ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA APLIKOVANÉ EKOLOGIE

Časový model dispersního chování bobra evropského

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Ing. Aleš Vorel, Ph.D

Bakalant: Matouš Oukropec

© 2024 ČZU v Praze

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Matouš Oukropec

Aplikovaná ekologie

Název práce

Časový model dispersního chování bobra evropského

Název anglicky

Dispersion model of Eurasian beaver

Cíle práce

Bobři při svém novodobém osidlování využívají vodních cest jako základní sítě k šíření. Disperze bobrů je stále neprostudované chování, nejen že nejsou známé délky disperzních drah, nevíme ani, jak se při šíření bobři rozhodují. Ze střední Evropy není mnoho publikovaných údajů o disperzi bobrů, nevíme zda obecně popsané vzorce chování ze vzdálených míst areálu rozšíření platí i pro náš prostor.
Student shrne předchozí studie katedry ekologie, které se snažily rozkrýt jak a hlavně kdy probíhá disperzní chování bobrů.

Metodika

Cílem práce bude sumarizace všech dosažených systematických informací o disperzním chování bobra evropského v ČR. Z archivů katedry ekologie student získá a sestaví časový disperzní model, který by měl osvětlit sezónní průběh disperze z našeho území.

Doporučený rozsah práce

40

Klíčová slova

beavers, dispersion, initial colonisation

Doporučené zdroje informací

Hartman, G. (1997). Notes on age at dispersal of beaver (Castor fiber) in an expanding population. Canadian Journal of Zoology, 75, 959–962.

Horníček, J., Šimůnková, K., Mokrý, J., Korbelová, J., & Vorel, A. (2022). How Do the Beaver Home Ranges Vary during the Range Expansion? Annales Zoologici Fennici, 59(1), 17–28

Korbelová, J., Hamšíková, L., Maloň, J., Válková, L., & Vorel, A. (2016). Seasonal variation in the home range size of the Eurasian beaver: do patterns vary across habitats? Mammal Research, 61, 1–11.

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. Ecology and Evolution, 7(12), 4347–4356.

Saveljev, A. P., Stubbe, M., Stubbe, A., Unzhakov, V. V, & Kononov, S. V. (2002). Natural Movements of Tagged Beavers in Tyva. Russian Journal of Ecology, 33(6), 460–465.

Vorel, A., Mokrý, J., & Šimůnková, K. (2014). Růst populace bobra evropského na Šumavě. The population growth of Eurasian beaver in the Bohemian Forest. Silva Gabreta, 20(1), 25–40.

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

2023/24 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Aleš Vorel, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 20. 3. 2024

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 21. 3. 2024

prof. RNDr. Michael Komárek, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 21. 03. 2024

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma „ Časový model disperzního chování bobra evropského“ vypracoval samostatně pod odborným vedením Ing. Aleše Vorla Ph.D. a citoval jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použil a které jsem rovněž uvedl na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědom, že na moji bakalářskou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědom, že odevzdáním bakalářské/závěrečné práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzi tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze, dne 28.03. 2024 ..... (podpis autora práce)

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval svému školiteli Ing. Alešovi Vorlovi PhD, který mi umožnil se podílet na jeho výzkumu a poskytl mi datové podklady pro tuto práci. Po celou dobu mi poskytoval odborné konzultace a podporu. Rád bych poděkoval Ing. Janě Korbelové PhD. za vyexcerpování dat z telemetrie. Dále bych rád poděkoval Oldřichu Vojtovi, který mi pomáhal se sběrem dat. Také bych chtěl poděkovat svým spolužačkám Aleně Herrové a Kláře Zímové, které mi pomáhaly se zajištěním studie. V neposlední řadě chci poděkovat svojí rodině za dlouholetou podporu.

Abstrakt

Tato bakalářská práce se snaží objasnit časový průběh disperze bobra evropského (*Castor fiber)* v podmínkách České republiky. K vytvoření časového modelu bobří disperze byla použita data z realizovaných studií katedry Ekologie. Průběh disperze byl sledován pomocí fotopastí na 15 nekolonizovaných tocích Českém lese a na 15 nekolonizovaných tocích ve Šluknovském výběžku. Tyto toky ústily do hlavního toku se stejně hustým bobřím osídlením, bobří osídlení sloužilo jako zdroj dispergujících jedinců. Tyto data byla doplněna disperzními časy 12 bobřích jedinců, kteří se vydali na disperzi během radiotelemetrického výzkumu.

Bobři se v podmínkách České republiky nejčastěji vydávají na disperzi z natálního teritoria v období od října do konce května. Nejvíce jedinců se vydává na disperzi v období března, ale silné disperzní úsilí bylo zaznamenáno už v období ledna. Peak bobří disperze nastává na konci března.

Klíčová slova: beavers, dispersion, initial colonisation

Abstract

This bachelor's thesis aims to elucidate time pattern of European beaver (*Castor fiber*) dispersal in the conditions of the Czech Republic. Data from conducted studies by the Department of Ecology were used to create a temporal model of beaver dispersal. The dispersal process was monitored using camera traps at 15 uncolonized streams in the Český Les and 15 uncolonized streams in the Šluknovský výběžek region. These streams flowed into the main stream with equally dense beaver populations, serving as a source of dispersing individuals. These data were supplemented by dispersal times of 12 beaver individuals that embarked on dispersal during radio telemetry research. In the conditions of the Czech Republic, beavers most commonly embark on dispersal from their natal territory from October to the end of May. The highest number of individuals embark on dispersal in March, but strong dispersal efforts have been recorded as early as January. The peak of beaver dispersal occurs at the end of March.

Keywords: beavers, dispersion, initial colonisation

Obsah

1 Úvod **8**

2 Cíl práce **9**

3 Literární rešerše **10**

3.1 Problematika disperze 10

3.2 Disperze bobra evropského 11

3.2.1 Načasování disperze 12

3.2.2 Věk jedinců při disperzi 13

3.2.3 Směr disperze a disperzní vzdálenost 14

3.2.4 Odložená disperze 15

3.2.5 Průzkumné výpady 16

3.2.6 Úmrtnost během disperze 17

3.2.7 Chemická komunikace během disperze 17

4 Metodika **21**

4.1 Radiotelemetrie bobřích jedinců 21

4.1.1 Sběr telemetrických dat 22

4.2 Metodika monitoringu disperze ve Šluknovském výběžku 22

Popis lokality Šluknovského Výběžku a jejího bobřího osídlení 22

4.2.1 Výběr lokalit 24

4.2.2 Instalace fotopastí 24

4.2.3 Sběr dat z fotopastí 25

4.3 Zpracování dat 25

5 Výsledky **26**

5 Diskuze **32**

7 Závěr **35**

8 Přehled literatury a použitých zdrojů **36**

1 Úvod

Bobr evropský *(Castor fiber, Lineus 1958*) je semi-akvatický hlodavec. Jeho schopnost přetvářet krajinu pomocí kácení stromů a stavby hrází je unikátní. Bobři svým vodním hospodařením a tvorbou habitatů poskytují důležité ekosystémové služby a podporují biodiverzitu (Rosell & Campbell-Palmer, 2022). I přes velký vědecký zajem dosud zbývá spousta nezodpovězených otázek o životě tohoto klíčového druhu. Každé jaro se mladí jedinci vydávají na disperzi ze svého natálního teritoria. Cestují skrze síť říčních toků a hledají místo, kde by si mohli založit svoje vlastní teritorium a najít partnera.

Většina studií zabývajících se problematikou bobří disperze pochází z Ameriky, kde byla hojně využívaná radiotelemetrie a proto odtud známe například přesné vzdálenosti bobří disperze nebo délku trvání disperze. Výzkum zde byl prováděn na bobrech kanadských (*Castor canadensis*), proto se disperze u bobra evropského a hlavně v podmínkách střední Evropy, může v některých ohledech lišit. Co se týče problematiky bobří disperze v Evropě, většina studií pochází ze Skandinávie. To jakým způsobem probíhá disperze bobřích jedinců z natálního teritoria v našich podmínkách v České republiky je pořád záhadou. Bobři byli na území České republiky zcela vyhubeni a od 90 let se k nám postupně vracejí. Dnes se zde nacházejí jak plně saturované populace, tak ranné populace, kde rekolonizace stále probíhá. Proces rekolonizace byl u nás již popsán, ale o samotném průběhu disperze toho moc nevíme. Na katedře ekologie bylo realizováno v minulých letech několik výzkumů, ve kterých byla získaná data týkající se bobří disperze. Data z těchto výzkumů se dají poskládat do uceleného časového disperzního modelu, pomocí kterého lze odhadnout průběh disperze a jednotlivé disperzní peaky.

2 Cíl práce

Cílem této práce bylo objasnit, kdy se subadultní bobří jedinci vydávají v našich podmínkách České republiky na disperzi. Sumarizoval jsem disperzní pokusy, které byly zaznamenány v rámci předchozích studií katedry ekologie. Sestavil jsem časový model, pomocí kterého jsem se snažil objasnit průběh disperze a vyvodit disperzní peaky.

3 Literární rešerše

3.1 Problematika disperze

Většina organizmů má během svých životních stádií schopnost dispergovat mezi jednotlivými místy vrámci určitých prostorových měřítek (Ronce, 2007). Disperze je definována jako proces, při kterém se jedinci rozptylují z místa narození nebo domovského okrsku prostřednictvím difůzních pohybů. Jedná se o jednocestné aktivní nebo pasivní pohyby, zpravidla na kratší vzdálenosti a různými směry. Narozdíl od migrace se jedinci na disperzi vydávájí individuálně a disperze probíhá uvnitř generace (Tkadlec, 2008). Jedinci se pohybují během disperze z určitých důvodů a nevybírají si místo pro život náhodně (Clobert et al., 2001).Hlavní motivace disperze je reprodukce (Tkadlec, 2008). Na druhou stranu, ale disperze také umožňuje jedincům využívat dostupné zdroje, které jsou časově a prostorově omezené (Ronce, 2007). Disperze určuje uroveň toku genů mezi populacemi a proto je důležitá z evolučního hlediska (Tkadlec, 2008). Jedná se o evolučně stabilní strategii, která je adaptována všemi jedinci v populaci (Smith, 1977).Disperze se dá rozdělit do třech rozdílných fází: emigrace, přesun a imigrace. Každá z těchto fází má spoustu faktorů ovlivňující její výhody, ale i cenu. Mezi takovéto faktory patří například vnitrodruhová kompetice, kompetice mezi sourozenci nebo kvalita habitatu. Ceny v každé fázi disperze mohou být energetické, časové, rizikové nebo přiležitostní (Clobert et al., 2009). Výhodnost disperze se zvyšuje pakliže se jedinci nacházejí na nestabilním stanovišti s vysokým rizikem zániku. Naopak fragmentace stanovišť působí proti disperzi, protože izolované populace přicházejí o geny migrantů. Pokud je mortalita příliš vysoká a investice do morfologie umožňující disperzi příliš nákladná, výhodnost disperze se snižuje (Tkadlec, 2008).

Disperze je velice variabilní, dispergující jedinci nejsou stejných kvalit a nehledají stejné biotopy a proto variabilita v disperzi není pouze závislá na vnejších podmínkách (condition dependence) ale i na fenotypu jedince (fenotype dependence). Obzvláště behaviorální vlastnosti mohou hrát důležitou roli ve variabilitě výběru biotopů a schopnosti disperze jedinci stejného druhu (Clobert et al., 2009). Disperze se dá kvantifikovat jako proporce emigrujících jedinců nebo pomocí disperzní vzdálenosti a parametrů disperzní distribuční funkce. Proporce dispergujících jedinců se často využívá v teoretických

modelech nebo v demografických studiích, kde se k výzkumu disperze používá radiotelemetrická metoda nebo značkování jedinců (Tkadlec, 2008).

Míra disperze může být u jednotlivých pohlaví odlišná, protože souvisí s filopatrií. U savců jsou filopatrickým pohlavím samice a více se vydávají na disperzi samci, kdežto třeba u ptáků je to naopak, kdy se na disperzi vydávají spíše samice. Z věkového hlediska se dá disperze rozdělit na natální a rozmnožovací. Natální disperze znamená, že se na disperzi vydávají juvenilní nebo subadultní jedinci. Tento typ disperze tvoří drtivou většinu migrantů u savců a ptáků. Na rozmnožovací disperzi se vydávají adultní jedinci, kteří mění místo svého rozmnožování (Greenwood, 1980).

3.2 Disperze bobra evropského

Disperze mladých jedinců z natálního teritoria je primární mechanismus rozšiřování bobří populace (Baker and Hill., 2003). V bobří rodině se rozmnožuje pouze rodičovský pár. Aby jedinci maximalizovali svoje fitness vydávají se na disperzi z rodné kolonie. Tím zvyšují šanci na nalezení partnera a založení vlastního teritoria a následně předání svých genů dalším generacím. Svým odchodem také zaručují, že se rodina moc nerozroste a nespotřebuje tak rychle všechny dostupné zdroje na lokalitě. Odchod na disperzi také snižuje šanci příbuzenského křížení v rodině. Sourozenci se vydávají na disperzi solitérně, ne ve stejný čas a tím dále snižují šanci příbuzenského křížení (Rosell & Campbell-Palmer, 2022). Bobří disperze je spíše řízena instinkty než, že by jedinci byli vyhnáni svými rodiči násilím (Crawford et al., 2015). Mladí jedinci se mohou rozhodnout nevydat na disperzi a zůstat v rodině jako pomocníci a tím nepřímo šířit svoje příbuzné geny skrze mladší sourozence (Rosell & Campbell-Palmer, 2022).

Byl zdokumentován jeden případ, kdy samec, který se usadil v opuštěné břehové prohlubni, byl čtrnáct dní na to následován dispergující samicí (McNew & Woolf 2005). To potvrzuje teorii, že dispergující jedinec založí ve vhodné lokalitě nové teritorium a čeká, dokud se k němu nepřipojí jiný dispergující jedinec opačného pohlaví a tím vznikne nový partnerský pár, který pak dále zakládá rodinu. Samci mohou vydávat více energie na založení teritoria a pak čekat, než se k nim připojí samice (McNew & Woolf, 2005). Dispergující jedinec se také může stát dominantním párem v již založené kolonii, pokud jeden z partnerů v rodičovském páru zemře nebo od něj jeho druh odejde. Když byla z rodiny odstraněna

samice, samec se vydal na disperzi si najít jinou samici, naopak když byl odstraněn samec, samice zůstala a čekala, dokud se k ní nepřidal jiný samec (Svendsen, 1989). Samci mohou mít větší tendenci vydat se hledat samici, protože jsou při rozmnožování spíše limitováni hledáním samice než nedostatkem dostupných zdrojů. Naopak samice mohou spíše zůstat v teritoriu a odložit disperzi, dokud se jinde neobjeví dostatek vhodných zdrojů (Cleere, 2005).

3.2.1 Načasování disperze

Správné načasovaní disperze zvyšuje šanci na založení teritoria a snižuje riziko úmrtí během disperze (Mayer et al., 2017b). Mladí jedinci většinou opouštějí svoje rodné kolonie v pozdní zimě a během jara (Van Deelen & Pletscher, 1996). Subadultní bobři se obvykle vydávají na disperzi, než se rodičovskému páru narodí nová mláďata (Rosell & Campbell-Palmer, 2022). V oblastech, kde během zimy většina vodních ploch zamrzá, se bobři nevydávají na disperzi před jarní oblevou (Sun et al., 2000). Zvýšená hladina vody během jarní oblevy může být další spouštěč disperze (Vanderhoof, 2020). Ritter (2018) udává, že načasování disperze přímo souviselo s jarní oblevou a zvýšenou vodní hladinou. V tocích, které jarní tání nejvíce ovlivňuje, se zvyšujícím průtokem přibývalo množství dispergujících jedinců, a naopak většina jedinců se usadila v období, kdy jarní tání upadalo a hladina vody klesala. Ve střední Illinois načasování disperze nesouviselo s jarní oblevou a jedinci se vydávali na disperzi i když byla většina řeky zamrzlá. Disperzi zde v následujícím roce ani nespustilo neobvykle teplé počasí s vyšším průtokem v prosinci a lednu a jedinci se naopak vydávali na disperzi později (Cleere, 2005).

Bobři se mohou vydávat na disperzi předčasně, a to už v pozdním podzimu. McNew & Woolf (2005) zaznamenali 9 subadultních jedinců, kteří se vydali na předčasnou disperzi už okolo 25. listopadu. Podzimní disperze byla ale nejspíše ovlivněna vyšším průtokem v řece způsobeným vodním hospodařením. To způsobilo, že většina rodin byla vyplavena ze svých hlavních nor a byla nucena obývat menší břehové prohlubně v jiných částech svých teritoriích. Tito jedinci pak měli druhou disperzi během běžného disperzního období. To potvrzuje teorii, že subadulti byli předčasně nuceni se vydat na disperzi, protože disturbance narušila jejich teritorium.

Přesná data začátku běžné disperze jsou velmi proměnlivá. V Montaně se bobři kanadští (*Castor Canadensis*) vydávali na disperzi v rozmezí od 7. dubna do 20. srpna, ale 8 z 10 bobrů se vydalo na disperzi během dubna a května (Van Deelen,1991). Ritter (2018) zaznamenal v Montaně vrchol disperze během pozdního dubna a první půlky května za největších jarních průtoků. Průměrné datum disperze bylo 17. květen a bobři se vydávali na disperzi od 7 března do 25 listopadu. Sun et al. (2000) udává, že se bobři vydávali na disperzi v období dubna a brzkého května a žádný jedinec se nevydal na disperzi po půlce května. V jižní Illinois začali svoji disperzi subadultní jedinci už kolem 16. února a většina bobrů se usadila okolo 18 března (McNew & Woolf, 2005). Ve střední Illinois, se jedinci vydávali na disperzi podobně, průměrné datum disperze bylo 22. únor a jedinci se vydávali na disperzi od 23. ledna do 15. dubna (Cleere, 2005). Rozdílné začátky disperze jsou pravděpodobně určeny rozdílnými klimatickými podmínkami v daných lokalitách, které ovlivňují mimo jiné proměnné jako začátek jarního tání a průtoky v tocích (Rosell & Campbell-Palmer, 2022). V chladnějších regionech má jarní tání větší vliv na načasování disperze než v mírnějších regionech a disperze zde probíhá dříve než v severnějších chladnějších lokalitách (Cleere, 2005). Dispergující bobři se mohou usadit poměrně rychle nebo zůstanou tranzitní po delší dobu. Bobři v místech s menší dostupností kvalitních lokalit mohou strávit na disperzi delší dobu než ti, kteří mají blízko k dispozici vhodnou lokalitu (McNew & Woolf, 2005). Jedinci se během disperze často dočasně usídlí v břehových prohlubních nebo opuštěných norách, odkud pořádají další průzkumné výpady (McNew & Woolf, 2005). Van Deelen (1991) zaznamenal, že 4 bobři vykázali rapidní usazení už během prvních 16 dnů disperze a zbylých 6 dispergujících bobrů mělo oddálené usazení v rozmezí 35 a 181 dnů. Cleere (2005) udává, že se jedinci usazovali v rozmezí od 19 do 95 dnů. Pozdější usazení vede k letní subpopulaci tranzitních bobrů. Jedinci zůstávají tranzitní, dokud se neusadí s nespárovaným bobrem nebo nezačnou stavět hráze a nory, které přilákají protějšek (Baker & Hill 2003).

3.2.2 Věk jedinců při disperzi

Většina studií udává, že nejvíce bobrů se vydává na disperzi z natálního teritoria ve věku dvou let (Vanderhoof, 2020). Mayer et al. (2017a) udává průměrný věk jedinců během normální disperze 2.35 ± 0.71 let. 59% jedinců se vydává na disperzi mezi jedním až třemi lety života, 41% odkládá svojí disperzi až do věku 4-7 let a jenom 9 % jedinců zůstanou

v natální kolonii a stanou se dominantními potom, co oba jejich rodiče zmizí(Rosell & Campbell-Palmer, 2022). Během dvouleté studie v Illinoi se celkově 33 % jedinců vydalo na disperzi (n=18), z toho 83.3 % tvořili dvouletí jedinci a zbytek jedinců byl starší (Cleere, 2005). McNew & Woolf (2005) udává, že 73% zkoumaných dvouletých jedinců a 55% jednoletých jedinců se vydalo na disperzi. Věk, ve kterém se bobři vydávají na disperzi je nejvíce ovlivněn populační hustotou (Mayer et al., 2017b; Sun et al., 2000). Věk dispergujících bobrů ve Švédsku byl mezi 11 a 23 měsíci s průměrným věkem 1.4 let. Pět z devíti chycených bobrů se vydalo na disperzi ve věku jednoho roku, před jejich druhou zimou. Avšak populační hustota zde byla pouze 0.13 teritorií/km (Hartman,1997). Kdežto v saturované populaci v Norsku (0.64 teritorií/km) byl průměrný věk dispergujících bobrů 3.5 ± 1.6 let (Mayer et al., 2017b).

3.2.3 Směr disperze a disperzní vzdálenost

Bobři se pohybují během disperzí po i proti proudu vodních toků (Van Deelen & Pletscher, 1996). Sun et al. (2000) udává, že 74 % bobrů v jeho studii (n= 46) začalo svoji disperzi směrem po proudu, někteří jedinci, se pak ovšem vrátili a pokračovali disperzi směrem proti proudu. Disperze po proudu je pro bobry méně náročná, protože nemusí vydávat navíc energií na boj s protiproudem. Pokud ovšem po proudu od rodné kolonie nenajdou volné teritorium jsou nuceni se vydat zpět proti proudu (Rosell & Campbell-Palmer, 2022). Dostupnost vhodných lokalit nejvíce ovlivňuje disperzní vzdálenosti (Sun et al., 2000).

Disperzní vzdálenost je velmi proměnná a závisí mimo jiné na vzdálenosti vhodného neobydleného prostředí a jestli jsou bobři nuceni během disperze cestovat mezi vodními zdroji po pevnině (Vanderhoof, 2020). Většina bobrů se usazuje do volných vhodných lokalit v blízkosti rodných kolonií a jenom málo jedinců cestuje na vzdálenosti vetší než 20 km a zdá se, že hlavně samci preferují nejbližší lokality (Sun et al., 2000). Jedinci se ovšem nutně neusazují v nejbližší volné lokalitě, ale jsou schopni cestovat i přes několik opuštěných teritorií (Ritter, 2018). Někteří jedinci cestují přes lokality, ve kterých se jiní dispergující jedinci později usadí (Cleere, 2004). Průměrná disperzní vzdálenost v jižní Illinoi byla 5.9 km v oblasti propojené malými regulovanými toky a v oblasti s horší prostupností, kde byli bobři nuceni cestovat po pevnině, byla průměrná disperzní vzdálenost menší a to 1.7 km

(McNew & Woolf, 2005). V centrální Illinoi byla průměrná disperzní vzdálenost 17 km. Nejkratší disperzní vzdálenost 2.2 km a nejdelší 80 km, zde se bobři pohybovali převážně po velkých lineárních tocích, a proto zde byla disperzní vzdálenost větší než v jižní Illinoi (Cleere, 2005). V Montaně jedinci dispergovali do vzdálenosti v rozmezí od 0.7 km do 42.3 km. Pouze dva jedinci cestovali až do vzdáleností 41.3 a 42.3 km. Tito jedinci, ale nejdříve dispergovali do bližší lokality, odkud je vyhnala disturbance. Průměrná disperzní vzdálenost byla 4 km a většina jedinců se usadila do vzdálenosti 2.3 km (Ritter, 2018). Ve státě New York samice dispergovaly dále od svých rodných kolonií než samci (10.15 ± 2.42km vs 3.49 ± 0.86 km). Samice také měly větší tendenci dispergovat na dlouhé vzdálenosti (>20 km). To může být dáno větším tlakem na samice, aby předešly příbuzenskému křížení, a proto mohou být nuceny cestovat dále než jejich mužští sourozenci. Také to může být způsobeno většími nároky na zdroje u samic a tím potřebují najít kvalitnější teritorium (Sun et al., 2000). V jižní Illinoi byla disperzní vzdálenost u obou pohlaví podobná, což naznačuje, že jiné disperzní vzdálenosti u jednotlivých pohlaví možná nejsou mechanismus, kterým se bobři vyhýbají příbuzenskému křížení. Avšak v New Yorku byla mnohem větší populační hustota, která vytváří vyšší selekční tlak, a proto samice mohly být nuceny dispergovat dále (McNew & Woolf, 2005). Zatím nebylo pořádně podloženo, že by jednotlivá pohlaví měla různé disperzní vzdálenosti. Bobři mohou být výjimka v hypotéze, že monogamně žijící jedinci se vydávají na pohlavně zaujatou disperzi, aby se vyhnuli příbuzenskému křížení (Cleere, 2005).

3.2.4 Odložená disperze

Odložená disperze má velký dopad na celkovou početnost populace a její dynamiku, protože ovlivňuje počet rozmnožujících se jedinců (Sun et al., 2000). Subadultní jedinci, kteří nemohou najít vhodné teritorium, kvůli obsazenosti teritorií (vysoké populační hustotě) nebo nízké kvality dostupných lokalit, jsou nuceni odložit disperzi, aby zvýšili svoje kompetiční schopnosti. Odložená disperze dává mladým bobrům větší šanci na získání malého množství dostupných kvalitních lokalit (Ritter, 2018). Až 50 % jedinců ve zkoumané lokalitě ve střední Illinoi odložila svoji disperzi kvůli nedostatku dostupných lokalit. Výhody z filopatrického působu života nejsou hlavní příčiny dložené disperze, ale je to spíše populační hustota a kvalita dostupných habitatů s rostoucí nasyceností populace (Cleere,

2005). Jedinci také odkládají disperzi s rostoucím věkem stejnopohlavního rodiče. Mladí jedinci možná dokážou vycítit rodičovské stárnutí a čekat na převzetí teritoria po jejich smrti. Starší rodiče mohou tolerovat jedince s odloženou disperzí, protože pomáhají s obranou teritoria a péčí o potomky a tím nepřímo přispívají k jejich fitness (Mayer et al., 2017b). S rostoucím věkem rodičů také subadultní jedinci více reagovali na umělé pachové značky. To značí, že se více zapojují do značení a obrany teritoria (Hohwieler et al., 2018), protože mají větší šanci, že ho zdědí a zároveň tím získávají více vlastních zkušeností s obranou teritoria, která jim pak může pomoct během zakládání a obrany jejich vlastního teritoria (Rosell & Campbell-Palmer, 2022). Se zvyšující se populační hustotou jedinci odkládají svojí disperzi. Jedinci, kteří měli starší rodiče odkládali svoji disperzi někdy až do věku 7 let. V Norsku byl průměrný věk jedinců s odloženou disperzí 5.06 ± 0.93 let (Mayer et al., 2017a). Starší dispergující jedinci s vyšší tělesnou hmotností a teoreticky více zkušenostmi mají větší kompetiční schopnosti (Ritter, 2018). Starší jedinci také mají vetší úspěšnost v převzetí sousedních teritorií (Sun et al.,2000). Sekundární disperze po úspěšné natální disperzi byla pozorována u 39 % jedinců a ti co se vydali na disperzi podruhé měli úplně největší šanci na založení nebo převzetí sousedního teritoria. Zároveň, ale menší jedinci mohou být donuceni se vydat na předčasnou disperzi, protože je starší sourozenci s odloženou disperzí vytlačují z nor a spotřebovávají dostupné potravní zdroje (Ritter, 2018)

3.2.5 Průzkumné výpady

Před samotným začátkem disperze bobři běžně podnikají průzkumné výpady do okolí, které můžou vygradovat až v samotnou disperzi (Hartman 1997). Jedinci na průzkumných výpadech často tráví i několik nocí mimo rodné teritorium (Ritter, 2018). Ve Švédsku se 3 z 9 jedinců vydali na průzkum do vzdálenosti mezi 1.5 km a 15 km od hranic svého teritoria (Hartman 1997). Skrze tyto výpady jedinci zjišťují vhodný čas na disperzi, šanci na zvětšení vlastního teritoria, stav sousedů, šanci na spáření, fluktuace populační hustoty a dostupná volná teritoria (Mayer et al., 2017b). Průzkumné výpady nejspíše také pomáhají otestovat několik lokalit pro usazení (McNew & Woolf, 2005). Ritter (2018) si všiml několika z části dokončených základů hrází, což mohou být zkušební lokace, kde si bobři testují, jestli jsou zde vhodné podmínky na založení teritoria.

3.2.6 Úmrtnost během disperze

Úmrtnost v bobří populaci je ovlivněna několika faktory, ať už přirozenými nebo způsobenými člověkem. Mezi přirozené faktory zůsobující úmrtnost patří extrémní klimatické podmínky (jako jsou např. povodně), predace (v našich podmínkách převážně vlkem obecným [*Canis lupus*]) a nemoci. Tak i lidské faktory jako je legální a nelegální odstřel (nebo lov do pastí) a srážka s vozidlem (Girling et al., 2019; Rosell et al., 2005). Ve východním Německu byla srážka s vozidlem nejčastější zdokumentovaná příčina úmrtí (Stefen, 2019). Mortalita 2-3 letých jedinců během období disperze bývá vysoká (Campbell et al., 2012).a klesá po úspěšném založení teritoria (Petrosyan et al., 2019). Dispergující jedinci se často dostávají do konfrontací s rezidentními jedinci, které mohou končit smrtí (Rosell & Campbell-Palmer, 2022 nebo (Petrosyan et al., 2019)). Někteří jedinci se mohou pohybovat přes den v době, kdy většina bobrů je neaktivní, aby se vyhnuli agresivním napadením a tím mohou snižovali cenu za disperzi (Cleere, 2004). Bobři se také pohybují rychleji a tráví více času ve vodě během pohybu mimo vlastní teritorium, aby se vyhnuli detekci (Rosell & Campbell-Palmer, 2022). Během usilovného hledání nového teritoria během disperze, jsou jedinci často nuceni přecházet silnice nebo je kopírovat a mohou být sraženi vozidlem, tyto srážky jsou s rostoucí populací bobrů a zvýšenou dopravou čím dál častější (Grubešić et al., 2015). Cleere (2004) udává, že úmrtnost byla podobná pro dispergující jedince a ty, co zůstali v rodných koloniích. Úmrtnost během disperze byl pouze 16.7 % a u nedispergujících bobrů byla 8.3 %, ale za všechnu úmrtnost během disperze mohli lovci. Ritter (2018) zaznamenal větší úmrtnost dispergujících jedinců v důsledku chorob, ale tam, kde se choroby nevyskytovaly, byla šance na přežití podobná. Naopak dispergující jedinci mohou mít větší šanci na přežití, protože se nestihnou od ostatních členů rodiny nakazit bakteriální chorobou.

3.2.7 Chemická komunikace během disperze

Chemická komunikace je u bobrů vysoce vyvinutá a plní klíčovou roli v sociálních interakcích, a proto čich je u bobrů jeden z nejdůležitějších smyslů (Sun and Müller-Schwarze, 1997). Chemická komunikace u bobrů probíhá pomocí dvou párových orgánů: tzv. castor sacs a análních žláz (Svendsen, 1978). Tyto orgány se nachází ve dvou dutinách mezi pánví a kořenem ocasu (Walro & Svendsen, 1982).

Anální žlázy jsou holokrinní mazové zlázy, jejichž sekreční schopnost je nezávislá na pohlaví, věku jedince nebo ročním období (Walro & Svendsen, 1982). Nacházejí se pod castor sacs a každá žláza má jeden vývod zakončený papilou s několika chloupky. Tyto vývody se nacházejí proti sobě na vnitřních stranách análního otvoru, přičemž obě papily jsou orientovány směrem dovnitř anáního otvoru. Bobři jsou během značení schopni je vyklopit směrem ven a sekret z análních žláz uvolňit při kontaktu chloupků s pevným povrchem (Rosell & Campbell-Palmer, 2022).) Sekret z análních žláz (anal glands secretion, dále jen AGS) je pohlavně dimorfní a má u jednotlivých pohlaví různou viskozitu i barvu (Rosell and Sun, 1999) a jiné chemické složení (Sun & Müller-Schwarze, 1999). AGS samců bobra evropského je řídké a má žlutou barvu, kdežto AGS samic je hustější, spíše pastovité a má šedobílou barvu (Rosell and Sun, 1999). Bobři kanadští to mají právě naopak, kdy samčí AGS je hnědé a pastovité a samičí je tekuté s bíle až světle žlutou barvou (Schulte et al., 1995). Rozdílná barva a viskozita AGS u samců a samic, je nejjednoduší metoda určování pohlaví jedinců, kdy lidé jsou schopni spolehlivě rozlišit mezi AGS jednotlivých pohlaví (Rosell and Sun, 1999). Počet jednotlivých chemických složek a samotné složky v AGS jsou u jednotlivých pohlaví odlišné. Sun and Müller-Schwarze (1998) udává, že našli 22 složek u samců a 31 u samic u více než 50% (n = 116) odchycených jedinců bobra kanadského. Celkově bylo zatím objeveno 163 různých chemických složek, z toho samčí AGS obsahuje mnohem více chemických složek než samičí (126 vs 56 (Rosell & Sundsdal, 2001)). AGS se kvůli vyšší molekulární hmotnosti většiny jeho složek, špatně šíří vzduchem (Rosell, 2003).

AGS obsahuje informace o pohlaví, individualitě, rodinném příslušenství a příbuznosti (Sun and Müller-Schwarze, 1998; Sun & Müller-Schwarze, 1999). Bobři kanadský dokáží rozeznat mezi AGS svých příbuzných a cizích jedinců. Každá rodina má jiné chemické složení AGS, to naznačuje, že chemické signály obsažené v AGS jsou z části dedičné a jsou podobnější mezi přibuznými než nepříbuznými jedinci (Sun, 1996). Bobrům stačí pouze několik málo chemických složek k rozpoznání jedinců z rodiny. K rozeznání rodinných příslušníků může stačit pouze kombinace dvou složek u samic a třech u samců, což naznačuje, že ostatní chemické složky slouží k jiným účelům (Sun and Müller-Schwarze, 1998). Bobři byli pozorováni, jak si svými předními nohami vmasírovávají do své srsti AGS. Díky svému olejnatém složení AGS odpuzuje vodu a tím dělá srst více vodě odolnou (Walro & Svendsen, 1982; Wilsson, 1971). Rosell (2002) však chemické složky typické pro AGS

v srsti jedinců nenašel, jediné stopy AGS našel u pár jedinců kolem análního otvoru, kam se, ale mohli dostat kontaminací z análních žláz při tvoření scentmarků.

Castor sacs nejsou pravé žlázy, ale pouze jakési vaky vystlané epitelem, které jsou napojené na močový měchýř a ústí v kloace. Bobři nejsou schopni močit, aniž by se moč mísila s obsahem těchto vaků. Jedinci extrahují obsah vaků pomocí kontrakce okolních svalů (Rosell & Campbell-Palmer, 2022). Samotné vaky narozdíl od pohlavních žláz nejsou samy o sobě sekreční (Walro & Svendsen, 1982). Moč se dostává do castor sacs, kde se zahušťuje a v záhybech přeložené sliznice vzniká povlak, který dále prochází chemickými reakcemi a tím vzniká unikátní bobří žlutošedá tekutina zvaná castoreum (Rosell & Campbell-Palmer, 2022). Catoreum je velice komplexní, zatím bylo určeno přes 75 různých chemických složek ze kterých se může skládat (Rosell & Sundsdal, 2001). Castoreum vzniká v těchto vacích z derivátů potravy a proto jeho složení je vysoce ovlivněné dostupnou potravou na lokalitě (Müller-Schwarze, 1992). Castoreum dokáže pomalu uvolňovat svoje jednotlivé aromatické složky a protože mají nízké molekulární hmotnosti rychle se vypařují a díky tomu se pachová informace dokáže šířit na dlouhé vzdálenosti (Rosell, 2003)

Chemická informace obsažená v castoreu je ovlivněna psychickou kondicí zvířete a možná i zdravotním stavem a úrovní stresu. Castor sacs mláďat ještě nejsou plně vyvinutá a obsahují pouze moč. Vaky jedincům výrazně přirostou během třetího roku jejich života, kvůli potřebě tvořit více pachových značek během disperze a následného obhajování vlastního teritoria. Samci mají průměrně menší castor sacs než samice (79g vs. 95g), protože více značí teritorium a proto se zde castoreum nestačí tolik hromadit (Rosell & Schulte, 2004). Bobři reagovali pouze na jednotlivé frakce castorea, které obsahovaly fenoly a neutrální složky, ale nereagovali na frakce obsahující karboxylové kyseliny a amidy. Samotná moč, která neprošla skrze castor sacs nevyvolala žádnou reakci. Jednotlivé složky castorea fungují dohromady a nekteré složky jsou redundantní (Svendsen & Huntsman, 1988). Nejvíce podobnou reakci jako na celé castoreum, vyvolal mix 26 složek (Schulte, 1994). Zdá se že komplexita castorea a množství jednotlivých složek, je dostatečné pro jednotlivé rozeznávání konkrétních jedinců, ale nezdá se být možné, aby bobři byli schopni si spojit konkrétní pachovou stopu s konkrétním jedincem aniž by se předtím potkali (Schulte, 1998).

Jedinci z bobří rodiny staví na březích svého teritoria malé hromádky z dostupného detritu, na které vystříknou castoreum, AGS nebo obojí (Rosell, Bergan, et al., 1998). Tyto pachové značky se nazývají scentmarky a slouží primárně k obraně teritoria, jejich hlavní účel je dát najevo ostatním bobrům, že toto teritorium je zabrané a v případě jeho narušení musí počítat konfrontaci s rezidentními jedinci. Jedinci tyto scenmarky nejčastěji tvoří na hranicích teritoria, kolem nor a v místech, kde jedí nebo odpočívají (Rosell & Nolet, 1997). Scentmarky fungují jako chemické spojení mezi jedinci a jejich teritorii, které umožňuje vetřelcům vyhodnotit riziko konfliktu s rezidentními jedinci (Aleksiuk M, 1968; Rosell & Nolet, 1997). Castoreum je používáno jako hlavní signální pach při obraně teritoria (Rosell & Sundsdal, 2001). Tvorba castorea je méně energeticky náročná a ikdyž neobsahuje přesné informace o jedinci, díky své schopnosti působit na velké vzdálenosti, může lákat jedince k scentmarkům, které obsahují i AGS s více podrobnějšími informacemi o jedinci (Rosell, 2003). Všichni jedinci z rodiny starší pěti měsíců se podílejí na značení teritoria (Wilsson, 1971).

Bobři reagovali kratší dobu s menší intenzitou na scentmarky tvořené castoreem a AGS rodiných příslušníků, než na uměle vytvořené scentmarky úplně cizích jedinců. Dominantní samci navštěvovali scentmarky cizích jedinců, dvakrát tak často než scentmarky rodiných přislušníků a sousedů. To značí, že jedince ze sousedních teritorií považují za menší hrozbu než uplně cizí dispergující jedince (Rosell, 2002c; Schulte, 1998). Experimenty s jednotlivými složkami castorea a AGS ukázaly, že se zvyšující komplexitou rostla reakce bobrů a některé jednotlivé složky samy o sobě vyvolaly pouze slabou reakci, a vůbec nejsilnější reakci vyvolal mix samčích a samičích castoreí a AGS (Muller-Schwarze et al., 1986). Schulte (1998) zjistil, že bobři kanadský dokáží rozeznat pomocí castorea různověké sousedy ale nedokáží rozeznat ruznověkké cizince. Samčí castoreum vyvolává silnější reakce jak u samců tak u samic (Hodgdon, 1978).

Během období jarní disperze bobři intenzivněji značí svoje teritoria. Největší koncentrace scentmarků se nachází právě na hranicích teritorií, aby se tím maximalizoval efekt na tranzitní dispergující jedince, před jejich vstupem do teritoria. Mnohem více scentmarků budují bobři na hranici teritoria protiproudu od nory. To potvrzuje tvrzení, že většina bobrů zahajuje svoji disperzi pohybem po proudu (Mayer et al., 2017 b). Během disperze scentmarky mohou sloužit i jinou funkcí než pouze jako obrana teritoria před

dispergujícími narušiteli. Jedinci, kteří se vydají na disperzi a úspěšně založí nové teritorium, mohou pomocí scentmarků také říkat jsem samec/samice a hledám k sobě jedince opačného pohlaví. Pachové značky tak mohou složit zároveň jako ochrana teritoria před jedinci stejného pohlaví a zároveň lákat dispergující jedince opačného pohlaví (Rosell & Campbell-Palmer, 2022).

4 Metodika

Použitá data v této práci se dají rozdělit na dvě skupiny podle metody způsobu jejich získávání. Všechna data mi poskytl můj školitel z katedry Ekologie Ing. Aleš Vorel PhD. První skupina dat byla získana pomocí radiotelemetrie, tyto data pocházejí ze závěrečných prací na katedře Ekologie. Radiotelemetrický výzkum probíhal v letech 2007 – 2011.
Druhá skupina dat byla získána pomocí monitoringu fotopastmi a pochází z experimentů v Českém lese a ve Šluknovském výběžku zaměřujících se přímo na bobří disperzi. V Českém lese prováděl Ing. Aleš Vorel PhD, v letech 2018 a 2019 manipulativní pokus v oblasti Kateřinského a Nivního potoka (Králová, 2020). Tento výzkum jsem doplnil o data z jedné sezóny ve Šluknovského výběžku, kde jsem se v roce 2023 podílel na navazujícím dosud nepublikovaném manipulativním pokusu, který zde prováděl můj školitel. Podílel jsem se na instalaci fotopastí a mým hlavním úkolem byl sběr, třízení a vyhodnocování dat. Studie v Českém lese a ve Šluknovském výběžku měly stejnou metodiku a proto data byla získána za stejných podmínek.

4.1 Radiotelemetrie bobřích jedinců

K přesnému určováni polohy jedinců se používá radiotelemetrie, kdy je na jedince umisťován malý VHF vysílač (Very High Frekvenci transmitter). Vysílač vysílá periodicky signály o určité frekvenci, které lze pomocí směrové antény zaznamenávat a podle intenzity takového signálu pak lokalizovat jedince. Tímto zůsobem se dá monitorovat jedinec na několik desítek metrů aniž by byl přitom rušen a dají se tak sledovat jeho behaviorální návyky.

4.1.1 Sběr telemetrických dat

Každý jedinec opatřený vysílačkou byl lokalizován jednou za čtyři týdny. Poloha jedince byla zaznamenávána jednou za půl hodiny od setmění do svítání. Délka jedné telemetrovací noci tak byla proměnná od 12h až po 16h v zimních měsících. Poloha jedince byla zaznamenána tak, že výzkumný pracovník šel souběžně s tokem v takové vzdálenosti, aby zvíře co nejméně plašil, ale zároveň byl signál dostatečně hlasitý. Směrovou anténou mířil kolmo na tok a v místě, kde scener vydával nejsilnější signál uložil polohu v čase do přenosné GPS. Vzniklé body pak byly v geografickém informačním systému přesunuty na tok a tak vznikly přesné lokace jedinců.

Já jsem zde pouze nastínil obecný postup, který byl využit u získávání dat u proběhlých pokusů. Přesná metodika odchytu jedinců a instalace vysílače nebyla důležitá pro potřeby této práce a přesné postupy, které byly použity je možné dohledat v následujících citovaných pracích: (Pihera, 2009; Kadlecova, 2010; Němcová, 2011; Horníček et al., 2022).

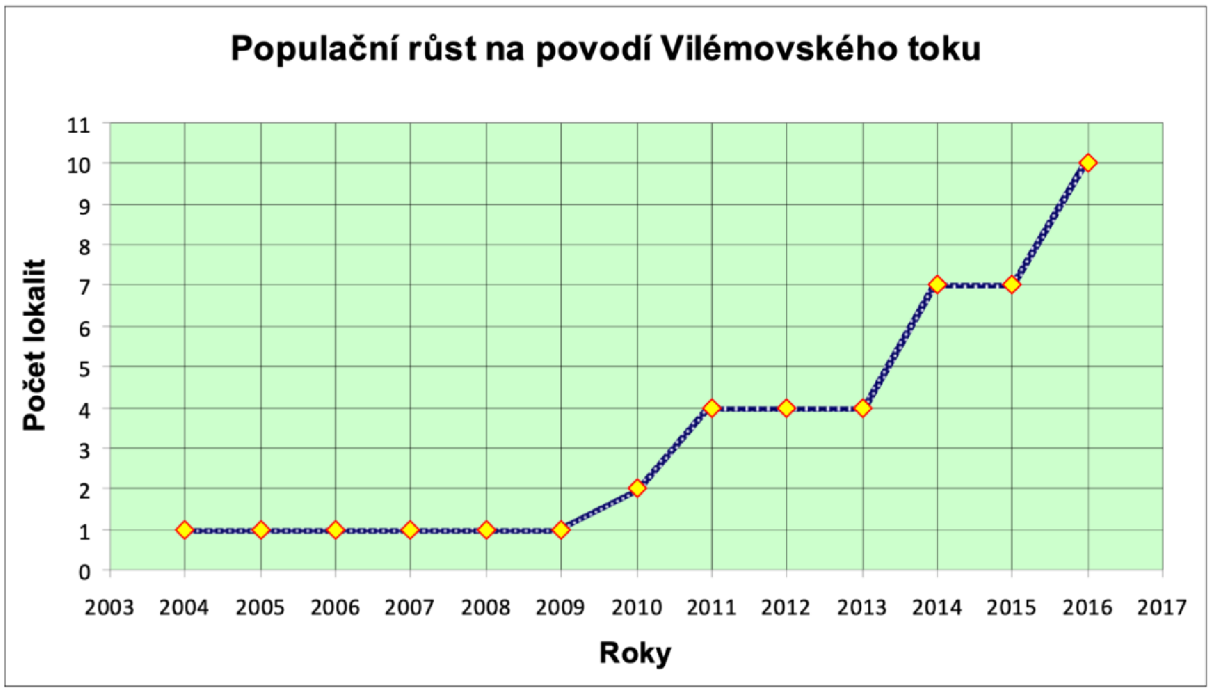
4.2 Metodika monitoringu disperze ve Šluknovském výběžku

Popis lokality Šluknovského Výběžku a jejího bobřího osídlení

Šluknovský výběžek se nachází v severovýchodní části Ústeckého kraje. Toto nejseverněji položené území je ze západu, severu a východu obehnáno česko-německou hranicí (Březinová, 2005).Nachází se zde Šluknovská pahorkatina, její členitý , mírně zvlněný reliéf je výsledkem druhohorních procesů. Vznikla zde dlouhá a široká údolí s mírně a středně skloněnými svahy. Severozápadní část výběžku je odvodňována Vilémovským tokem, který dále pokračuje do Německa. Všechny jeho přítoky, zde pramení a proto voda ze Šluknovského výběžku pouze odtéká (Melichar, 2008). Nachází se zde poměrně hustá soustava polozaniklých i aktivně využívaných rybníků.

Jako první byla v severních Čechách bobry osídlena řeka Labe. Tato labská forma bobřích jedinců pocházela ze zbytku labské populace u německého Magdeburgu. K ojedinělým výpadům mimo hlavní tok Labe docházelo již od roku 1968 a od roku 1992 bylo první trvalé osídlení labské nivy v okolí Děčína (Benda & Šutera 1996).

Od roku 2004 jsou první záznamy bobřího osídlení Šluknovského výběžku (Vorel, 2012). Do Šluknovského výběžku se bobři rozšířili po povodí Sebnitzského potoka, který se po překročení česko-německé hranice nazývá Vílémovský. Mezi lety 2004-2016, vznikala postupně osídlení v lokalitách Velkého Šenova, Dolní poustevny, Lobendavy, Kaskády, Lipavá a nakonec byly kolonizovány Mikulášovice a Malý Šenov. Do roku 2016 bylo evidováno 10 lokalit s výskytem bobřího osídlení. Největší nárůst v počtu lokalit nastal mezi lety 2009-2016.



Obrázek 1: Graf znázorňující populační růst v povodí Vilémovského potoka (Dolezal, 2017).

Průměrná délka bobřích teritorií (2016/2017) zde byla 1,63 km a průměrná nadmořská výška teritorií je zde 348 m n. m. Kolem vodních toků se zde vyskytují dřeviny rodu *Salix sp*. a *Populus sp*., které jsou bobry preferovány. V letech 2015/2016, zde největší potravní zastoupení měly vrby (54,50 %) a pak dále olše ((12,82 %) Dolezal, 2017), tato potravní preference, je zde již pravděpodobně jiná, protože preferované dřeviny jsou postupně spotřebovávány a nahrazovány jinými (Vorel et al., 2010).

4.2.1 Výběr lokalit

Ve Šluknovském výběžku probíhal experiment v okolí Lobendavy a Velkého Šenova na přitocích Lučního, Liščího a Velkošenského potoka. Nachází se zde saturovaná bobří populace. V této lokalitě bylo vybráno 15 toků podle přesně stanovených kritérií: hlavní podmínkou byla nepřítomnost aktivního bobřího osídlení na celém přítoku; přítok musel být napojen na hlavní tok s přibližně stejně hustým bobřím osídlením; vodnatost v přítocích musela být podobná. Duležité také byly obdobné biotopové podmínky na břehových partiích. Před samotným zahájením monitoringu disperze, proběhlo zmapování toku a jeho břehových partií, aby se vyloučila přitomnost aktivních bobřích pobytových značek, jako jsou okusy, stavební aktivity (hráze, hrady apod.), pachové značky a stopy v podobě otisků končetin nebo ocasu (Vorel et al.,2006). Během trvání experimentu byly zvolené lokality opakovaně kontrolovány, aby se vyloučilo, že toky byly nově kolonizovány.

4.2.2 Instalace fotopastí

Fotopasti byly instalovány na předem vybráné toky, které splňovaly již zmíněná kritéria. Instalace proběhla ve vzdálenosti v rozmezí 500-700m od hlavního toku s trvalým bobřím osídlením. Toto rozmezí bylo dáno dostupností vhodné vegetace pro umístění fotopasti a vhodnosti umístění fotopasti vůči lidským obydlením. Fotopasti byly nasměřovány tak, aby čočka fotoaparátu koukala na vodní hladinu směrem proti proudu pod úhlem přibližně 30° a zabírala celý vodní profil toku. Tím byla zajištěna co největší pravděpodobnost zachycení dispergujících jedinců, jelikož se očekáválo, že se dispergující jedinci budou pohybovat z hlavního toku proti proudu přítoků. Jedinci jsou ve směru proti proudu pomalejší, protože musí bojovat s proudem a díky tomu má fotopast více času na to je zachytit. Fotopasti byly umisťovány do výšky v rozmezí 0,5m -1m od vodní hladiny. Experiment probíhal v období jarního tání, kdy byla vysoká pravděpodobnost kolísání hladiny v toku a proto bylo nutné fotopasti umisťovat tak, aby je případné zvýšení hladiny nevytopilo. Fotopasti byly uzamčeny k vegetaci pomocí ocelových lan a zámků, aby se minimalizovala krádež. Které jsme se, ale i přes všechna tato opatření nevyhnuli a jedna fotopast byla v průběhu experimentu odcizena a musela být nahrazena jinou. Celkově tedy bylo nainstalováno 15 fotopastí na 15 různých toků. Každá fotopast dostala svoje pořadové číslo a byla uložena její GPS souřadnice.

4.2.3 Sběr dat z fotopastí

Sběr dat ve Šluknovském výběžku probíhal od února do června. Bylo tak zmonitorováno období nejsilnější bobří disperze. Data byla sbírána každé 3-4 týdny. Fotografie z fotopastí byly přímo na místě stahovány. Každý tok s fotopastí měl složku se svým číslem, do které byly ukládány stažená data. Tyto složky s daty byly poté co nejdříve zálohovány.

4.3 Zpracování dat

Data ze Šluknovského výběžku byla zpracována následovně. Jako pokus o disperzi byla považována každá fotografie v rozmezí 30 minut, na níž byl prokazatelně rozpoznatelný bobří jedinec. Pakliže byl jedinec vyfocen několikrát během půl hodiny, byl počítán jako jedna událost. Jednotlivé disperzní pokusy byly dále roztřízeny podle data. Ke každé měsíční dekádě byly přiřazovány disperzní události, které do ní datumově spadaly. Tímto způsobem byl zaznamenán celkový počet disperzních pokusů v jednotlivých dekádách pro Šluknovský výběžek.

Stejný postup byl zvolen i pro zpracování získaných dat z Českého lesa. Zde probíhal sběr dat ve dvou letech a data byla roztřízena do jednotlivých měsíčních dekád pro každý rok zvlášť.

Telemetrická data byla zpracována následovně. Jako pokus o disperzi byla považována situace, kdy jedinec opustil svůj domovský okrsek. Jako datum disperze bylo považováno datum první lokace, kdy byl jedinec nalezen mimo svůj domovský okrsek. Tímto zpusobem byly zaznamenány disperzní události postupně ze všech studií. Disperzní pokusy pak byly dále rozřazeny do jednotlivých měsíčních dekát. Jelikož počet disperzních událostí nebyl veliký. Byla data ze všech studií sloučena a dále s nima bylo nakládáno jako s jedním datasetem.

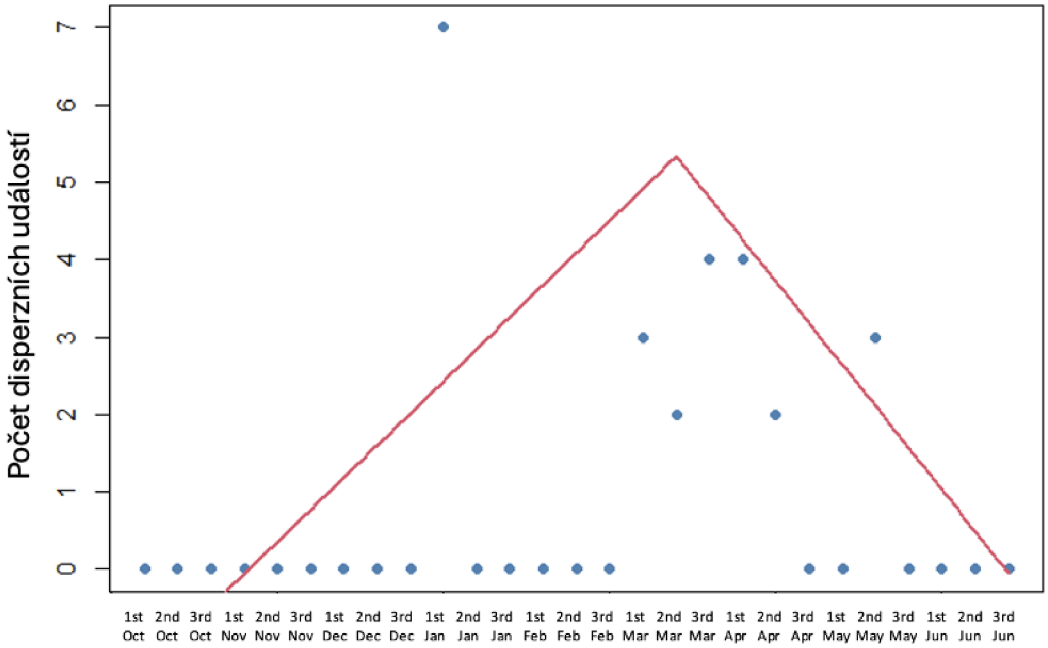
Všechna získaná data byla zpracována v aplikaci R Studio. Pro vytvoření časového disperzního modelu byla užita segmentová nelineární regrese v prostředí R, package segmented. Segmentová nelineární regrese umožňuje odvodit bod zlomu, alias vrchol v trendu. Vrchol v trendu byl pak dále označen jako peak disperze.

K vyhodnocení celkového disperzního úsilí jsem všechny zaznamenané disperzní události v jednotlivých měsíčních dekádách sečetl dohromady a nakládal s nimi jako s jednou datovou řadou.

5 Výsledky

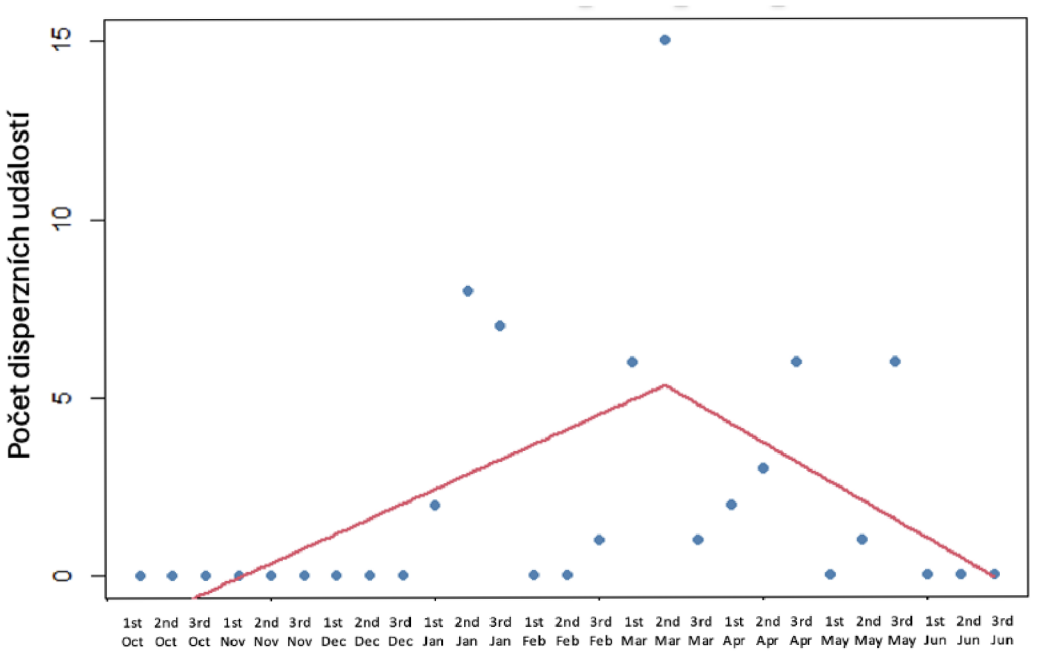
V roce 2018 bylo v Českém lese zaznamenáno celkově 25 disperzních pokusů. Jedinci se vydávali na disperzi od první dekády ledna do třetí dekády května (viz graf 1). První disperzní událost nastala 4. ledna a poslední disperzní událost nastala 11. května. Vrchol v peaku disperze nastává v první dekádě dubna (non.linear regression: R^2= -0.01912, p=0.389, psi=2nd Mar), výsledek však není průkazný.

Graf 1: Počet zaznamenaných disperzních událostí v jednotlivých měsíčních dekádách v roce 2018



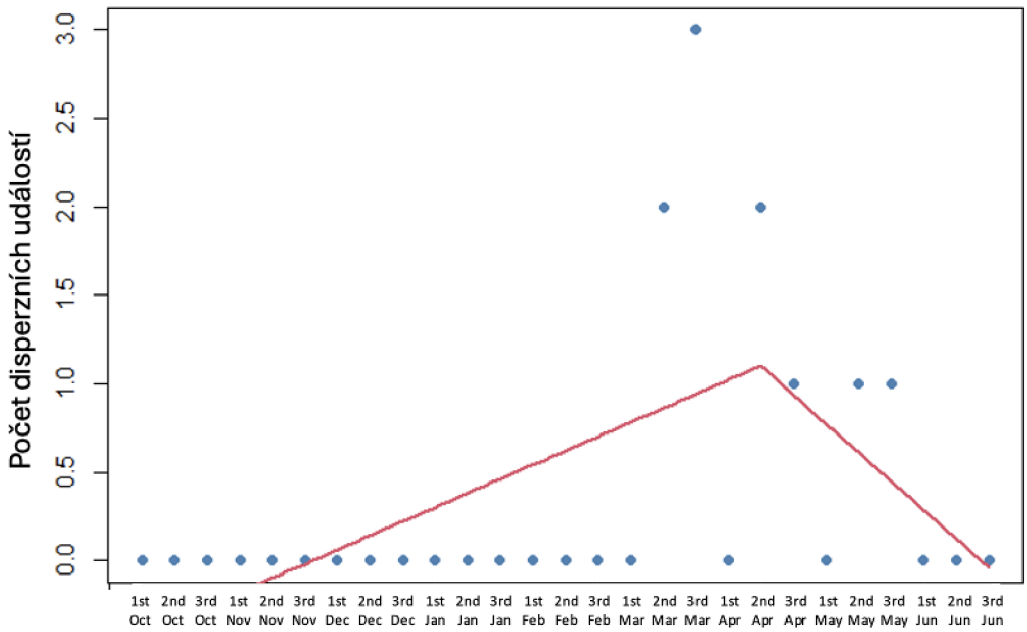
V roce 2019 bylo zaznamenáno v Českém lese 58 disperzních pokusů. Jedinci se vydávali na disperzi od první dekády ledna do třetí dekády května (viz graf 2). První disperzní událost byla 8. ledna a poslední 24. května. Vrchol v peaku disperze nastává v druhé dekádě března (non.linear segmented regression: R^2= 0.184, p= 0,0175, psi=2nd Mar), výsledek je průkazný.

Graf 2: Počet zaznamenaných disperzních událostí v jednotlivých měsíčních dekádách v roce 2019



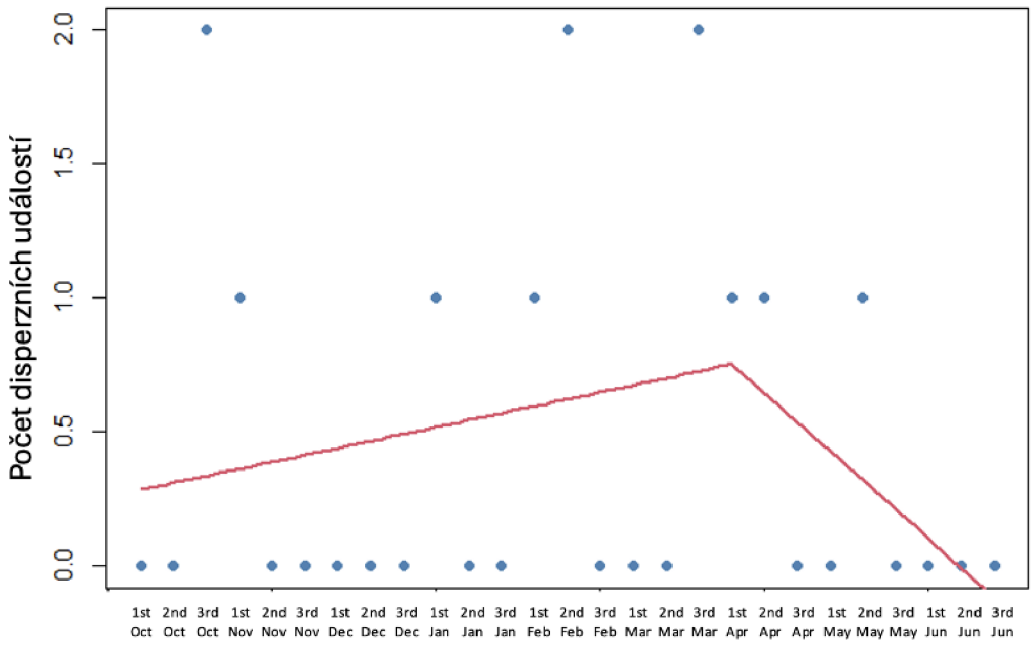
V roce 2023 bylo celkově zaznamenáno ve Šluknovském výběžku 10 disperzních událostí. Jedinci se vydávali na disperzi od druhé dekády března do třetí dekády května (viz graf 3). První disperzní událost nastala 19. března a poslední disperzní událost nastala 25. května. Vrchol v peaku disperze nastává v první dekádě dubna (non.linear segmented regression: R^2= 0.22, p= 0.00732, psi=2nd Apr).

Graf 3: Počet zaznamenaných disperzních událostí v jednotlivých měsíčních dekádách v roce 2023



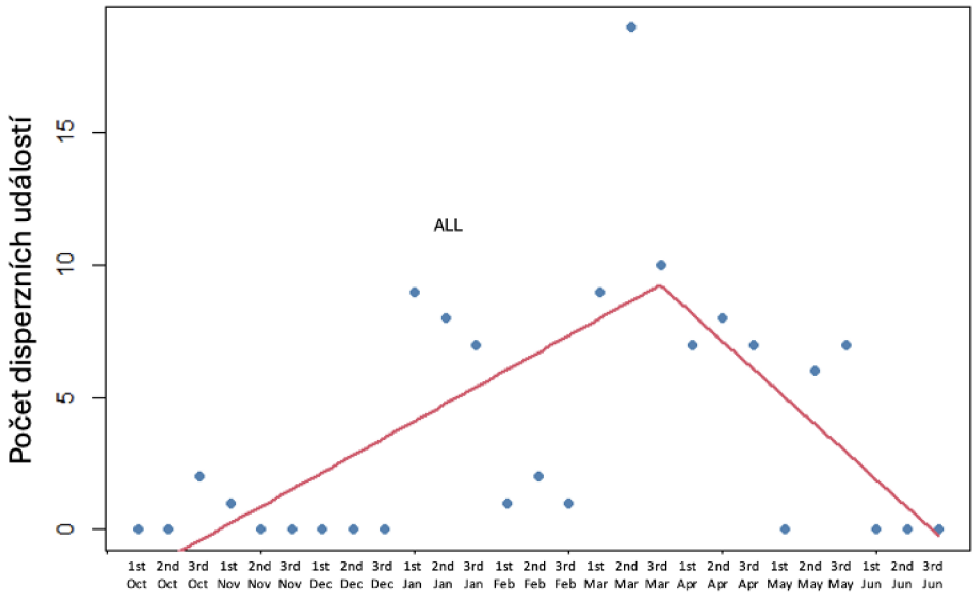
Z celkově 55 telemetrovaných jedinců jich 12 projevilo nějakou formu disperzních pokusů či událostí. Jedinci se vydávali na disperzi od třetí dekády října do druhé dekády května (viz graf 4). První disperzní událost nastala 24. října a poslední disperzní událost nastala 13. května. Vrchol v peaku disperze nastává v první dekádě dubna (non.linear segmented regression: R^2= -0.01912, p = 0.386, psi=1st Apr), výsledek však není průkazný.

Graf 4: Počet zaznamenaných disperzních událostí v jednotlivých měsíčních dekádách pro data Telemetry



Po shrnutí všech zdrojových dat a sezón bylo zaznamenáno 101 disperzních pokusů. Jedinci se vydávali na disperzi od třetí dekády října do třetí dekády května (viz graf 5). První disperzní událost nastala 24. října a poslední událost byla zaznamenaná 25. května. Vrchol v peaku disperze se zahrnutými všemi daty nastává na konci března (non.linear segmented regression: R^2= 0,3805, p=0,002, psi=3rd Mar), výsledek je průkazný.

Graf 5: Počet všech zaznamenaných disperzních událostí v jednotlivých měsíčních dekádách



Tabulka 1: Zaznamenané disperzní události pro jednotlivá data v měsíčních dekádách

	2018	2019	2023	Telemetry	All
1st Oct	0	0	0	0	0
2nd Oct	0	0	0	0	0
3rd Oct	0	0	0	2	2
1st Nov	0	0	0	1	1
2nd Nov	0	0	0	0	0
3rd Nov	0	0	0	0	0
1st Dec	0	0	0	0	0
2nd Dec	0	0	0	0	0
3rd Dec	0	0	0	0	0
1st Jan	7	2	0	1	9
2nd Jan	0	8	0	0	8
3rd Jan	0	7	0	0	7
1st Feb	0	0	0	1	1
2nd Feb	0	0	0	2	2
3rd Feb	0	1	0	0	1
1st Mar	3	6	0	0	9
2nd Mar	2	15	2	0	19
3rd Mar	4	1	3	2	10
1st Apr	4	2	0	1	7
2nd Apr	2	3	2	1	8
3rd Apr	0	6	1	0	7
1st May	0	0	0	0	0
2nd May	3	1	1	1	6
3rd May	0	6	1	0	7
1st Jun	0	0	0	0	0
2nd Jun	0	0	0	0	0
3rd Jun	0	0	0	0	0

5 Diskuze

Možnosti monitoringu disperze v reálných podmínkách jsou velmi omezené nebo obtížné (Tkadlec, 2008). Ze získaných dat vyplývá, že disperzní chování bobrů v našich podmínkách probíhá od října do května. Ovšem disperze vrcholila u jednotlivých datových řad od druhé dekády března do první dekády dubna. K celkovému peaku disperze došlo na konci března.

Zdá se, že bobří disperze ve velkém probíhá už v období ledna. To není nečekané zjištění, například Cleere (2005) udává, že disperze byla nezávislá na jarním tání a jedinci se vydávali na disperzi, ikdyž byla většina řeky zamrzlá. V lednu docházelo k mnohem většímu počtu disperzních událostí než v únoru (24 vs 4). V půlce ledna byl zaznamenán u samic vrchol estrálního cyklu. Tento cyklus se u samic během období páření několikrát opakuje (Doboszyńska & Zurowski 1983). Proto nárůst disperzních událostí během ledna, může být spojený právě s reprodukční vůlí jedinců. V období páření od ledna do března jedinci tvoří více scent-marků, než v zimních mesících, kdy k páření nedochází. Samci se tak zvýšeným tvořením scent-marků mohou snažit odradit dispergující jedince a zabránit převzetí samic (Rosell & Bergan 2000). Jak moc je disperze motivována reprodukční vůli a jaký má reprodukční vůle vliv na průběh disperze nebylo doposud objasněno.

Byli zaznamenáni tři jedinci, kteří se vydali na disperzi už v období podzimu, konkrétně 24. října, 26. října a 4. listopadu. Tito tři jedinci se nevydali na disperzi ve stejném roce, ale v období tří let. Podzimní disperze není nic výjimečného, McNew & Woolf (2005) zaznamenali 9 jedinců, kteří se vydali na disperzi už okolo 25. listopadu, ale přiznávají, že jedinci mohli být vyhnáni na disperzi disturbancí v jejich natálním teritoriu. Pokud je nízká populační hustota a je dostatek volných teritorií mohou se na disperzi vydávat už i roční jedinci, před jejich druhou zimou (Hartman, 1997).

Přestože ze získaných dat vyplývá, že bobří disperze u nás probíhá od října do května, zdá se, že disperze probíhá v určité míře během celého roku. Ritter (2018) udává, že se bobři vydávali na disperzi od 7. března do 25. listopadu tedy i v době, kdy v této práci nebylo zaznamenáno žádné disperzní úsilí. Od konce června do začátku září nebyla možnost disperzi sledovat. Bobři také mohou zůstat tranzitní po delší dobu, dokud nenajdou vhodné teritorium nebo se nespárují s jedincem opačného pohlaví (Baker & Hill 2003). Sběr dat z fotopastí neprobíhal během léta a podzimu a proto z tohoto období nemáme žádná data. Přestože telemetrická data byla sbírána po celý rok, počet sledovaných jedinců nemusel být

dostatečně veliký, aby zaznamenal jedince, kteří se vydávají na disperzi mimo hlavní disperzní období.

V disperzních modelech pro samostatná data z roku 2018 a datové řadě Telemetry byly koeficienty determinace záporné s nesignifikantním výsledkem a proto je nelze uvažovat.

Nejpřenější výsledky představuje disperzní model obsahující celková data. Tento model díky svému velkému datasetu obsahujícím všechna získaná data, představuje prozatím nejpřesnější představu o průběhu bobří disperze.

V roce 2018 bylo v Českém lese zaznamenáno mnohem méně disperzních událostí než v roce 2019 (25 vs 58). Více než dvojnásobný nárůst disperzních pokusů lze vysvětlit tím, že zde byl prováděn v roce 2019 manipulativní pokus. Jedinci byli na 10 z 15 toků lákáni pomocí umělých pachových značek simulující bobří jedince. Tyto toky tak mohly být více navštěvovány, než toky jiné a celkově zaujaly více jedinců (Králová, 2020). Jelikož cílem této práce bylo nastínit, kdy se jedinci vydávají na disperzi, tento manipulativní pokus výsledek nijak nezkresloval, spíše naopak díky tomu se povedlo získat více dat.

Ve Šluknovském výběžku byl počet událostí velmi nízký (10). Nízký počet disperzních událostí se dá vysvětlit tím, že i když zde byl prováděn obdobný manipulativní pokus a na 10/15 toků byli také lákani jedinci pomocí pachových značek, v některých měsících postihly značný podíl fotopastí technické problémy a tak data ze spousty toků chybějí. Jedinci se tak mohli vydávat na monitorované toky, ale nebyli fotopastmi zachyceni. Jedna fotopast také byla ukradena a nahrazena novou, až po třech týdnech při další kontrole. Sběr dat v roce 2023 probíhal od února do června a proto jedinci, kteří pravděpodobně vydali na disperzi v lednu zachyceni nebyli. Telemetrická data i data z let 2018 a 2019 potvzují, že se jedinci na disperzi v lednu hojně vydávají.

V této práci bylo zpracováváno pouze disperzní úsilí, z technických možností nebylo možné rozeznávat konkrétní dispergující jedince, je více než pravděpodobné, že někteří jedinci byli vyfoceni a započítáni několikrát. Dispergující jedinec při hledání nového teritoria je schopen procestovat i několik vhodných lokalit, ve kterých by se jiní jedinci usadili (Cleere, 2004) a tak mohl navštívit více volných toků s fotopastmi. Odlišit od sebe bobří jedince je problematické. Bobří jedinci se mezi sebou příliš neliší v barvě a jiných znacích. Nejsnáze se dají jedinci mezi sebou rozlišit pomocí jizev a jiných poraněních na ocasech (Rosell & Campbell-Palmer, 2022). Bohužel na fotografiích se nemusí podařit zachytit ocas jedince, jedinec ho může mít ve chvíli pořízení fotografie zrovna potopený ve

vodě nebo pokud jde jedinec směrem po proudu, ocas jedince je zakrýván tělem. Vyfocené fotografie zachycující pohybujícího se jedince jsou často rozmazané a to dále znemožňuje konkrétní identifikaci jedinců. Aby se předešlo započítávání stejných jedinců několikrát, byla jako disperzní událost počítána každá fotografie jedince vyfoceného v rozmezí 30 minut. Tímto způsobem bylo zajištěno, že stejný jedinec, který se pohyboval kolem fotopasti a byl vyfocen několikrát během 30 minut, byl započítáván jako jedna disperzní událost.

Radiotelemetrie představuje nejpřesnější metodu stedování bobří disperze. Pomocí této techniky je možné sledovat celý proces disperze. U jedinců, kteří byli odchyceni a vybaveni vysílačkou jsme schopni určit pohlaví a věk a jelikož má každá vysílačka unikátní frekvenci, jsme schopni od sebe odlišit konkrétní jedince během disperze. Bohužel metodika sběru dat v proběhlých studiích byla nastavená tak, že data byla sbítána jednou za čtyři týdny. Proto nelze určit přesné datum disperze a musíme počítat s prvním datumem, kdy byl jedinec dohledán mimo svůj domovský okrsek. Aby bylo možné zjistit přesné datum disperze museli by jedinci být lokalizováni alespoň jednou denně.

Zdá se, že disperze probíhá v různých místech České republiky podobným způsobem a v podobný čas. Disperzní chování bobrů je stále opředeno spoustou nezodpovězených otázek, ikdyž pro potřeby této práce byla použita data z několika projektů z uplynulých let a celkový dataset je dostatečně veliký. Použitá data v této studii byla původně získávána k zodpovězení jiných otázek než je časový průběh disperze a přestože se jedná o dobré sekundární využití dat a data jsou dostatečná pro tuto práci, celková metodika nebyla přispůsobena potřebám této práce. Ikdyž telemetrické sledování jedinců dokáže podat nejpřesnější disperzní údaje, není možné touto metodou sledovat dostatečně velký počet dispergujících jedinců. Plošnější monitorování disperzních jedinců pomocí fotopastí může poskytnout více dat a tím zpřesnit časový model disperze. S příchodem globáního oteplování se sezónní podmínky v České republice mění a dá se předpokládat, že bobří populace se bude muset novým podmínkám přizpůsobovat a bude potřeba provést nový podrobnější výzkum.

7 Závěr

V této práci se povedlo nastínit průběh disperze bobřích jedinců v podmínkách České republiky. K vytvoření disperzního modelu byla použita data z předchozích studií katedry Ekologie. Jednalo se o data získaná během telemetrického vyzkumu a dvou experimetrů zaměřujících se přímo na disperzní chování bobrů. Díky sloučení dat z několika studií, bylo dosaženo poměrně velkého datasetu s vysokým celkovým počtem disperzních událostí. Díky tomu bylo možné vytvořit relativně přesný časový disperzní model. Ze získaných výsledků vyplývá, že se jedinci v našich podmínkách vydávají na disperzi od října do konce května. Disperze začíná už během podzimu, v lednu je značný nárust disperzního úsilí, které během února klesá a k nejsilnějšímu disperznímu období dochází během března. Na konci března byl zaznamenán celkový peak disperze. Disperze dále probíhá během dubna a v květnu disperzní úsilí postupně opadne. Celkově nejvíce disperzních událostí bylo zaznamenáno v druhé dekádě března.

Tato studie otevírá možnosti dále navázat studie disperzního chování bobrů. Doposud nevíme jaký je hlavní spouštěč bobří disperze, nevíme jak moc je disperze ovlivněna reprodukční vůlí jedinců, jak disperzi ovlivňuje venkovní teplota a další meteorologickými jevy. Také vliv chemické komunikace během disperze nebyl doposud dostatečně objasněn. Pochopení bobří disperze nám může poskytnout nástroje, které mohou být dále aplikované při ochraně bobrů na našem území a mohou pomáhat omezit množství dopravních kolizí s bobry a snížit tak vysokou bobří úmrtnost během disperze.

8 Přehled literatury a použitých zdrojů

Aleksiuk M., 1968: Scent-Mound Communication, Territoriality, and Population Regulation in Beaver (Castor canadensis Kuhl). Journal of Mammalogy 4: 759–762.

Benda P., Šutera V., 1996: Bobr evropský (*Castor fiber albicus* Matschie) na řece Labi. Ochrana Přírody 51: 73-75.

Březinová T., 2005: Šluknovsko. 1. vydání nakladatelství Olympia, a. s., Praha: 5-21.

Baker B.W., Hill E.P., 2003: Beaver (Castor canadensis). Johns Hopkins University Press, Baltimore: 288-310.

Campbell, R. D., Nouvellet, P., Newman, C., MacDonald, D. W., Rosell, F., 2012: The influence of mean climate trends and climate variance on beaver survival and recruitment dynamics. Global Change Biology 18: 2730–2742.

Cleere E. A., 2005: Natal dispersal of beavers in the Embarras River watershed in central Illinois. Master thesis, Charleston: Eastern Illinois University

Clobert J., Danchin E., Dhondt A. A., Nichols J. D., 2001): Dispersal. Oxford University Press, New York: 452.

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. In Ecology Letters 12: 197-209.

Crawford, J. C., Bluett, R. D., Schauber, E. M., 2015: Conspecific Aggression by Beavers (Castor canadensis) in the Sangamon River Basin in Central Illinois: Correlates with Habitat, Age, Sex and Season. The American Midland Naturalist 173(1): 145-155.

Müller-Schwarze D., 1992: Castoreum of beaver (Castor canadensis): function, chemistry and biological activity of its components. Chemical Signals in Vertebrates 6, Boston: 457-464.

Dolezal J., 2017: Česká zemědělská univerzita, Fakulta životního prostředí, Katedra Ekologie, Praha. 62s. (diplomová práce). „nepublikováno“. Dep. SIC ČZU v Praze.

Doboszyńska T., Zurowski W., 1983: Reproduction of the European beaver. Acta Zool. Fennica 174: 123-126

Girling S. J., Naylor A., Fraser M., Campbell-Palmer R., 2019: Reintroducing beavers Castor fiber to Britain: a disease risk analysis. Mammal Review 49(4): 300-323.

Greenwood P. J., 1980: Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Animal behaviour 28(4): 1140-1162.

Grubešić M., Ćirović D., Vucelja M., Bjedov, L., 2015: Analysis of beaver (Castor fiber L.) mortality in Croatia and Serbia. Šumarski list 139(3-4): 137-143.

Hartman G., 1997: Notes on age at dispersal of beaver (Castor fiber) in an expanding population. Canadian Journal of Zoology 75(6): 959–962.

Hodgdonn H. E., 1978: Social dynamics and behavior within an unexploited beaver (Castor canadensis) population. PhD thesis,University of Massachusetts.

Hohwieler K., Rosell, F., Mayer, M., 2018: Scent-marking behavior by subordinate Eurasian beavers. Ethology 124(8): 591–599.

Horníček J., Šimůnková K., Mokrý J., Korbelová J., Vorel, A., 2022: How Do the Beaver Home Ranges Vary during the Range Expansion?. Annales Zoologici Fennici 59(1): 17–28.

Kadlecova H., 2010: Cirkaanuální proměnlivost v teritoriální aktivitě bobra evropského (*Castor fiber* L.). Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, katedra Zoologie. 60 s. (diplomová práce). „nepublikováno“.

Králová T., 2020: Co pro šíření bobrů znamená chemická komunikace ?. Česká zemědělská univerzita, Fakulta životního prostředí, Katedra Ekologie, Praha. 47s. (diplomová práce). „nepublikováno“. Dep. SIC ČZU v Praze.

Mayer M., Zedrosser A., Rosell F., 2017a: Couch potatoes do better: Delayed dispersal and territory size affect the duration of territory occupancy in a monogamous mammal. Ecology and Evolution 7(12): 4347–4356.

Mayer M., Zedrosser A., Rosell, F., 2017b: When to leave: the timing of natal dispersal in a large, monogamous rodent, the Eurasian beaver. Animal Behaviour 123: 375–382.

McNew L. B., Woolf A., 2005: Dispersal and survival of juvenile beavers (Castor canadensis) in southern Illinois. The American Midland Naturalist 154(1): 217-228.

Melichar, J., Chudý, J., Tuma, E., Jarolímek, K., 2008: Vlastivěda Šluknovského výběžku pro školy a veřejnost. Sdružení pro rozvoj Šluknovska, Šluknov: 6-27.

Muller-Schwarze D., Morehouse L., Corradi R., Zhao C. H., Silverstein R. M.,1986: Odor images: responses of beaver to castoreum fractions. Chemical Signals in Vertebrates 4. Springer New York, New York.

Němcová V., 2011: Je ovlivněna prostorová aktivita bobra evropského intenzivním kolísání hladiny?. Česká zemědělská univerzita, Fakulta životního prostředí, Katedra Ekologie, Praha. 44s. (diplomová práce). „nepublikováno“. Dep. SIC ČZU v Praze.

Petrosyan V. G., Golubkov V. V., Zavyalov N. A., Khlyap L. A., Dergunova N. N., Osipov, F. A., 2019: Modelling of competitive interactions between native Eurasian (Castor fiber) and alien North American (Castor canadensis) beavers based on long-term monitoring data (1934–2015). Ecological Modelling 409.

Pihera M., 2009: Využití behaviorálních projevů bobra evropského (*Castor fiber*) pro určování teritorií. Česká zemědělská univerzita, Fakulta životního prostředí, Katedra Ekologie, Praha. 93s. (diplomová práce). „nepublikováno“. Dep. SIC ČZU v Praze.

Ritter T. D., 2018: Ecosystem pioneers: beaver dispersal and settlement site selection in the context of habitat restoration. Doctoral dissertation, Montana State University-Bozeman, College of Agriculture.

Ronce O., 2007: How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 38: 231–253

Rosell and Sun. (1999). Rosell, Sun - 1999 - Use of anal gland secretion to distinguish the two beaver species Castor canadensis and C. fiber. Wildlife Biology 5(2): 119-123.

Rosell F., 2002a: Do Eurasian beavers smear their pelage with castoreum and anal gland secretion? Journal of Chemical Ecology 28(8): 1697–1701.

Rosell F., 2002b: The function of scent marking in beaver (*Castor fiber*) territorial defence. PhD thesis, Norwegian University of Science and Technology.

Rosell F. (2003): Territorial scent marking behaviour in the Eurasian beaver (*Castor fiber L.*). Denisia 9 zugleich Kataloge der OÖ. Landesmuseen Neue Serie 2:147–161

Rosell F., Kvinlaug J. K., Rosell F., Kvinlaug J. K., 1998: Methods for live-trapping beaver (Castor spp.). Fauna norv. Ser. A 19: 1-28.

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(2): 207–219.

Rosell F., Bozsér O., Collen P., Parker H, 2005. Ecological impact of beavers castor fiber and castor canadensis and their ability to modify ecosystems. Mammal Review 35(3–4): 248–276.

Rosell F., Campbell-Palmer R., 2022: Beavers: Ecology, Behaviour, Conservation, and Management. In Beavers: Ecology, Behaviour, Conservation, and Management. Oxford University Press.

Rosel F., Nolet B.A., 1997: Factors Affecting Scent-Marking Behavior in Eurasian Beaver (*Castor fiber*). J Chem Ecol **23**: 673–689

Rosell F., Schulte B. A., 2004: Sexual dimorphism in the development of scent structures for the obligate monogamous Eurasian beaver (Castor fiber). Journal of Mammalogy 85(6): 1138–1144.

Rosell, F., Sundsdal L. J., 2001: Odorant source used in eurasian beaver territory marking. Journal of Chemical Ecology, 27(12), 2471–2491.

Rosell F., Bergan F., 2000: Scent marking in Eurasian beaver *Castor fiber* during winter. Acta Theriologica 45: 281-287.

Schulte B. A., Müller-Schwarze D., Tang R., Webster F. X., 1994: Beaver (*Castor canadensis*) responses to major phenolic and neutral compounds in castoreum. Journal of chemical ekology 20, 3063-3081.

Schulte B. A., 1998: Scent marking and responses to male castor fluid by beavers. Journal of Mammalogy 79(1): 191-203.

Schulte B. A., Muller-Schwarze D., Sun, L. (1995): Using Anal Gland Secretion to Determine Sex in Beaver. The Journal of Wildlife Management 59(3): 614.

Smith J. M., 1977: Parental investment: a prospective analysis. Animal Behaviour 25: 1–9.

Stefen C., 2019: Causes of death of beavers (Castor fiber) from eastern Germany and observations on parasites, skeletal diseases and tooth anomalies—a long-term analysis. Mammal Research 64(2): 279–288.

Sun L., 1996: Chemical kin recognition in the beaver (*Castor canadensis*): Behavior, relatedness and information coding. State University of New York College of Environmental Science and Forestry.

Sun L., Müller-Schwarze D., 1998: Anal gland secretion codes for family membership in the beaver. Behavioral Ecology Sociobiology **44**: 199–208

Sun L., 1997: Sibling recognition in the beaver: a field test for phenotype matching. Animal Behavior 54(3): 493-502.

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.

Sun L., Müller-Schwarze D.,1999: Chemical Signals in the Beaver. Advances in Chemical Signals in Vertebrates. Springer. Boston.

Svendsen G. E. 1989: Pair formation, duration of pair-bonds, and mate replace ment in a population of beavers (*Castor canadensis*). Canadian Journal of Zoology 67:336–40.

Svendsen G. E., 1978: American Society of Mammalogists Castor and Anal Glands of the Beaver (*Castor canadensis*). Journal of Mammalogy 59: 618-620.

Svendsen G. E., Huntsman W. D., 1988: Field Bioassay of Beaver Castoreum and Some of Its Components. The American Midland Naturalist 120: 144-149.

Tkadlec E., 2008: Populační ekologie. Struktura, růst a dynamika populací. Univerzita Palackého. Olomouc.

Van Deelen T. R., 1991: Dispersal patterns of juvenile beavers in western Montana. The University of Montana, Graduate Student Theses, Dissertations, & Professional Papers.

Van Deelen T. R., Pletscher D. H., 1996: Dispersal characteristics of two-year-old Beavers, Castor canadensis, in western Montana. The Canadian field-naturalist, 110(2): 318–321.

Vanderhoof J., 2020: Beaver Management Technical Paper #3: Beaver Life History and Ecology Best Science Review. Water and Land Resources Division. Seattle, Washington.

Vorel A., Barták V., Munclinger 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., Šafář J., Šimůnková K., 2012: Recentní rozšíření bobra evropského (*Castor fiber*) v České republice v letech 2002 – 2012 (Rodentia : Castoridae). Lynx 43: 149-179.

Walro J. M., Svendsen G. E., 1982: Castor sacs and anal glands of the north american beaver (*Castor canadensis*): their histology, development, and relationship to scent communication. Journal of Chemical Ecology 8 (5): 809-819.

WILSSON L. 1971: Observations and experiments on the ethology of the European beaver (Castor fiber L.). Stockholm University. Stockholm.