv. potravní zásobárny neboli spižírny (viz obrázek 4). Jsou to převážně hromádky menších větví v okolí vstupu do jejich obydlí či zapíchnuté klacky do dna (Vorel et al., 2016).

Během zimního období existují dva hlavní principy využívání prostoru pro herbivory. První princip souvisí se zvětšováním domovských okrsků neboli zvětšováním home-range. V zimě obecně bývá méně zdrojů potravy, tudíž je zvětšování nezbytné. Druhý princip se týká nároků na energii, některé druhy musí omezit svůj pohyb, a to kvůli zvýšené spotřebě energie, která je zapotřebí k termoregulaci. U bobrů platí převážně druhý princip. Bobří se již v průběhu podzimu aktivně připravují na nepříznivé období roku (Novakowski, 1966).



*Obrázek 4: Bobří spižírna (Foto J. Korbel)*

V tuhých mrazech, kdy je vodní hladina zamrzlá, se bobři drží v okolí svých sídel, anebo je ani neopouštějí. V tomto období využívají své zásobárny (Vorel et al., 2016). Avšak v oblastech, kde vodní toky trvale nezamrzají jedinci shání potravu během celého roku (Novak, 1987). Nolet et Rosell (1994) ve své práci zmiňují pozitivní korelaci mezi vzdáleností, kterou jedinci urazí a denní teplotou, což souvisí právě se zmiňovaným snižováním jejich aktivity. Během letního období bobři konzumují převážně vodní a suchozemské rostliny na rozdíl od zimního období, kdy naopak převažují dřeviny. V zimě byly dřeviny v potravě zastoupeny 70-90 %. Avšak během léta jsou dřeviny v bobří potravě zastoupeny jen 30-50 % (Svendsen, 1980).

V období mezi lednem a březnem dochází k páření bobrů. To ovlivňují klimatické faktory, v chladnější oblasti probíhá páření později, a to z důvodu, aby se mláďata narodila v období, které je pro ně teplotně a potravní nabídkou výhodné (Vorel et al, 2016). Mláďata přichází na svět koncem jara až začátkem léta (Anděra et Horáček, 2005).

Názory na délku domovského okrsku v průběhu roku se značně mění. Wheatley (1997) říká, že se velikost home-range během léta zmenšuje, a to hlavně u samic, které pečují o svá mláďata a pobývají převážně v těsné blízkosti svému obydlí. Zejda et al. (2002) tvrdí, že kvůli ledové pokrývce v zimním období je velikost home-range úplně nejmenší. Jiný názor má například Bloomquist et al. (2012), který tvrdí, že délka domovského okrsku je po celý rok stejná.

Rosell et al. (1998) tvrdí, že velikost home-range roste na jaře převážně z důvodu hájení území před dispergujícími subadulty z jiných rodin. Tito jedinci se nejdříve vypraví pouze do blízkého okolí svého původního teritoria a až pak dochází k samotné disperzi. V tomto období také vzniká větší množství pachových značek, které vymezují hranice teritoria rodiny před dispergujícími jedinci (Rosell et al., 1998).

Během léta se výrazně liší aktivita samců a samic. Důvodem jsou narozená mláďata, o která se v tomto období samice starají, tudíž se pohybují pouze v okolí centra teritoria na rozdíl od samců, kteří se vydávají dál (Anděra et Horáček, 2005).

## **9. POPULAČNÍ CHARAKTERISTIKY**

### **9.1. Pojem populace**

Populace se většinou chápe jako skupina jedinců stejného druhu žijících spolu na stejném místě ve stejném čase, kteří se vyznačují průměrnými vlastnostmi, jako je natalita a mortalita. Populace je charakterizována průměrnými mírami plodnosti a mortality a proměnlivost těchto průměrů se chápe jako statistická vlastnost populace. Znalost jedinců je tak obětována ve prospěch praktičnosti teorie (Tkadlec, 2008). Jedinci mají individuální vlastnosti, které tvoří populační procesy (Jarošík, 2005).

Populaci můžeme také považovat za skupinu jedinců stejného druhu, kteří žijí na určitém území v určitém čase. Za území „dostatečné velikosti“ považujeme takovou velikost, při které je míra emigrace a imigrace téměř v rovnováze. Je důležité, aby změny ve velikosti populace nebo hustotě byly vyvolávány především změnami v natalitě a mortalitě, a ne změnami v emigraci a imigraci (Tkadlec, 2008).

Tkadlec (2008) také zmiňuje termín metapopulace, což je skupina prostorově oddělených populací, které jsou vzájemně propojeny migrujícími jedinci. K typickým organismům s metapopulační strukturou patří například denní motýli.

Pro stanovení životních cyklů savců je nejlepší způsob strukturace populace podle věku, a to z důvodu, že savci stejného věku mají podobný styl myšlení, způsob přežití a podobný způsob chování. Tento způsob platí i pro bobry, kteří mají sezonní reprodukční cykly. Z relativního zastoupení mladých a starých věkových tříd můžeme odhadnout, jestli velikost populace poroste, bude stabilní nebo bude klesat (Tkadlec, 2008).

### **9.2. Saturovaná a raná populace**

Populace živočichů na území, které není daným druhem zcela obsazeno se nazývá raná populace. Populační struktura se teprve postupně utváří, jelikož raná populace je v začáteční fázi vývoje osidlování. Bobři zde mají dostatek potravních zdrojů a materiálu na stavbu svých obydlí, tudíž mohou obsazovat ta nejvhodnější území neboli mají možnost výběru. Naopak v saturované populaci je denzita osídlení bobra vysoká, avšak i zde nedosáhne 100 %, jelikož na každém území se vyskytují místa pro život bobra velmi nevhodná (Nolet et Rosell, 1994). Hartman (1994), který prováděl výzkum bobří populace ve Švédsku ve své práci uvádí, že tato populace měla na

začátku svého vývoje denzitu 0,10 rodin/km<sup>2</sup>, avšak během jedenácti let populační hustota stoupla o 0,12 rodin/km<sup>2</sup> na 0,22 rodin/km<sup>2</sup>. Hartman (1994) také tvrdí, že důsledkem saturace je vyčerpávání potravních zdrojů, oslabení jedinců a s tím související pokles reprodukčních schopností.

Vorel et al. (2009) ve své studii popisují etapy obsazování lokalit s následným zahušťováním populace. První fáze se nazývá lag fáze, trvá 10-15 let a je to obsazování volných lokalit. Druhá fáze se nazývá progrese a trvá také 10-15 let. Popisuje rychlost šíření a následné zahušťování populace. V poslední fázi dochází k mírné depresi a k poklesu šíření. Tento cyklus se odehrává přibližně každých 34 let, kdy na lokalitách dochází k vyčerpávání potravních zdrojů. Postupným zahušťováním dochází k saturaci populace.

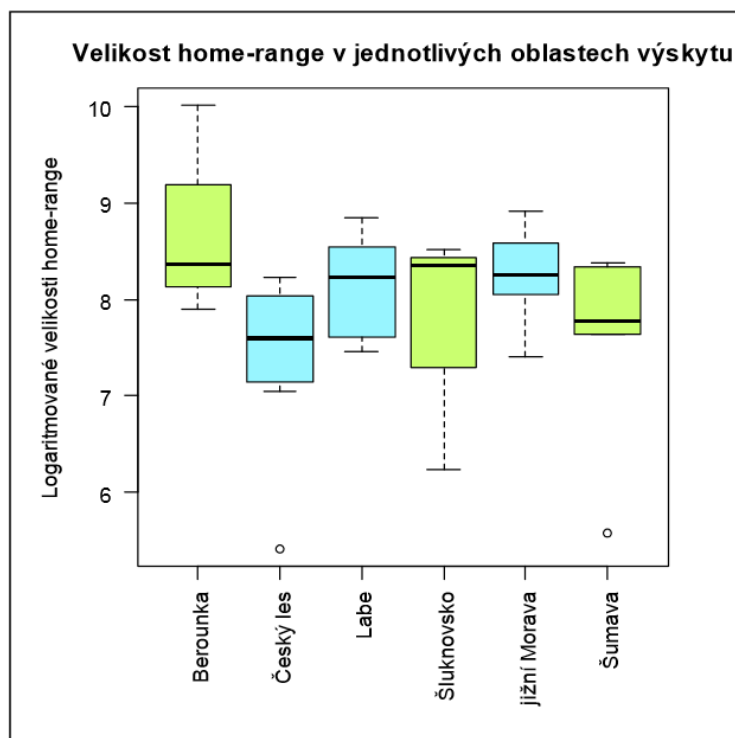
V saturovaných populacích může dojít k překryvu dvou a více okrsků, jelikož jsou moc blízko u sebe a všechny lokality jsou využity. Nolet et Rosell (1994) zkoumali ranou populaci bobra, kde byla vzdálenost mezi rodinami přibližně 2 km, avšak po 4 letech obývání tato vzdálenost klesla na hodnotu 1,6 km. Korbelová et al. (2011) tvrdí, že průměrná vzdálenost mezi rodinami v saturovaných populacích na jižní Moravě, na spodním toku Labe a v Českém lese se pohybuje okolo 361 m.

Müller-Schwarze et Shulte (1999) tvrdí, že jedinci, kteří obývají svá teritoria v saturované populaci se dokážou přizpůsobit podmínkám prostředí lépe než jedinci obývající ranou populaci a dokazují to pomocí sklonu toku. Nejčastěji bobři obývají toky, které mají sklon menší než 1 %, avšak v takzvané klimaxové populaci bobři žili na tocích, které měly sklon kolem 6,44 %. Na rozdíl od populace ovlivněné zásahy člověka, zde obývali toky se sklonem pouze 0,78 % a méně.

Horníček (2014) ve své diplomové práci porovnává délky domovských okrsků v saturované populaci bobra evropského s prostorovými nároky v rané populaci (viz obrázek 12). Tvrdí, že není nějak významný rozdíl mezi délkou home-range v saturované a délkou home-range v rané populaci, ale jedinci žijící v saturované populaci měli větší rozptyl hodnot home-range. V rané populaci udává průměrnou délku home-range jedné rodiny 4,55 km a průměrnou délku v saturované populaci 3,45 km. Na tocích velkých řek bývá velikost home-range větší, a to z důvodu, že jedinci obývali spíše slepá ramena řek a tůňe než hlavní proudy řek. Lze tedy říct, že časoprostorový vývoj populace bobra evropského neměl v našich podmínkách nějak významný vliv na velikost home-range a tím pádem rozdíly v délkách domovských



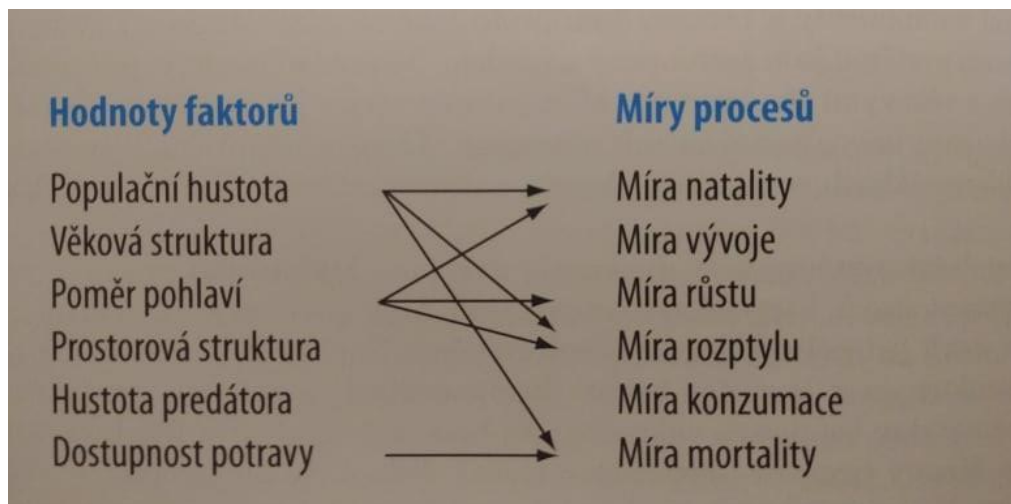
okrsků nejsou výrazně ovlivněny saturací území. Oproti tomu vliv mají faktory vnějšího prostředí, a to typ habitatu, výskyt potravních zdrojů apod.



**Obrázek 5:** Velikost home-range v raných (zelená) a saturovaných (modrá) populacích (Horníček, 2014)

### 9.3. Populační dynamika a denzita

Dynamiku populačních systémů můžeme vysvětlit dvěma koncepcemi. Zaprvé koncepce faktor-efekt. Tato koncepce je založena na představě, že faktory mění populační hustotu. Zadruhé koncepce faktor-proces, která vychází z toho, že faktory neovlivňují populační hustotu přímo, ale prostřednictvím míry demografických procesů, což je například mortalita, která poté vyvolá změnu v populační hustotě. V tomto případě je možná negativní i pozitivní zpětná vazba (Tkadlec, 2008).



**Obrázek 6:** Propojenost populačních faktorů a procesů. Jeden faktor může ovlivnit více procesů a procesy mohou zpětně ovlivnit hodnoty faktorů (Zdroj Tkadlec, 2008)

Při osidlování nového území růst populace zrychluje až po určité době (Barták et al., 2013). Početnost populace se zvětšuje pomocí úspěšného rozmnožování. Díky expanzi do okolí dochází k rychlejší disperzi. Z toho důvodu se však příliš nezvyšuje denzita (Kostkan, 2000). Denzita se zvyšuje také tím, že další dispergující jedinci obsazují méně vhodná území a zaplňují mezery v osídlení (Vorel, 2001).

Hartman (2003) uvádí, že pokud dojde k vyčerpání potravních zdrojů, může v populaci nastat takzvaný vnitropopulační tlak a poté následuje výrazná fluktuace dané populace. Také ve své jiné práci tvrdí, že pokles populačního růstu nastává průměrně kolem 34. roku od první kolonizace území (Hartman, 1994).

Faktorů ovlivňujících populační růst populace živočichů je hned několik. Jak už bylo zmíněno, jedním z hlavních faktorů je dostatek potravních zdrojů. Živočichové za potravou mnohdy urazí poměrně velkou vzdálenost a často se musí s potravou vrátit do svého obydlí. Tudíž je limitující také vzdálenost potravních zdrojů. Mezi další důležité faktory patří například výskyt různých predátorů. Baker et Hill (2003) ve své studii tvrdí, že i když bobří mají několik přirozených predátorů, podstatný je pouze vlk a ostatní jako je rys či medvěd se považují za nepodstatné. Wakefield et al. (2014) tvrdí, že přítomnost těchto predátorů je mnohdy důležitější faktor než dostupnost potravních zdrojů. Naproti tomu Gable et Windels (2017) jsou ve své studii toho názoru, že vliv vlka jako predátora na území, kde je více možné kořisti je velmi malý a změny v denzitě bobří populace jsou ovlivněny spíše jinými faktory jako právě dostupnost potravy apod. V saturované populaci, kde rodiny žijí v těsné blízkosti má

vliv mimo jiné i korelace úspěšnosti rozmnožování, tudíž velikosti rodiny a dostupnosti potravy. Mezi negativní vlivy patří také změna klimatu či činnost člověka, který bobry záměrně hubí mimo jiné z důvodu zaplavení lidských staveb apod. Disperzi bobrům v kulturní krajině ztěžují či znemožňují tzv. migrační bariéry, jako např. vodní hráze a jezy (Zajíček, 1992).

#### **9.4. Abundance**

Mezi další populační charakteristiky se řadí například abundance neboli početnost. Velikost populace udává počet jedinců daného druhu. Abundanci jedinců můžeme určit buď pomocí sčítání, které nazýváme census nebo nahodilým vzorkováním jedinců. Velikost populace je závislá na čtyřech procesech, a to na natalitě, mortalitě, imigraci a emigraci. Vždy nelze spočítat všechny jedince na dané lokalitě, proto je jednodušší a přesnější určit počet teritorií na lokalitě. Pro odhad abundance potřebujeme tedy znát průměrný počet jedinců v teritoriu a na základě údaje o počtu teritorií je možné odhadnout celkovou abundanci (Campbell et al., 2005).

#### **9.5. Disperze**

##### **9.5.1. Pojem disperze**

Pojem disperze má mnoho různých definicí. V různých studiích se můžeme setkat i s nesprávnou terminologií, jako je například migrace či rozptyl. Někteří autoři považují tyto termíny za jeden a ten samý, a to například Begon et al., (1996) či Krebs, (1994). Měli bychom tyto termíny rozlišovat, avšak hranice bychom měli považovat za neostré. Tkadlec (2008) definuje rozptyl jedince jako proces, kterým se jedinci rozptylují z místa narození nebo domovského okrsku prostřednictvím jednocestných pohybů na kratší vzdálenosti, zpravidla nejrůznějšího směru, aktivních nebo pasivních, kterými se jedinci šíří z nějakého specifického místa do okolí. Disperze je rozmístění jedinců v prostoru, ale v podstatě je hodně podobná a zaměnitelná s rozptylem. Také definuje pojem migrace, což jsou naopak dvoucestné, hromadné a zpravidla periodické směrované pohyby na větší vzdálenosti s návratem na původní místo anebo bez návratu. Společnou vlastností disperze i migrace je jejich zásadní vliv na populační dynamiku, abundanci a distribuci druhů (Nathan, 2001; Clobert et al., 2012) a strukturu společenstev (Clobert et al., 2004).

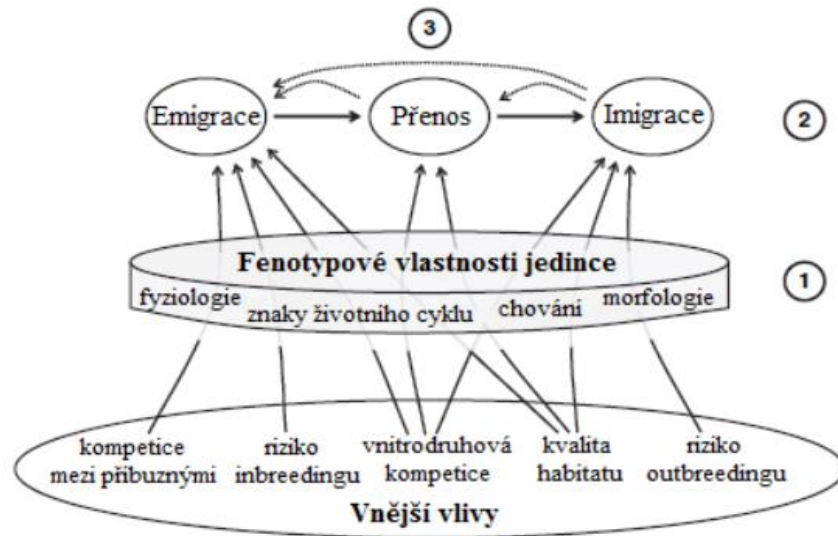
V této práci se budeme zabývat disperzí. Tkadlec (2008) tvrdí, že se rozlišují 3

typy disperze a to pravidelná, náhodná a shloučená. Pravidelná disperze indikuje odstředivé síly v populaci, a to například když se jedinci vzájemně vyhýbají nebo když v rostlinné říši mají příliš blízcí jedinci malou pravděpodobnost přežití. Náhodná disperze zahrnuje jedince, kteří mají stejnou pravděpodobnost výskytu na kterémkoliv místě. Tudíž je pozice každého jedince nezávislá na pozici jiného jedince. Příklady pro náhodnou disperzi jsou například larvy potměníka v mouce, také se objevuje u velkého množství pavouků. Nejčastější typ disperze v přírodních populacích je disperze shloučená. Naznačuje přítomnost dostředivých sil v populaci. Pravděpodobnost, že se na určitém místě bude vyskytovat jiný jedinec je vyšší. Tento autor také říká, že všechny typy disperze jsou velmi závislé na měřítku, ve kterém se pohybujeme, a to se týká všech uspořádání v prostoru a čase. Referenční hodnotou je zde zpravidla velikost domovského okrsku (Tkadlec, 2008).

Mezi další definice patří například od Bănărescu (1990), který popisuje disperzi jako pohyb jedinců pronikajících za hranice rozšíření druhu. Naopak Carter (1961) považuje disperzi pouze za pasivní a nekontrolovatelný pohyb jedince prostorem. Ronce (2007) považuje disperzi za jakýkoliv pohyb organismů vedoucí k toku genů uvnitř populací i mezi nimi. Touto definicí autorka rozlišila genetický a ekologický pohled na disperzi. Genetický pohled značí disperzi jako přesun jedinců mezi populacemi, a to poté vede k toku genů napříč prostorem, naopak ekologický pohled vyvyšuje pohyb jedinců v prostoru kvůli získání potravních zdrojů či za účelem reprodukce.

Disperzi můžeme také rozdělit podle konkrétních procesů jako je například hledání partnera či pohyb za potravními zdroji z jednoho odlišného typu stanoviště do jiného. Když jedinec opustí původní teritorium se záměrem nalezení místa vhodného k rozmnožování, jedná se většinou o disperzi subadultních jedinců (Clobert et al., 2009). Většina autorů zabývajících se tímto tématem tvrdí, že pohyb jedinců bývá vyvolán konkrétními podněty a proces výběru nové lokality neprobíhá úplně náhodně (Clobert et al., 2001; Bowler et Benton 2005). To, že se jedinec rozhodne opustit své původní obydlí a chystá se osídlit nové závisí na fenotypových vlastnostech jedince a také na podmínkách prostředí. Clobert et al. (2009) zmiňují tři procesy, které propojují

výběr habitatu, disperzi závislou na vnějších podmínkách a fenotypově závislou disperzi (viz obrázek 7).



**Obrázek 7:** Schématické zobrazení vztahu mezi třemi fázemi disperze (emigrace, vlastní přenos a fáze osidlování), vlivem individuálního fenotypu a vnějších podmínek na disperzi (podle Cloberta et al., 2009)

### 9.5.2. Disperze bobra evropského

Disperze bobra evropského (*Castor fiber*) se dělí do několika kategorií. První z nich je disperze, během které se jedinci pohybují pouze po svém okrsku nebo se mladí jedinci vydávají na krátké průzkumy po okolí (Bradt, 1938). Nejzásadnější a nejdůležitější je disperze subadultních jedinců, kteří se vydávají hledat nové teritorium a sexuálního partnera, se kterým by mohli založit novou rodinu a nazývá se disperze vrozená (Sun et al., 2000).

Existuje několik různých druhů disperze v závislosti na kvalitě habitatu a denzitě. První druh disperze je, když dispergující subadultní jedinec může začít stavět hrady, hráze apod. na úplně novém, dříve neokupovaném území (Sun et al., 2000). Další druh disperze je, když se tento jedinec může připojit k již aktivní rodině za jednoho ze dvou předpokladů. Buď, že původní „vůdce“ zemře, anebo ho dispergující jedinec porazí v boji, vytlačí ho z teritoria a převezme jeho pozici (Mayer et al., 2017 b). Dalším možným případem může být, že dispergující jedinec obsadí nedávno opuštěné území, kde se mohou nacházet původní hrady, hráze apod. (Sun et al., 2000). Třetím možným způsobem je obsazení opuštěného území, kde se bobři nevyskytovali delší dobu a dispergující jedinec musí opravit stávající hrady, hráze a další bobří

stavby. Nolet (1994) zjistil, že v začáteční kolonizaci neokupovaného území se jedinci zaměřují hlavně na kvalitu prostředí. Dispergující jedinec také může hledat vhodné území dlouhou dobu, a tak žije přechodně na místech, která jsou méně vhodná k osídlení (Aleksiuk 1968, Sun et al. 2000). Území, na kterých se vyskytují pouze malá teritoria značí horší životní podmínky, tím pádem jsou většinou pouze dočasná (Fustec et al., 2001). Pokud subadultní jedinec nenalezne vhodné území, kde by mohl založit novou rodinu, tak se většinou vrátí ke své původní (Mayer et al., 2017 b). Musí se však podílet na péči o nově narozená mláďata a nemá právo na rozmnožování (Müller-Schwarze et Sun, 2003).

Klíčové faktory ovlivňující výsledek disperze a následné osídlení jsou druhová denzita a dostupnost vhodného území. V oblastech s nízkou populační hustotou, tedy v populacích raných může subadultní jedinec obsadit území s velmi přívětivými podmínkami pro život a pro založení nové rodiny poblíž svému původnímu obydlí, zatímco v saturované populaci musí jedinci mnohdy urazit velmi dlouhou cestu (Cunningham et al., 2006; Smith, 1997).

Další druh disperze je považován za vynucený. Jedná se o disperzi celé rodiny v rámci jednoho území, například z důvodu nedostatku potravy, z důvodu ztráty původního teritoria nebo třeba mezidruhovou kompeticí (Sun et al., 2000). Dále existuje druh disperze, během které disperguje dospělý jedinec z důvodu smrti partnera. Pokud zemře samice, tak se rodina většinou rozpadne a samec disperguje, avšak pokud zemře samec a samice přežije, kolonie se ve většině případů nerozpadá (Payne, 1989).

#### **9.5.2.1. Směry disperze bobra evropského**

Disperze jedinců probíhá po i proti proudu řeky (Müller-Schwarze, 2011; Baker et Hill, 2003). Avšak většina studií praví, že nejčastěji jedinci dispergují po proudu (Sun et al., 2000; Müller-Schwarze et Sun, 2003). Fustec et al. (2001) tvrdí, že 74 % jedinců disperguje po proudu. Bobři využívají zvýšené hladiny toků a disperze po proudu je pro ně poté ještě jednodušší a mají větší šanci, že se vyhnou suchým úsekům (Sun et al., 2000). Müller-Schwarze et Sun (2003) ve své studii tvrdí, že většina jedinců dispergovala po proudu, avšak ti, kteří si zvolili náročnější cestu proti proudu, byli v disperzi úspěšnější než ti, co dispergovali po proudu.

### 9.5.2.2. Věk dispergujících jedinců

Nejčastěji k disperzi subadultních jedinců dochází mezi 1-3 roky života (Bradt, 1938), z toho je 14 % jednoletých mládřat, 64 % dvouletých a 21 % tříletých jedinců (Sun et al., 2000; Heidecke, 1984). Cleere (2005) ve své studii pozoroval 18 jedinců, z toho bylo 10 samců a 8 samic v saturované populaci s vysokou denzitou ve státě Illinois ve věku přibližně dvou let. Tvrdí, že 83,3 % pozorovaných dispergujících jedinců byli dvouletí samci (viz tabulka 1). Smith (1997) zjistil, že pouze 9 % jedinců, kteří nedispergují ve věku dvou let, dispergují ve třech letech a jsou to převážně samice. McTaggart et Nelson (2003) toto vysvětlují tím, že jsou samice bobra plodnější spíše ve třech letech než ty dvouleté, proto dispergují mnohdy později než samci.

Mayer et al. (2017 b) tvrdí, že v saturovaných populacích se disperze často velmi zpozdí, dokud není k dispozici vhodná území či dokud nedojde k vyloučení jedinců a nazývá se odložená disperze. Jedinci, kteří dispergují toho později mohou využít ve svůj prospěch. Před samotnou disperzí mohou získat více životních zkušeností, nabrat tělesnou hmotnost, pomáhají chránit území, tím pádem se později dokážou lépe vyhnout konfliktu s jedincem stejného druhu (Mayer et al., 2017 b; Koenig et al., 1992).

<u>Sex-age class</u>	<u>N</u>	<u>% dispersing</u> <u>in central Illinois</u>
Male yearlings	2	0 ( 0.0%)
Female yearlings	2	0 ( 0.0%)
Male 2-year olds	7	5 (71.4%)
Female 2-year olds	6	1 (16.7%)
<u>Male adult</u>	<u>1</u>	<u>0 ( 0.0%)</u>
Total	18	6 (33%)

*Tabulka 1: Procentuální zastoupení dispergujících jedinců na řece Embarras River (Cleere, 2005).*

### **9.5.2.3. Období disperze**

Mnoho studií tvrdí, že disperze subadultních jedinců nastává v pozdní zimě a brzkém jaru, kdy taje led a hladiny řek jsou vysoké (Bradt, 1947; Smith, 1997; Sun et al., 2000; Hartman, 1997). Cleere (2005) ve své studii naopak tvrdí, že pozorovaní jedinci začali první rok výzkumu dispergovat už v lednu, kdy byla hladina řek ještě zamrzlá, avšak druhý rok výzkumu byl teplejší a díky vydatným dešťům a následným záplavám probíhala disperze o něco později. Toto tvrzení indikuje fakt, že v chladnějších regionech má roztávající led větší význam pro disperzi než v teplejších regionech. Sun et al. (2000) naproti tomu pozoroval dispergující jedince v Massachusetts v období mezi dubnem a květnem. To znamená že načasování disperze je velmi rozmanité a záleží na mnoha faktorech jako je podnebí, ve kterém jedinci žijí, přírodní vlivy apod. (Cleere, 2005).

### **9.5.2.4. Délka trvání disperze**

Délka trvání disperze může být také různá. Cleere (2005) ve své studii uvádí 19-95 dnů. Van Deelen et Pletscher (1996) uvádí 16-181 dnů a McNew (2003) 8-198 dnů. Délka trvání disperze závisí na mnoha faktorech a mnohdy mohou být výsledky studií zkreslené například kvůli umělému vysušování vodních ploch, úmrtnosti jedinců během disperze či zda jedinec disperguje v prostředí rané či saturované populace (Cleere, 2005).

### **9.5.2.5. Vzdálenost disperze**

Největší podíl dispergujících jedinců se snaží uchytit v co nejbližším okolí svého mateřského teritoria. Barták et al. (2013) tvrdí, že průměrná vzdálenost disperze bobra evropského je 5 km, avšak jsou schopni urazit i vzdálenost delší než 80 km. Sun et al. (2000) ve své studii tvrdí, že samice dispergují dál než samci, a to více než dvojnásobně. V průměru samice urazí vzdálenost přes 10 km, avšak samci pouze 3,5 km. Oproti tomu Saveljev et al. (2001) udávají průměrnou uraženou vzdálenost u samic pouze lehce přes 2 km a u samců přibližně 11 km. Hodgdon (1978) ve své studii uvádí průměrnou vzdálenost disperze samců 13,8 km a samic 10,2 km. Van Deelen et Pletscher (1996) tvrdí, že průměrná délka disperze je u samců i samic stejná a to 8 km.

Cleere (2005) zmiňuje nejkratší vzdálenost, kterou jedinci urazili 2,2 km oproti tomu nejdelší vzdálenost byla až 80 km. Cleere (2005) a McNew (2003) sledovali



jedince bobra na územích sobě blízkých, avšak výsledky studií byly odlišné. Cleere (2005) tvrdí, že jedinci urazili během disperze průměrnou vzdálenost 20 km. Naproti tomu McNew (2003) zjistil, že během jeho výzkumu jedinci urazili průměrnou vzdálenost pouze 5,9 km. Odlišné výsledky studií byly zapříčiněny odlišným typem vodního toku. Cleere (2005) prováděl svou studii na řece a slepých říčních ramenech a McNew (2003) na rybnících a v přírodních rezervacích, kde k disperzi stačilo urazit jen krátkou vzdálenost mezi jednotlivými rybníky a jezírky.

Bobři jsou často nuceni dispergovat i přes souš či napříč povodími, převážně z důvodu populačních tlaků výchozí populace (Hartman, 1994). Sun et al. (2000) ve své práci zmiňují samici, která hledala nové teritorium a urazila 31,7 km po souši.

Jedinci dispergující z území s vysokou denzitou musí mnohdy urazit delší vzdálenosti, jsou náchylnější k útokům predátorů a hrozí také napadení jedinci z rezidentních rodin v rámci ochrany území. Pokud dispergující jedinci nemohou osídlit území s pestrou nabídkou potravních zdrojů a vysokou kvalitou dalších faktorů, jsou mnohdy nuceni osídlit okrajová stanoviště, která nejsou tak vhodná k životu bobra, ale stále je možné toto území obývat (Mayer et al., 2017 b). Pokud bobři osídlí území, které je daleko od původního teritoria, hrozí tzv. izolace, která může způsobit pokles denzity a snižuje pravděpodobnost následného nalezení partnera (Hartman, 1994).

#### **9.5.2.6. Příčiny úmrtnosti bobra během disperze**

Relativní úmrtnost bobrů je jeden z kritických faktorů ovlivňující disperzi jedinců. I když je mortalita u bobrů nejčastější do půl roku života, tak je vysoká i v kategorii subadultů. Smith (1997) zjistil, že úmrtnost jedinců, kteří dispergují se neliší od úmrtnosti nedispergujících jedinců. Toto tvrzení potvrzuje také Cleere (2005) (viz tabulka 2). Hlavní důvod mortality subadultů je spojován se saturovanou populací, jelikož zde dochází k častým bojům o území. Například v Labské populaci se přímý konflikt mezi jedinci označuje jako nejčastější příčina smrti (Piechocki, 1977).

Cleere (2005) ve své studii zaznamenal úmrtnost dispergujících jedinců 16,7 % a úmrtnost jedinců, kteří nedispergovali 8,3 %. Úmrtí těchto jedinců bylo zapříčiněno převážně pytláky, kteří loví bobry kvůli kožešinám a castoreu. Úmrtnost také souvisí s vnějším prostředím (nedostatek potravy, predátoři) (Tkadlec, 2008). Mezi faktory ovlivňující mortalitu bobra během disperze patří kolísání vodní hladiny,

povodně apod. Mezi predátory ohrožující bobra se řadí vlk, medvěd, rys apod. Heidecke (1984).

<u>Sex-age class</u>	<u>N</u>	<u>No. surviving</u>	<u>Percent surviving</u>
Dispersing beavers	6	5	83.3%
Non-dispersing beavers	<u>12</u>	<u>11</u>	<u>91.7%</u>
Total	18	16	88.9%

*Tabulka 2: Úmrtnost dispergujících a nedispergujících jedinců na řece Embarras River (Cleere, 2005)*

## 10. TERITORIALITA

Teritorialita je jev, který se týká celé živočišné říše včetně člověka. Jedná se o aktivní ochranu určitého území, tedy tzv. teritoria před jedinci či skupinami stejného druhu. Toto území se označuje jako nejmenší jednotka výskytu (Aleksiuk, 1968). Ve většině případů platí pravidlo, že čím je druh vývojově pokročilejší, tím je teritorialita silnější. Jedinec využívá teritorium k zajištění potomků, bezpečného území, obydlí, zajištění potravních zdrojů či k pravidelnému rozmnožování. Vytváří vhodné podmínky pro výchovu dalších generací a tím má větší šanci na reprodukční úspěch či udržení rodinné linie (Brown, 1964).

V každém teritoriu se vyskytuje jeden tzv. sociální systém, což je například stádo, smečka, tlupa, jedinec apod. V jednom teritoriu platí právě jedna dominance. Když kdokoliv z dané rodiny zjistí přítomnost nějakého vetřelce, tak nejdříve dojde k pokusu o jeho vytlačení, posléze může dojít k boji. K bojům mezi jedinci v teritoriích stejného druhu dochází hlavně během vytyčování teritoria. Ti, kterým se nepodařilo získat své teritorium, většinou svou genetickou informaci nepřispějí do další generace. Tímto způsobem se sníží riziko přemnožení a s tím spojené vyčerpávání potravních zásob (Brown, 1964).

Jedinci svá území značí a chrání pomocí různých metod. Mezi nejčastější metody patří akustické, pachové či optické signály. Akustické signály jsou vydávány hlasovým ústrojím, například ptačí zpěv. Některé druhy mají výrazné zbarvení, kterým mohou zastrašit své konkurenty. Chemické signály neboli pachové značky zanechávají jedinci při průchodu teritoriem, a tak po sobě zanechávají informaci, že se v tomto teritoriu vyskytli (Duruttya, 2005).

### 10.1. Teritorialita bobra evropského

Bobr je značně teritoriální živočich. Své teritorium si vymezuje pomocí tzv. pachových značek (viz obrázek 8). Specificky zapáchající značku zanechá například na hromádkách bahna, trávy či na pohozených větvích. Pokud se zvyšuje počet teritorií v povodí, přímo úměrně k tomu se zvětšuje počet pachových značek (Rosell et Nolet, 1997). Bobři si své teritorium aktivně chrání především v jarním období a v době disperze. Ve většině případů své teritorium chrání rodičovský pár (Wilsson, 1971). Jednou z možností výstrahy bobrem je plácání svým šupinatým ocasem do vodní

hladiny. Pokud dojde mezi jedinci bobra k bojům, může v krajním případě dokonce dojít až ke smrti jednoho z jedinců (Wilsson, 1971).

Vorel et al. (2016) ve své publikaci uvádí, že se průměrná délka bobřího teritoria v našich podmínkách pohybuje mezi 1 až 2 km délky vodního toku v závislosti na úživnosti prostředí. Také tvrdí, že v přítomnosti dostatečně bohatého břehového porostu jsou bobří teritoria spíše kratší, avšak v lokalitách, které jsou potravně chudší mohou být teritoria delší, jejich délka může mít třeba i 5 či 6 km. Zurowski et Kasperczyk (1998) ve své práci uvádí, že vzdálenost jednotlivých teritorií od sebe je přibližně 2 až 20 km. Pod pojmem kolonie se rozumí podle Rosell et al. (2006) větší skupina příbuzných i nepříbuzných jedinců, kteří se nachází ve stejném teritoriu.

Místo, kde je bobří aktivita nejvyšší a zároveň centrum teritoria se nazývá „*core area*“. Bobří aktivita se snižuje v závislosti na vzdálenosti od centra teritoria. Nejčastěji se za centrum považují zásobárny, nory apod. (Orians et Pearson 1979 in Horn et al. 1979).

Vorel et al. (2016) uvádí, že rodiny mají svá sídla, kterými jsou například hrady, polohrady a nory. V jednom teritoriu mohou mít bobří více těchto sídel. V létě členové jedné rodiny žijí ve více sídlech, například samice s mláďaty mají samostatný úkryt. Na rozdíl od zimy, kdy se stahují pouze do jednoho úkrytu. Vchod je ukryt pod vodní hladinou, aby se potenciální predátor nedostal dovnitř. Dále vede do bobřího obydlí, které je suché, chodba a z jednoho úkrytu může také vést více chodeb. Vorel et al. (2016) také tvrdí, že bobří hrady mohou být až 2 m vysoké a jsou to stavby z větví, bláta a kamenů (viz obrázek 9 a 10).



*Obrázek 8: Pachová značka (foto J. Korbel)*



*Obrázek 9: Průřez bobřím obydlím (Zdroj dumka.info)*





*Obrázek 10: Bobří hrad (Zdroj Archiv ireceptar.cz)*

## **10.2. Teritorium a „Home-range“**

Teritorium a home-range neboli domovský okrsek jsou dva odlišné termíny. V „home-range“ se bobři pravidelně vyskytují, ale není to území, které si aktivně chrání na rozdíl od teritoria. Vorel et al. (2016) tvrdí, že teritoria sousedících rodin se nepřekrývají, avšak domovské okrsky se překrývat mohou. Toto území pak mohou využívat členové z obou rodin a nazývá se neutrální hranice. Pokud jedinci například zkoumají své okolí už za hranicí home-range či dispergují, tak se toto území nepočítá jako součást home-range (Burt, 1943). Obecně lze tedy domovský okrsek definovat jako území bez odkazu na obhajobu území, bez jakékoliv reakce na proniknutí na toto území jiným jedincem stejného druhu a bez jakýkoliv teritoriálních signálů. Home-range se tedy dá určit pouze na základě fyzické přítomnosti jedince (Borger et al., 2008).

Pro určení velikosti území, které je obýváno bobrem můžeme použít jednorozměrné vyjádření délky či dvourozměrné vyjádření délky domovských okrsků. Jednorozměrné vyjádření se používá na území, kde není možná stavba hrází, tudíž na tomto území jednorozměrné vyjádření délky stačí. Avšak tam, kde bobři mohou postavit své hráze, dochází k vytváření rozsáhlých mokřadů a velikost území už není

pouze liniová, ale už je rozlehlá také více do šířky. V tomto případě je zapotřebí použít dvourozměrné vyjádření délky, jako to popisuje například Bloomquist et al. (2012) ve své studii.

Velikost „home-range“ souvisí s mírou saturace populace. Využívaná šířka břehu je zanedbatelná ve srovnání s využívanou délkou, jelikož území spojené s potravní aktivitou bobra je jen kousek od břehu (Jenkins, 1980). Délka území, na kterém rodina žije je ovlivněna typem vodního systému (Novak, 1987). Délka home-range podél toku je v našich podmínkách průměrně 1,7km (Vorel et al., 2008). Velikost teritoria se pohybuje v rozmezí 1,30 až 4,87 km délky toku, kdy jeho průměr je přibližně 2,7 km (Vorel, 2001). Velikost domovského okrsku se zvyšující se tělesnou hmotností jedince může růst, a naopak klesá se zvyšující se úživností stanoviště (Lindstedt et al., 1986). Velikost rodiny pravděpodobně nemá žádnou souvislost s velikostí teritoria, tudíž na ní není závislá (Campbell et al., 2005).

Také vnitropopulační rysy mohou mít vliv na velikost území, které obývá jedna rodina. Vorel et al. (2008 b) zjistili, že s rostoucí populační hustotou se délka teritoria na daném území nemění. Benson et al. (2006) tvrdí, že na velikost domovského okrsku má populační hustota a fáze růstu příslušné populace vliv. Například domovské okrsky vlka obecného (*Canis lupus*) ve zvětšující se populaci a v rámci nižší populační hustoty rostou, avšak v opačném případě, kdy je populační hustota vyšší se domovské okrsky zmenšují (Okarma et al., 1998).

### **10.3. Značení teritorií bobra evropského**

Jak už bylo zmíněno výše, bobra ke komunikaci s ostatními jedinci svého druhu využívá pachové značky neboli scent marky, které se řadí mezi chemické signály. Bobr také může znovu značit na již vytvořené starší scent marky a tím je zvětšuje. Bobři vytváří pachové značky na vyvýšených místech z důvodu ochrany před povodněmi a také proto, aby se pach mohl lépe šířit okolím (Müller-Schwarze, 2011). Tyto signály jsou předávány olfaktoricky. Bobr má dva párové orgány, které slouží k olfaktorickému značení (Wilsson, 1971). Castoreum se považuje za hlavní složku pachové značky. Bobr tyto scent marky rozmisťuje podle organizovaného vzoru a díky tomu přesně vytyčí hranice jeho teritoria. Výskyt scent marků bývá pozorován i mimo tyto hranice. Většina značek se vyskytuje ve vzdálenosti přibližně 150 m mezi centrem a hranicí bobřího teritoria. Bobři právě toto území poblíž hranice teritoria vnímají jako možné

místo výskytu nepřítele (Emelyanov et al., 2012). Avšak existuje také názor, který zastává Nitsche (1985), a to takový, že většina scent marků se vyskytuje poblíž centra teritoria. Pokud bobr nalezne cizí scent mark, tak ho buď rozhrabe a označí svým pachem, či přímo vedle něj udělá svou vlastní značku.

Müller-Schwarze et Sun (2003) tvrdí, že většina scent marků se vyskytuje proti proudu toku, a to z důvodu, že většina jedinců připlouvá po proudu při hledání nového teritoria. Samci využívají pachových značek hlavně z důvodu ochrany před nepřítelem, naproti tomu samice takto může předat informaci samci o svém reprodukčním cyklu. Oba pak také používají chemické signály k vábení svého protějšku. Swaisgood (2007) dodává, že pokud bobr ucítí svůj vlastní pach, dodá mu to více důvěry ve své vlastní teritorium.

Byl proveden výzkum, kde autoři zjišťovali rozdíl reakcí bobra v saturované populaci na pachovou značku, která pochází od sousedících jedinců a na značku jedinců více vzdálených. Výsledky uvádí, že jsou bobři více agresivní, když objeví scent mark vzdálených jedinců než při objevu pachové značky sousedících jedinců. Tento výzkum byl proveden na 39 bobřích rodinách v rozmezí let 1998-1999 (Rosell et Bjørkøyli, 2002).

Rosell et Bergan (2000 a) se ve své práci zabývají otázkou rozmístování pachových značek v závislosti na roční době. Tvrdí, že během ledna až března souvisí množství scent marků s pohlavní aktivitou samice. Nejvíce však během tohoto období značkují v únoru. Na jaře, převážně v období celého dubna a května, kdy probíhá disperze, se intenzita značení zvyšuje, a to z důvodu právě dispergujících subadultů.



## 11. DISKUZE

Hlavním záměrem této bakalářské práce bylo podrobné rozebrání procesů a mechanismů, které přímo i nepřímo ovlivňují směry a frekvence disperze bobra evropského v saturované populaci. Pomocí velkého množství dostupných zdrojů jsem vypracovala literární rešerši na toto téma a zjistila jsem, že jsou faktory, které ovlivňují život bobra v saturované populaci i v rané populaci a oproti tomu jsou i faktory, které nemají žádný či mají jen zanedbatelný vliv na život jednotlivých rodin ať už v saturované tak v rané populaci. Mezi faktory, který ovlivňují výskyt bobra patří například nadmořská výška, charakter vodních toků, sklon toku, ale úplně nejdůležitější faktor výskytu bobra je dostupnost a vhodnost potravy. Nejvhodnější jsou dřeviny měkkého a tvrdého luhu. Optimálním životním prostorem bobra jsou stojaté a pomalu tekoucí vody s dostatečnou hloubkou.

Disperze bobrů probíhá převážně ve věku okolo dvou let, avšak může probíhat i dříve či později. Pokud dispergují jedinci starší dvou let, jsou to buď převážně samice, které mnohdy dispergují později než samci anebo jedinci, kteří dispergují v rámci odložené disperze, která je typická hlavně pro saturovanou populaci, kde často není vhodné území k osídlení a jedinci vyčkávají, dokud nedojde k vyloučení jiných jedinců či dokud není k dispozici vhodné území. Avšak s vyšším věkem mají lepší fyzickou výbavu a dokážou lépe čelit útokům rezidentních bobrů (Mayer et al., 2017 b).

Období disperze i délka trvání disperze se mohou lišit v závislosti na spoustě faktorech jako je podnebí, ve kterém jedinci žijí, podmínky prostředí, přírodní vlivy a podobně. Podstatný vliv na tom může mít i zeměpisná šířka. Většina studií se shoduje, že disperze subadultních jedinců nastává v pozdní zimě a brzkém jaru, kdy taje led a hladiny řek jsou vysoké (Bradt 1947, Smith 1997, Sun et al 2000). Avšak může probíhat také daleko dříve či později. Délka trvání disperze se také velmi různí, záleží převážně na vzdálenosti, kterou jedinci potřebují urazit, jedná se přibližně o rozmezí 16-181 dní (Van Deelen et Pletscher, 1996).

Průměrná vzdálenost, kterou jedinci během disperze urazí je okolo 5 km, avšak mohou dispergovat i dále než 80 km (Cleere, 2005; Barták et al., 2013). Studie se často neshodují v názoru, zda urazí delší vzdálenost samice či samci. Sun et al. (2000) tvrdí,

že samice dispergují dál než samci. V průměru samice urazí vzdálenost přes 10 km, avšak samci pouze 3,5 km. Saveljev et al. (2001) udávají průměrnou uraženou vzdálenost u samic pouze lehce přes 2 km a u samců přibližně 11 km. Hodgdon (1978) uvádí průměrnou vzdálenost disperze samců 13,8 km a samic 10,2 km. Van Deelen et Pletscher (1996) tvrdí, že průměrná délka disperze je u samců i samic stejná a to 8 km. Bobři jsou také schopni dispergovat desítky kilometrů po souši.

Hlavní důvod mortality subadultů je spojován se saturovanou populací, jelikož zde dochází k častým bojům o území. Mezi faktory ovlivňující mortalitu bobra během disperze patří kolísání vodní hladiny, povodně apod., avšak během disperze jsou rezidentní bobři nejčastější příčinou úmrtí (Smith, 1997). Mezi predátory ohrožující bobra se řadí vlk, medvěd, rys apod. Heidecke (1984).

Bobr evropský má několik možností, jak ukončit svou disperzi, může založit nové teritorium na úplně novém území, na území dříve obývaném bobry, na místě poblíž svého původního teritoria či se může navrátit zpět do své původní rodiny. Vše záleží na mnoha faktorech. Avšak tento výsledek velmi ovlivní fakt, zda se jedinec nachází v saturované či rané neboli pionýrské populaci. Bobři, žijící v saturované populaci mají daleko větší problém nalézt nové, vhodnější teritorium hlavně kvůli saturaci, tudíž z důvodu nedostatku potravních zdrojů, vhodného území, kompetici a ochraně území sousedních rodin. Jedinec z dispergující populace musí mnohdy urazit daleko větší vzdálenost ať už ve vodě či na souši. A ani po uražení velmi dlouhých vzdáleností není jisté, že jedinec nalezne ideální prostředí a v tomto případě se mnohdy navrací zpět do své původní rodiny, kde se však nadále nerozmnoží (Müller-Schwarze et Sun, 2003).

## **12. ZÁVĚR**

Disperze je komplexní mechanismus, kde musíme brát v úvahu velké množství vzájemně závislých i nezávislých faktorů. Pro větší pochopení tohoto mechanismu je potřeba více se tímto tématem zabírat a dělat větší množství vědeckých studií a výzkumů, které by doplnily teorii a napomohly by k většímu pochopení tohoto procesu, který drží genetickou i biologickou diverzitu na velmi vysoké úrovni. Co se rozšíření bobra evropského týče, tak dobrou zprávou je, že jak ve světě, tak i u nás se tomuto savci daří velmi dobře a jeho populace se postupně stále rozrůstají.

### 13. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- ALEKSIUK M., 1968: Scent-Mound Communication, Territoriality, and Population Regulation in Beaver (*Castor canadensis* Kuhl). American Society of Mammalogists, Justor. Journal of Mammalogy, 2009, 49(4), 759-762.
- ANDĚRA M., 1999: Svět zvířat II. Savci 2. Albatros, Praha
- ANDĚRA M. (2020): Mapa rozšíření *Castor fiber* v České republice. In: Zicha O. (ed. BiologicalLibrary-BioLib.Citováno 20.06.2020.  
<<https://www.biolib.cz/cz/taxonmap/id60/>>
- ANDĚRA, M., HORÁČEK, I., 2005: Poznáváme naše savce, 2. doplněné vydání. Sobotáles, Praha, 327 s.
- BAKER B.W. et HILL E.P., 2003: Beaver (*Castor canadensis*). Wild Mammals of North America: Biology, Management and Conservation. 288–310.
- BĂNĂRESCU P.,1990: Zoogeography of Fresh Waters. Volume 1: General Distribution and Dispersal of Freshwater Animals. Wiesbaden: Aula-Verlag.
- BARTÁK, V., VOREL, A., ŠÍMOVÁ, P., PUŠ, V., 2013: Spatial spread of Eurasian beavers in river networks: a comparison of range expansion rates. Journal of Animal Ecology 82: 587-597.
- BENSON J. F., CHAMBERLAIN M. J. & LEOPOLD B. D., 2006: Regulation of space use in a solitary felid: population density or prey availability? Animal Behaviour 71: 685–693.
- BLOOMQUIST C. K., NIELSEN C. K. & JUSTIN J. S. 2012: Spatial Organization of Unexploited Beavers (*Castor canadensis*) in Southern Illinois. The American Midland Naturalist Journal 167: 188–197.
- BOUWES N., N. WEBER, C. E. JORDAN, W. C. SAUNDERS, I. A. TATTAM, C. VOLK, J. M. WHEATON, M. M. POLLOCK., 2016: Ecosystem experiment reveals benefits of natural and simulated beaver dams to a threatened population of steelhead. Scientific Reports 6.
- BOWLER D.E., BENTON T.G., 2005: Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 80:205–25.
- BÖRGER, L., DALZIEL, B.D., FRYXELL, J. M., 2008: Are there general mechanisms of animal home range behavior? Ecology Letters 11: 637–650.
- BRADY CH. A. et SVENDSEN E., 1981: Social behaviour in family of beaver (*Castor canadensis*). Biology of behaviour 6: 99–114.
- BRANDT, G. W., 1938: Study of beaver colonies in Michigan, Journal of mammology 19:139-161
- BROWN, J. L., 1964: The evolution of diversity in avian territorial systems. Wilson Bulletin 76: 160-169.
- BURT, W. H., 1943: Territoriality and home range concepts as applied to mammals. Journal of Mammalogy 24: 346-352

- CAMPBELL, R. D., ROSELL, F., NOLET, B. A., DIJKSTRA, V. A. A., 2005: Territory and group sizes in Eurasian beavers (*Castor fiber*): echoes of settlement and reproduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 597-607.
- CARTER W., 1961: Ecological aspects of plant virus transmissions. *Annu. Rev. Entomol.* 6:347–370.
- CLEERE E.A., 2005: Natal dispersal of beavers in the Embarras River watershed in central Illinois. M.S. thesis, Eastern Illinois University, 724.
- CLOBERT J., BAQUETTE M., BENTON T.G., BULLOCK J.M., 2012: *Dispersal Ecology and Evolution*. London: Oxford University Press.
- CLOBERT J., LE GALLIARD J.-F., COTE J., MEYLAN S., MASSOT M., 2009: Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecol. Lett.* 12:197–209.
- CLOBERT J., IMS R.A., ROUSSET F., 2004: Causes, mechanisms and consequences of dispersal. In: Hanski I., Gaggiotti O. E., editors. *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. London: Elsevier Academic Press. p. 307–335.
- CRAWFORD, J. C., LIU, Z., NELSON, T. A., NIELSEN, C. K. ET BLOOMQUIST, C. K. 2008: Microsatellite analysis of mating and kinship in beavers (*Castor canadensis*). *Journal of Mammology*, 89(3), 575-581 s.
- CUNNINGHAM, J. M., A. J. K. CALHOUN, W. E. GLANZ., 2006: Patterns of beaver colonization and wetland change in Acadia National Park. *Northeastern Naturalist* 13:583-596.
- ČERVENÝ J., MÁLKOVÁ P. & BUFKA L., 2000: Současné rozšíření bobra evropského (*Castor fiber* L.) v západních a jižních Čechách: Národní Muzeum, Praha. *Lynx* 31: 13–22 s.
- DESTEFANO, S., K. K. G. KOENEN, C. M. HENNER, J. STRULES., 2006: Transition to independence by subadult beavers in an unexploited, exponentially growing population. *Journal of Zoology* 269:434-441.
- DURUTTYA, M., 2005: *Velká etologie koní. 2. Český Těšín: Eva Janzetičová, 2005. ISBN 80-239-5088-6.*
- DZIECIELOWSKI R., M., 1996: *Bóbr*. Wydawnictwo SGGW, Warszawa, 124 s.
- EMELYANOV A. V., CHERNOVA N. A., ZOTOV D. V., KIREEV A. A., STARKOV K. A., 2012: Marking activity of common beaver (*Castor fiber* L.) in the settlements of channel type. Dynamic aspect. *Contemporary Problems of Ecology* [online]. 2012, 5(1), 121–125  
<https://link.springer.com.ezproxy.techlib.cz/content/pdf/10.1134%2FS1995425512010171.pdf>
- FUSTEC J., LODE T., LE 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.
- GABLE T.D. et WINDELS S.K., 2017: Kill rates and predation rates of wolves on beavers. *Journal of Wildlife Management* 82: 466–472.

- HAMŠÍKOVÁ L., VOREL A., MALOŇ J., KORBELOVÁ J., VÁLKOVÁ L., KORBEL J., 2009: Jak jsou početné bobří rodiny? Sborník Regionálního muzea Mikulov 2009, 11-16.
- HARTMAN, G., 1994: Long-Term Population Development of a Reintroduced Beaver (*Castor fiber*) Population in Sweden. *Conservation Biology* 8:713-717.
- HARTMAN G., 2003: Irruptive population development of European beaver (*Castor fiber*) in southwest Sweden. *Society for the study and conservation of Mammals, Arnhem. Lutra* 46/2: 103–108.
- HAY, K. G. 1958: Beaver census methods in the Rocky Mountain region. *Journal of Wildlife Management*, 22(4), 395–402.
- HEIDECHE D. (1984): Investigations of ecology and population dynamics of the European beaver. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik*, 111: 1–41.
- HODGDON H.E. (1978): Social dynamics and behavior within an unexploited beaver (*Castor canadensis*) population. Ph.D. dissertation. University of Massachusetts, Amherst. 292 pp.
- HORNÍČEK, J. 2014: Prostorové nároky pionýrských populací bobra evropského (*Castor fiber*) v Čechách. Diplomová práce. Katedra ekologie, fakulta životního prostředí České zemědělské univerzity Praha, 31-44.
- JAROŠÍK V., 2005: Růst a regulace populací. *Academia*, Praha 11-49.
- JENKINS, S. H., 1980: A size-distance relation in food selection by beavers. *Ecology* 61: 740-746.
- JOHN, F., BAKER, S., KOSTKAN, V. (2010): Habitat selection of an expanding beaver (*Castor fiber*) population in central and upper Morava River basin. *Eur J Wildl Res* 5 663–671.
- JOHNSTON C. A., NAIMAN R. J., 1990: Browse selection by beavers: effects on riparian forest composition. *Canadian Journal of Forest Research* 20:1036–1043.
- KOENIG, W. D., F. A. PITELKA, W. J. CARMEN, R. L. MUMME, M. T. STANBACK, 1992: The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *The Quarterly Review of Biology* 67:111-150.
- KORBELOVÁ J., VOREL A., HAMŠÍKOVÁ L., MALOŇOVÁ L., MALOŇ J., 2011: Délky domovských okrsků bobra evropského v různých typech krajiny. In: Naše zvěř a myslivost 2011: Telemetrický výzkum zvěře, jeho přínos pro mysliveckou praxi a řešení škod působených zvěří. Sborník příspěvků z konference. Česká lesnická společnost: 51-58
- KOSTKAN, V. 2000: Ekologická nika bobra evropského (*Castor fiber* L. 1758) v CHKO Litovelské Pomoraví. Disertační práce. Katedra ekologie a životního prostředí, přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého Olomouc, 93.
- KOSTKAN V., LEHKÝ J., ŠAFÁŘ J., 1999: Záchranný program: bobr evropský (*Castor fiber* L. 1758), Olomouc, 26, nepublikováno
- LEEGE T. A., 1968: Natural movements of beavers in southeastern Idaho. *Journal of Wildlife Management* 32:973-976.
- LINDSTEDT, S. L., MILLER, B. J., BUSKIRK, S. W., 1986: Home range, time, and body size in mammals. *Ecology* 67: 413-418.

- MALOŇ J., 2005: Biotopové preference bobra evropského (*Castor fiber* L.) na řece Moravě. Diplomová práce. Katedra ekologie a životního prostředí: PŘF UP Olomouc. 38.
- MALOŇ J., 2012: Ekologie bobra Evropského v podmínkách střední Evropy. Doktorská disertační práce, Přírodovědecká fakulta UP. Olomouc.
- MAYER, M., ZEDROSSER, A., ROSELL, F., 2017. Couch potatoes do better: Delayed dispersal and territory size affect the duration of territory occupancy in a monogamous mammal. *Ecol. Evol.* 7, 4347–4356. doi:10.1002/ece3.2988
- MAYER, M., ZEDROSSER, A., ROSELL F., 2017 b: When to leave: The timing of natal dispersal in a large, monogamous rodent, the Eurasian beaver. *Animal Behaviour* 123:375-382.
- MCNEW L., 2003: Dispersal characteristics of juvenile beavers in southern Illinois. M.S. thesis, Southern Illinois University, Carbondale, IL. 79pp.
- MCTAGGART S.T., NELSON T.A., 2003: Composition and demographics of beaver (*Castor canadensis*) colonies in central Illinois. *American Midland Naturalist* 150:139-150.
- MÜLLER-SCHWARZE D., 2011: The Beaver: It's life and impact, Second Edition. Cornell University, New York: 216.
- MÜLLER-SCHWARZE D., SHULTE B. A., 1999: Behavioral and ecological characteristic of a „climax“ population of beaver (*Castor canadensis*). *Beaver Protection, Management, and Utilization in Europe and North America*. Kluwer Academic/Plenum Publisher, New York, 182.
- MÜLLER-SCHWARZE D., SUN L., 2003: The beaver: natural history of wetlands engineer. Cornell University Press, Ithaca and London, 190.
- NATHAN R., 2001: The challenges of studying dispersal. *Trends Ecol. Evol.* 16:481–483.
- NITSCHKE, K.A., 1985: Reviermarkierung beim Elbebiber (*Castor fiber albicus*). *Mitt. Zool. Ges. Braunau* 4: 259-273.
- NOLET B., ROSELL F. (1994): Territoriality and time budgets in beavers during sequential settlement. *Canadian Journal of Zoology* 72: 1227–1237.
- NOLET, B. A., VILMAR, A. A., HEIDECHE, D., 1994: Cadmium in Beavers Translocated from the Elbe River to the Rhine/Meuse Estuary, and the Possible Effect on Population Growth Rate. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 27 (2):154-161.
- NOVAK, M., 1987: Beaver. *Wild Furbearer Management and Conservation in North America*. Ontario Ministry of Natural Resources, 34: 285-310.
- NOVAKOWSKI N. S., 1966: The winter bioenergetics of a beaver population in northern latitudes. *Canadian Journal of Zoology* 45: 1107–1118.
- OKARMA H., JĘDRZEJEWSKI W., SCHMIDT K., ŚNIEŻKO S., BUNEVICH A. N., JĘDRZEJEWSKA B., 1998: Home ranges of wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland, compared with other Eurasian populations. *Journal of Mammalogy* 79: 842–852.

- ORIAN G. H., PEARSON N. E., 1979: On the theory of central place foraging. In: Horn D. J., Mitchell R. D., Stairs G. R. [eds]: Analysis of ecological systems. Ohio State University Press, Columbus: 154-177.
- PIECHOCKI, R., 1977: Ökologische Todesursachenforschung am Elbebiber (*Castor fiber albus*). Beiträge zur Jagd- und Wildforschung 10: 332-341.
- POLLOCK, M. M., G. M. LEWALLEN, K. WOODRUFF, C. E. JORDAN, J. M. CASTRO., 2017: The beaver restoration guidebook: working with beaver to restore streams, wetlands, and floodplains. United States Fish and Wildlife Service, Portland, Oregon, USA
- RONCE O., 2007: How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38:231–253.
- ROSELL F., BERGAN A. F., 2000a: Scent marking in Eurasian beaver *Castor fiber* during winter. *Acta Theriologica.*, 45(2), 281-287. ISSN 0001-7051.
- 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.
- ROSELL, F., BJØRKØYLI, T., 2002: A test of the dear enemy phenomenon in the Euroasian beaver. *Animal Behaviour* 63: 1073-1078
- ROSELL F., NOLET B. A., 1997: Factor affecting scent-marking behavior in Euroasian beaver (*Castor fiber*). *Journal of Chemical Ecology* 23:673–689.
- ROSELL F., PARKER H. et STEIFETTEN O., 2006: Use of dawn and dusk sight observation to determine colony size and family composition in European beaver (*Castor fiber*). *Animal behaviour* 6: 1073-1078.
- SAVELJEV, A. P., 2001: Rettung des Bibers in Russland: offensichtlicher jagdwirtschaftlicher Erfolg mit zoologischen Problemen nach 70 Jahren. *Beitrage zur Jagd- und Wildforschung* 26: 309-315.
- SMITH, D. W., 1997: Dispersal strategies and cooperative breeding in beavers. Dissertation, University of Nevada, Reno, USA.
- STEPHENSON, A. B., 1969: Temperatures within a beaver lodge in winter. *J. Mammal.* Vol. 50. pp. 134-136.
- SUN, L., D. MÜLLER-SCHWARZE, B. A. SCHULTE., 2000: Dispersal pattern and effective population size of the beaver. *Canadian Journal of Zoology* 78:393-398.
- SVENDSEN, G. E., 1980: Seasonal change in feeding patterns of beaver in southern Ohio. *J. Wildl. Mgmt.* 44, 285–290.
- SWAISGOOD, R.R., 2007: Current status and future directions of applied behavioral research for animal welfare and conservation. *Applied Animal Behaviour Science* [online], 102(3-4), 139-162. <https://www.sciencedirect.com.ezproxy.techlib.cz/science/article/pii/S0168159106001924>
- ŠAFÁŘ J., 2002: Novodobé rozšíření bobra evropského (*Castor fiber* L., 1758) v České republice. *Příroda* 13: 161-196.



- TKADLEC, E., 2008: Populační ekologie. Struktura, růst a dynamika populací. Univerzita Palackého, Olomouc 6-75.
- VAN DEELEN T.R., PLETSCHER D.H., 1996: Dispersal characteristics of two-year-old beavers (*Castor canadensis*) in western Montana. *Canadian Field Naturalist* 110:318-321.
- VLACHOVÁ B., VOREL A., 2002: Bobr evropský jako krajinnotvorný činitel. *Časopis Živa* 3/2002. *Academia*: 137-140 s.
- VOREL A., 2001: Bobr evropský (*Castor fiber* l. 1758) na Labi a Kateřinském potoce, Diplomová práce, Lesnická fakulta ČZU Praha, 79.
- VOREL A., 2003: Labští bobři a loňské povodně. *Vesmír* 82: 578.
- VOREL, A., BARTÁK, V., MUCLINGER, P., KORBELOVÁ, J., HAMŠÍKOVÁ, L., VÁLKOVÁ, L., MALOŇ, J., 2009: Analýza parametrů predikce šíření a model disperze bobra evropského v ekosystémech střední Evropy (2007-2010). Závěrečná zpráva projektu, období řešení 2009. FŽP ČZU v Praze.
- VOREL A., BARTÁK V., ŠÍMOVÁ P., KORBELOVÁ J., HAMŠÍKOVÁ L., 2011: Kolik se k nám vejde bobrů? - potenciální kapacita populace bobra evropského v ČR. In: Sborn. Zoologické dny, Brno 2011. Sborník abstraktů z konference 17. – 18. února 2011, s. 250.
- VOREL A., KORBELOVÁ J., eds., 2016: Průvodce v soužití s bobrem. ČZU v Praze, Praha. 1-129
- VOREL, A., KORBELOVÁ, J., HAMŠÍKOVÁ, L., VÁLKOVÁ, L., MALOŇ, J., 2008b: Závěrečná zpráva projektu VaV MŽP SP/2D4/52/07, Analýza parametrů predikce šíření a model disperze bobra evropského v ekosystémech střední Evropy 2007-2010. Závěrečná zpráva projekt, 85.
- VOREL A., KORBELOVÁ J., VÁLKOVÁ L., HAMŠÍKOVÁ L., MALOŇ J., 2010: Analýza parametrů predikce šíření a model disperze bobra evropského v ekosystémech střední Evropy 2007-2010. Společnost Castor a AOPK ČR, Fakulta životního prostředí České zemědělské univerzity, Praha, 124–148.
- VOREL A., MALOŇ J., HAMŠÍKOVÁ L., VÁLKOVÁ L., JOHN F., 2006: Metodika monitoringu populace bobra evropského v České republice. In: Nová P., 80 Petrusková T. et Uhlíková J. [eds.]: Sborník příspěvků ze semináře „Budou tu žít s námi“. Agentura ochrany přírody a krajiny, Praha, *Příroda* 25: 75–94.
- VOREL, A., ŠAFÁŘ, J., ŠIMŮNKOVÁ, K., 2012: Recentní rozšíření bobra evropského (*Castor fiber*) v České republice v letech 2002 – 2012 (Rodentia : Castoridae ). *Lynx*, 43, 149 179.
- VOREL A., VÁLKOVÁ L., HAMŠÍKOVÁ L., MALOŇ J., KORBELOVÁ J., 2008: The Eurasian beaver population monitoring status in the Czech Republic. *Natura Croatica*, 17/4: 217-232.
- WAKEFIELD E. D., PHILLIPS R. A., MATTHIOPOULOS J., 2014: Habitatmediated population limitation in a colonial central-place forager: the sky is not the limit for the black-browed albatross. *Proceeding of the Royal Society B*. [Online] <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/281/1778/20132883>

- WILSSON L., 1971: Observations and experiments on the ethology of the European beaver (*Castor fiber* L.). *Viltrevy* 8: 116-261.
- ZAJÍČEK, R., VLAŠÍN, M., 1992: Návrat bobrů. *Ekocentrum Brno*, 26.
- ZEJDA, J., ZAPLETAL, M., PIKULA, J., OBDRŽÁLKOVÁ, D., HEROLDOVÁ, M., HUBÁLEK, Z., 2002: Hlodavci v zemědělské a lesnické praxi. *Agrospoj*, Praha, 284.
- ZUROWSKI, W., KASPERCZYK, B., 1988: Effect of Reintroduction of European Beaver in the Lowlands of the Visual Basin. *Acta theriologica* 33: 320-338.

#### **Internetové zdroje:**

Pachová značka, převzato ze stránky: <https://bobr.webnode.cz/album/photo-gallery/a11-bobri-pachova-znacka-foto-j-korbel-jpg2/>

Spižírna, převzato ze stránky: <http://m.bobr.webnode.cz/album/photo-gallery/a10-bobri-nora-zasobarna-a-chodnik-foto-j-korbel-jpg2/>

Průřez, převzato ze stránky: <http://dumka.info/pet03/0716pet.htm>

Hrad, převzato ze stránky: <https://www.ireceptar.cz/zvirata/bobri-bori-nase-hraze-umi-stavet-lepsi.html>