

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ



**PROSTOROVÁ AKTIVITA BOBRA EVROPSKÉHO
V EKOSYSTÉMECH STŘEDNÍ EVROPY**

Doktorská disertační práce

Jana Korbelová

vedoucí práce: prof. RNDr. Karel Šťastný, CSc.

Praha 2018

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto disertační práci na téma "Prostorová aktivita bobra evropského v ekosystémech střední Evropy" vypracovala samostatně, a že jsem zde uvedla všechny prameny, ze kterých jsem vycházela.

V Děčíně dne 8. 8. 2018

Jana Korbelová

Abstrakt

Popis prostorové aktivity tvoří podstatnou část behaviorální ekologie. Položili jsme si otázku, zda prostorová aktivita bobrů (tedy velikost jejich domovských okrsků a teritorií) závisí na složení a distribuci břehových porostů, zda může být ovlivněna změnami podmínek v průběhu roku či během růstu populace bobra evropského a zda se liší mezi odlišnými typy prostředí s různou potravní nabídkou. Ve třech různých ekosystémech střední Evropy (tj. na podhorských vodních tocích, v nivách velkých řek a v síti umělých i přirozených toků lužních lesů) jsme popsali prostorovou aktivitu bobra evropského a její vazbu na dostupné zdroje potravy. Prokázali jsme, že velikosti domovských okrsků se v různých typech prostředí výrazně lišily –největší domovské okrsky se nacházely v nivách velkých řek, naopak nejmenší v podhorských oblastech, kde si bobři uměle zvyšovali plochu svého území stavbou hrází a rozlivem vody do krajiny. Zaznamenali jsme i sezónní změny ve velikosti domovských okrsků související s měnící se dostupností potravních zdrojů v průběhu roku a tento trend byl pozorován ve všech typech prostředí. Nejmenší domovské okrsky jsme zaznamenali v zimním období, kdy bobři obecně minimalizují energetické výdaje pro potřeby zdárného přezimování a následné možnosti úspěšné reprodukce. Naopak největší domovské okrsky jsme pozorovali v jarním období, kdy bobři musí obhajovat svá území před dispergujícími jedinci z okolních rodin. Velikosti domovských okrsků měly přímou vazbu na potravní nabídku dané lokality, zejména na nabídku preferovaných dřevin měkkého luhu – vrb a topolů, které se prokazatelně více vyskytovaly v teritoriích než v okrajových částech domovských okrsků. S rostoucí velikostí teritoria úměrně klesala pokryvnost listnatých dřevin. I přesto, že nabídka listnatých dřevin se mezi oblastmi výrazně lišila, relativní množství vrb přepočtené na plochu teritoria bylo mezi oblastmi srovnatelné. Stejně tak i hrubá spotřeba biomasy přepočtená na jednoho jedince v teritoriu byla podobná mezi jednotlivými oblastmi. Dále jsme prokázali, že s narůstající dobou osídlení se velikost domovských okrsků v zásadě nemění, což ukazuje na fakt, že bobři osídlují dostatečně velký domovský okrsek už v době jeho formování, aby z dlouhodobého hlediska měli zajištěno potřebné množství a kvalitu potravních zdrojů. Rostoucí populační hustota bobrů tak nemá podstatný vliv na velikost jejich domovských okrsků, neboť při porovnání těchto velikostí v expandující a saturevané populaci jsme nezaznamenali žádné výrazné rozdíly. Tento trend jsme prokázali i v odlišných ekosystémech.

Klíčová slova

bobř evropský (*Castor fiber*), prostorová aktivita, radiotelemetrie, domovský okrsek, teritorium, typ prostředí, sezonalita, potravní chování, nabídka potravy, potravní preference, populační růst, populační hustota

Abstract

The description of spatial activity is a major part of behavioral ecology. We have questioned whether the spatial activity of beavers (i.e. the size of their home ranges and territories) depends on the composition and distribution of shoreline woody vegetation, whether these sizes can be affected by changes in conditions during the year or during population growth, and whether they vary between different types of environment with divergent food offer. The spatial use of the European beaver and its affinity to food availability was described in three diverse habitats (on small submontane watercourses, in floodplain of broad rivers and on artificial and natural channels in floodplain forests). It has been shown that the size of the home ranges significantly differed in varied habitat types – the largest home ranges were located in floodplain of broad rivers, the smallest on the submontaneous watercourses where beavers enlarged their area by building dams and spilling water into the landscape. Seasonal changes were approved in the size of the home ranges related to the changing availability of food resources during the year and this trend was observed in all habitat types. The smallest home ranges were recorded in winter, when beavers generally minimize their energy losses because of successful overwintering and consecutive reproduction. On the contrary, the longest home ranges were recorded in spring period when beavers must defend their ranges against dispersing individuals from surrounding families. The size of the home ranges has been directly linked to the food offer, especially to the offer of preferred willows and poplars, which have proven to be more numerous inside the territories than inside the peripheral parts of the home ranges. The coverage of deciduous trees declined proportionally with the increasing size of the territory. Even though the offer of deciduous trees differed significantly between the areas, the relative amount of willows was comparable among the sites. Similarly, the consumption per one individual in the territory was similar across habitats. In addition, it has been shown that with increasing time of settlement, the size of the home range is essentially unchanged. Beavers have occupied sufficiently large home range at the time of its formation so as to ensure that sufficient quantity and quality of food resources have been ensured in the sense of long-term use. The growing population density of beavers thus has no significant effect on the size of their home ranges, as there were no significant differences in the comparison of these sizes in the expanding nor saturated population. This trend has also been demonstrated in diverse habitat types.

Key words

Eurasian beaver (*Castor fiber*), space use, radio-tracking, home range, territory, habitat type, seasonality, foraging behavior, food resource availability, food preferences, population grow, population density

Obsah

Úvod	8
Cíle práce	10
Obecná teoretická východiska	12
<i>Prostorová aktivita a faktory ovlivňující velikost využívaného území</i>	12
<i>Vyjádření velikosti využívaného území</i>	15
<i>Proces osídlování území, formování domovských okrsků a vliv populační hustoty na jejich velikost</i>	16
<i>Potravní chování a jeho vazba na prostorovou aktivitu</i>	19
<i>Sezónní změny v prostorové aktivitě</i>	22
<i>Návrat a ochrana bobra evropského</i>	24
Charakteristika vybraných ekosystémů	27
Sezónní proměnlivost velikosti domovských okrsků.....	30
Potravní chování bobra evropského.....	33
Vztah distribuce potravy a velikosti domovského okrsku.....	39
Vliv rostoucí populační hustoty na velikost domovských okrsků	42
Monitoring populací bobra evropského v České republice.....	47
Shrnutí informací o prostorové a potravní aktivitě v různých typech prostředí.....	50
Závěr	56
Použitá literatura.....	58
Přílohy	66

Předmluva

Sepsání tohoto materiálu nebylo vůbec tak jednoduché, jak by se možná mohlo zdát. Po několika letech strávených převážně sběrem dat v terénu, což obnášelo mimo jiné i spoustu protelemetrovaných nocí, přišlo období mateřství a rodičovství. Probdělé noci v terénu mi byly dobrou přípravou při nově nastalé životní etapě. Někdy bylo velmi těžké vybočit z denní rutiny mateřských povinností, roztočit mozkové závity a nasměrovat pozornost k výzkumu, ke zpracování několikaletých dat a sepsání této práce.

Když můj muž, tehdy ještě přítel, začal pracovat na své diplomové práci zaměřené na prostorovou aktivitu bobrů, byla pro mě možnost trávit s ním volný čas sledováním bobrů označených vysílačkami velmi dobrodružná a vzrušující. Náplň našich volných dní byly výjezdy na jižní Moravu, kde jsme spolu prožívali dlouhé a mnohdy i velmi chladné noci v terénu. Tehdy jsem ještě netušila, že mě toto téma jednou pohltní a výzkum bobrů se stane na několik příštích let i mým zaměstnáním.

V následujících letech, kdy jsme každoročně trávili více než polovinu roku v terénu a na ubytovnách v nejrůznějších částech naší země, jsem se více a více nořila do bobří problematiky. Práci s bobry jsem nevnímala ani tak jako povinnost, spíše jako velký (a asi už celoživotní) koníček. Nepřestávám obdivovat šikovnost a zručnost těchto zvířat při stavbě hradů a hrází, ani žasnout nad změnami v krajině, které dokáží v průběhu let způsobit. Dodnes mi dělá velkou radost trávit volný čas na místech, kde žijí bobři.

Ráda bych zde poděkovala všem, kteří se nějak podíleli na vzniku této práce a také všem, kteří mě při té nelehké cestě podporovali. Na prvním místě musím jmenovat svého muže Pepu, jehož trpělivost nezná hranic. Mnohokrát na něj padla otcovská tíha péče o děti, zatímco jsem byla sbírat data v terénu nebo seděla dlouhé a dlouhé hodiny u počítače při zpracování dat a psaní článků namísto péče o rodinu a domácnost. Stejně tak musím poděkovat i svým rodičům, kteří mě po celou dobu studia podporovali.

Obrovské poděkování patří Aleši Vorlovi. Troufám si říct, že bez jeho pomoci by tato práce a ani jednotlivé publikace nikdy nevznikly. Když to začátkem letošního roku vypadalo, že studium pro nedostatek článků, času i energie pověsím na hřebík, dokázal mě motivovat a přesvědčit, že má smysl to dotáhnout

do konce a nezahodit předešlých jedenáct let života. Veliké poděkování patří rovněž mému školiteli Karlu Šťastnému za velkou porci trpělivosti, tolerance a shovívavosti.

Velké poděkování také patří všem, kteří se účastnili sběru dat, a to jak při zimním monitoringu, mapování porostů či radiotelemetrii. Stejně tak musím poděkovat všem, kteří nám umožnili vstup a vjezd na vybrané lokality, dali souhlas k nejrůznějším aktivitám, poskytli ubytování i další nadstandardní služby – zkrátka chci poděkovat všem, kteří nějak, ať už jakkoliv, přispěli k okolnostem zdárného začátku, průběhu i dokončení této práce. Úplný jmenný seznam by zabral určitě mnoho stránek, dost možná by se stal nejobsáhlejší částí této práce, proto zde uvádím jen ty nejdůležitější osoby, kterými jsou (řazeno abecedně): Lenka Hamšíková, Květa Horníček, Slávek Maloň, Lenka Maloňová, Hanz Mokrý a Kamila Šimůnková. Všem jmenovaným i nejmenovaným ze srdce děkuji!

Úvod

Předkládanou doktorskou disertační práci na téma "Prostorová aktivita bobra evropského v ekosystémech střední Evropy" tvoří soubor tří odborných článků, jednoho odeslaného manuskriptu a předběžných výstupů dalšího chystaného manuskriptu. Všechny níže uvedené práce vycházejí z dlouhodobého sledování populace bobra evropského v několika oblastech České republiky se stabilním i nově vzniklým bobřím osídlením.

První článek [1] popisuje proměnlivou velikost bobřích domovských okrsků v různých typech prostředí a sezónní změny v prostorovém využívání krajiny. Druhý článek [2] se zabývá potravními preferencemi, tedy nabídkou a využitím dřevin uvnitř bobřích teritorií v různých typech prostředí. Chystaný manuskript [PREP] obě tato předchozí témata vzájemně propojuje a vysvětluje variabilitu velikosti bobřích domovských okrsků a teritorií v různých habitatech v závislosti na lišící se potravní nabídce daných typů prostředí. Odeslaný manuskript [MS] dokládá, že neexistuje výrazný rozdíl ve velikosti domovských okrsků mezi populacemi nacházejícími se v různé fázi vývoje, a tedy že populační hustota nemá vliv na velikost bobrem využívaného území. Výstupy nejstaršího publikovaného článku [3] nám poskytly základní přehled o jednotlivých lokalitách a o distribuci bobřích teritorií, díky kterému jsme získali důležité informace o oblastech, ve kterých byl následně realizován detailní výzkum, jehož výsledkem jsou již zmíněné publikace [1], [2], [MS] a [PREP].

Odborné vědecké články:

- [1] **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(3): 243–253.
- [2] Vorel A., Válková L., Hamšíková L., Maloň J. & **Korbelová J.** (2015): Beaver foraging behaviour: Seasonal foraging specialization by a choosy generalist herbivore. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69(7): 1221–1235.

[3] 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.

[MS] Vorel A., Šimůnková K., Mokrý J., Horníček J. & **Korbelová J.** (2018): Increasing population density does not always restrict space use by mammals – the beaver as a model species. *Folia Zoologica* (v době tisku této práce byl článek v recenzním řízení).

Chystaný manuskript:

[PREP] Vorel A. & **Korbelová J.** (in prep.): Food acquisition influences the varying territory size in beavers.

Cíle práce

Po mnohaleté absenci se bobři vrátili do naší přírody a začali znovu osídlovat lokality, na kterých dříve žili. Krajina však za dobu jejich nepřítomnosti prošla velkým množstvím změn. Kromě habitatů, které se podobají těm historickým a člověkem jsou dosud jen málo ovlivněné, osídlují bobři i habitaty pro ně zcela nové. Navíc kvůli dlouhému období, kdy se nejen u nás, ale téměř v celé Evropě bobři nevyskytovali, dodnes chybí některé zásadní informace o chování tohoto druhu. Vystává zde proto otázka, zda se bobři chovají stejně napříč různými typy prostředí, nebo zda je chování bobrů ovlivněno habitatem, ve kterém se usadili.

Cílem této práce je:

1. Charakterizovat prostředí, které obývá bobr evropský v podmínkách ČR.
2. Porovnat velikost domovských okrsků a teritorií bobra evropského v různých typech prostředí.
3. Popsat sezónní odlišnost velikostí domovských okrsků bobra v průběhu roku.
4. Porovnat nabídku a využití dřevin uvnitř domovských okrsků a teritorií v různých typech prostředí.
5. Popsat potravní chování bobra evropského v našich podmínkách.
6. Zjistit, jaký vliv má potravní nabídka na velikost využívaného území.
7. Zjistit, zda se mění velikost domovských okrsků během populačního vývoje.

Naplněním výše uvedených cílů budou získány nové podrobné informace o chování bobra evropského v různých typech prostředí České republiky, potažmo střední Evropy, neboť podobné habitaty, jako jsou na našem území, se nacházejí i v okolních zemích. Bobr, klíčový druh naší přírody, svým působením dokáže v průběhu času podstatně změnit krajinný ráz. Míra exploatace krajiny člověkem v několika posledních desetiletích neúměrně vzrostla. Chování znovu navrátilivšího se bobra se tak na mnoha místech dostává do rozporu s očekávaným využíváním krajiny ze strany člověka a dochází tak k mnoha konfliktním situacím. Detailní informace o prostorové a potravní aktivitě proto mohou přispět k pochopení životních potřeb tohoto druhu a umožnit návrh efektivnějších managementových opatření, která by zajistila snadnější koexistenci bobra a člověka v krajině.

V následujícím textu jsou nejprve shrnuta obecná východiska, která tvoří teoretický základ k jednotlivým článkům. Jsou zde vysvětleny stěžejní pojmy celé této práce – domovský okrsek a teritorium, jsou zde popsány faktory ovlivňující velikost využívaného území, proces vytváření domovských okrsků, vztah potravní nabídky a prostorové aktivity či sezónní změny prostorové aktivity. Následují kapitoly věnující se konkrétním publikovaným článkům a manuskriptům, kde jsou stručně shrnuty podstatné postupy a výstupy jednotlivých prací. Neméně důležitou je i kapitola popisující vzájemnou provázanost jednotlivých výstupů. Odborné články i odeslaný manuskript v úplném znění jsou součástí příloh a jsou zařazeny na konci publikace.

Obecná teoretická východiska

Prostorová aktivita a faktory ovlivňující velikost využívaného území

Popis prostorové aktivity jedinců a jejich skupin je jedním ze stěžejních bodů behaviorální ekologie. Z hlediska prostorové aktivity jsou primárně definovány dva pojmy pro využívání území – domovský okrsek a teritorium (např. BURT 1943, BROWN & ORIANI 1970, ADAMS 2001, WANG & GRIMM 2007). POWELL (2000) a MITCHELL & POWELL (2012) popisují domovský okrsek jako veškerý prostor, který je jedinci (nebo skupinami jedinců) využíván v rámci jejich každodenních aktivit spojených zejména se sháněním potravy, a který může být sezónně proměnlivý. Teritorium, exkluzivní část domovského okrsku, je oblast, která zahrnuje kritické množství potřebných zdrojů (tj. potravy, úkrytových míst apod.), je aktivně hájena před cizími jedinci (BÖRGER ET AL. 2008) a bývá sezónně stálá (MAHER & LOTT 1995). Sousedící domovské okrsky se mohou překrývat, teritoria nikoliv (BURT 1943, BATEMAN ET AL. 2015). Rozdíl mezi domovským okrskem a teritoriem spočívá i ve způsobu využívání daného území – do domovského okrsku spadá veškerá aktivita, zatímco do teritoria je soustředěna aktivita zaměřená na zdroje nutné k přežití, a proto je toto území aktivně bráněno (BROWN 1964).

Rozmístění a velikost okrsků ovlivňuje několik faktorů, od dostupnosti a heterogenity zdrojů (např. BENSON ET AL. 2006, DI STEFANO ET AL. 2011), přes pohlaví a věk jedinců (např. NAGY & HAROLDSON 1990, DAHLE & SVENSON 2003), velikost jedinců (HARESTADT & BUNNELL 1979, MAKARIEVA ET AL. 2005), dále přes odlišné nároky jedinců (VAN BEEST ET AL. 2011), až po sezónní a klimatické faktory (např. WHEATLEY 1997a, WHEATLEY 1997b, DICKSON & BEIER 2002, SAÏD ET AL. 2009, VAN BEEST ET AL. 2011). Mnoho autorů prokázalo, že na velikost domovských okrsků má vliv i hustota populace a fáze růstu příslušné populace (např. ABRAMSKY & TRACY 1980, HERFINDAL ET AL. 2005, BENSON ET AL. 2006, SCHRADIN ET AL. 2010).

Rozloha obývaného území je ovlivněna dvěma základními proměnnými, a to sociální interakcí a distribucí zdrojů. Zatímco nárůst populační hustoty či přítomnost predátorů může rozsah prostorové aktivity jedinců omezovat, potřeba zajistit si dostatečné množství zdrojů může naopak vyžadovat zvětšování plochy využívaného území. Četné studie popisují inverzní vztah mezi velikostí

domovských okrsků a dostupností potravy – postupné vyčerpávání zdrojů zvyšuje prostorové nároky jedinců, aby byly dostatečně kryty jejich energetické potřeby (TUFTO ET AL. 1996, MASSEI ET AL. 1997, SCHRADIN ET AL. 2010, LOVARI ET AL. 2013). MOORCROFT ET AL. (2006) se domnívají, že pokud není využití zdrojů nikterak omezeno, pak v místě s vyšší dostupností potravy je i vyšší míra prostorové aktivity; naopak, v případě, že zde dochází ke konkurenci (vnitrodruhové či mezidruhové) nebo k predaci, je využívání prostoru omezeno (OSTFELD & CANHAM 1995).

Teritoriální chování přináší jedinci (či skupině jedinců) mnoho výhod. Jedinec se pohybuje v území, které dobře zná; ví, kde má svá úkrytová místa a místa s dostupnými potravními zdroji; na relativně malém prostoru má dostatek potravy; a díky znalosti území je zde i nižší riziko predace (BEGON ET AL. 1997). Cenou za tyto výhody jsou energetické náklady spojené s aktivní obhajobou hranic teritorií (VLASÁK 1986).

Teritoria mohou být trvalá nebo dočasná. Hlavním důvodem vzniku trvalých teritorií je zajištění dostatečného množství potravy a možnost dlouhodobé existence na relativně stálém území. Dočasná teritoria jsou hájena především v době rozmnožování (BEGON ET AL. 1997). Teritorium může obývat:

- jeden jedinec – typické např. pro vydra říční (*Lutra lutra*) (KRUUK 1995), kdy může docházet k překryvu samčího a několika samičích teritorií;
- pár – jedná se o tzv. hnízdní teritoria typická pro většinu ptáků, kdy po určitou část roku žijí v páru a vyvádějí společně mláďata, např. ledňáček říční (*Alcedo atthis*) (STRAKA & GRIM 2007);
- celá rodina – kdy s rodičovským párem obývá společné teritorium i několik generací jejich potomků, což je typické právě pro bobra (WILSSON 1971);
- větší skupina jedinců – příkladem mohou být říjná teritoria u stád některých kopytníků, např. jelena lesního (*Cervus elaphus*), kdy dospělý samec dočasně vytváří teritorium, nahání do něj samice a po páření se toto teritorium rozpadá a samec opět žije samotářsky (CARRANZA ET AL. 1990).

Je známo, že nemůže dojít k přemnožení teritoriálně žijících druhů, neboť jejich populační hustota je stále udržována pod bodem nosné kapacity prostředí (BEGON ET AL. 1997). S rostoucí populační hustotou roste vnitrodruhový tlak v podobě častějšího kontaktu mezi sousedícími jedinci, stoupá jejich vzájemná agresivita a vlivem stresu klesá jejich reprodukční zdatnost. Dokud je hustota populace nižší

než nosná kapacita prostředí, velikost populace narůstá, a naopak. Ve fázi, kdy je populační růst negativně závislý na hustotě, dochází k regulaci populace. U teritoriálně žijících živočichů proto dochází díky vnitřním mechanismům závislým na populační hustotě k regulaci populace, čímž je zabráněno jejich přemnožení v prostoru (SIBLY & HONE 2002).

Bobři žijí v rodinách, uzavřených sociálních jednotkách tvořených monogamním rodičovským párem a zpravidla dvěma generacemi jejich potomků (BRADT 1938, WILSSON 1971). Jsou to teritoriální živočichové, kdy každá rodina má uvnitř svého domovského okrsku teritorium, které si aktivně brání (ROSELL ET AL. 1998). Všichni členové jedné rodiny obývají stejný prostor pouze s nepatrnými odlišnostmi ve využívání společného území (HERR & ROSELL 2004). V zásadě nebyly zaznamenány žádné odlišnosti ve využívání prostoru mezi dospělými a nedospělými jedinci, ani mezi samci a samicemi (např. HERR & ROSELL 2004). Bobři obývají stejné území i po několik po sobě jdoucích let, je-li tam dostatečné množství potravy (FRYXELL 2001). Naopak nevhodné lokality využívají jen dočasně a při vhodné příležitosti se přesouvají jinam (HARTMAN 1994).

Bobří teritoria leží uvnitř domovských okrsků, hranice teritorií si bobři značí pachovými značkami (ROSELL ET AL. 1998). Uvnitř teritorií mají bobři jak klíčové zdroje potravy, tak i svá obydlí, jsou rovněž bezpečným prostorem pro vyvádění mláďat atd. I přesto, že oba pojmy spojené s prostorovou aktivitou jedinců, tedy domovský okrsek a teritorium, mají různé významy, velká část literatury od sebe tyto pojmy neodlišuje. Například CAMPBELL ET AL. (2005) definovali teritorium jako velikost území zahrnující téměř všechny získané záznamy o aktivitě bobra, zatímco HAVENS ET AL. (2013) používali stejný koncept k popisu domovského okrsku. Definice těchto prostorových konceptů není jasná ani u jiných živočišných druhů (BÖRGER ET AL. 2008). V této práci mají oba pojmy své pravé významy.

Oba v současnosti žijící druhy bobrů, jak bobr evropský (*Castor fiber*), tak kanadský (*Castor canadensis*), se vzájemně svým chováním i svými nároky na prostředí velmi podobají, proto jsou pro tuto práci použity údaje z výzkumů obou zmíněných druhů.

Vyjádření velikosti využívaného území

Velikost bobrem využívaného území bývá vyjádřena různými způsoby. Tam, kde obývají liniové vodní toky bez možnosti hrázování, je vcelku dostačující jednorozměrné vyjádření délky domovských okrsků. Vzdálenost, na kterou se bobři vydávají po souši směrem od vodního toku, je zanedbatelná v porovnání s celkovou využívanou délkou toku – naprostá většina bobří aktivity se odehrává v břehovém pásu o šířce do 20 m (VOREL ET AL. nepubl. data, JENKINS 1980, NOLET ET AL. 1994). Proto velikosti domovských okrsků a teritorií mohou být vyjádřeny jen jako součet délky obou břehů nebo jako délka středové linie toku (např. DAVIS 1984, NOLET & ROSELL 1994, FUSTEC ET AL. 2001, HERR & ROSELL 2004, CAMPBELL ET AL. 2005).

Na některých lokalitách bobři staví hráze a rozlitím vody do krajiny vytváří rozsáhlé mokřady a zpřístupňují si tak i více vzdálené zdroje. Díky této činnosti expandují svou prostorovou aktivitu do šířky. Jednorozměrné vyjádření velikosti domovského okrsku je v takových případech nedostatečné a pro porovnávání velikostí využívaného území je pak vhodnější použít dvourozměrnou interpretaci (jako to popisují např. WHEATLEY 1997a, BLOOMQUIST ET AL. 2012). Do výsledné velikosti tak mohou být započítána i zaplavená a podmáčená místa, která bobři aktivně využívají, a nedochází tak k podhodnocení velikosti domovských okrsků a teritorií na těchto lokalitách. Velikost domovského okrsku pak bývá vyjádřena jako součet plochy břehových pásů na obou březích vodních toků, které kopírují linii toku a do výsledné velikosti jsou zahrnuta i bobří činností podmáčená místa.

V publikacích, které tvoří soubor této práce, jsme pro vyjádření velikosti bobrem využívaného území použili většinou druhý, tzn. plošný způsob. Jednotlivé oblasti našeho zájmu se mezi sebou výrazně lišily (více viz kapitola Charakteristika vybraných ekosystémů). Na menších vodních tocích bobři mnohde budovali hráze a zaplavovali blízké okolí vodních toků. Pobytové známky jsme v těchto oblastech nacházeli i ve větších vzdálenostech od břehů vodních toků, Dvourozměrný způsob interpretace velikosti bobřích domovských okrsků byl proto na místě, Pouze v nejstarším článku [3] jsme použili jednorozměrné vyjádření velikosti teritoria a zpětně jsme si vědomi, že mohlo dojít k určitému podhodnocení velikosti teritorií.

Proces osídlování území, formování domovských okrsků a vliv populační hustoty na jejich velikost

Znovuosídlování území může být chápáno jako proces populačního rozvoje, kdy populační hustota roste a zároveň probíhá šíření jedinců v prostoru (BARTÁK ET AL. 2013, ŠIMŮNKOVÁ & VOREL 2015). Podle teorie *ideal despotic distribution* (IDD) jedinci nejprve obsazují lokality ve vhodném prostředí bohatém na zdroje (u bobrů se jedná například o lokality se stojatou nebo pomalu tekoucí vodou, s dostatečnou hloubkou vodního sloupce, břehovým porostem tvořeným dřevinami měkkého luhu apod.), teprve později obsazují lokality suboptimální s horší nabídkou (FRETWELL & LUCAS 1970, FRETWELL 1972). Počet jedinců, kteří osídlí určitý prostor, je úměrný množství dostupných zdrojů. Podle teorie *ideal despotic distribution* dochází k distribuci jedinců mezi jednotlivé lokality tak, že jejich vzájemná konkurence je minimální a biologická zdatnost maximální.

Mnoho studií prokázalo vliv rostoucí populační hustoty na změnu velikosti domovských okrsků. Kupříkladu ABRAMSKY & TRACY (1980) zaznamenali s rostoucí populační hustotou zkracující se domovské okrsky u sledované populace hraboše prériového (*Microtus ochrogaster*). Obdobně OKARMA ET AL. (1998) popsali větší domovské okrsky vlka obecného (*Canis lupus*) při nižší populační hustotě v rozvíjející se populaci a naopak menší při vyšší hustotě, která však ještě nedosáhla bodu saturace. Na druhou stranu MARES ET AL. (1982) při pokusech s čipmankem východním (*Tamias striatus*) zaznamenali, že při výrazném snížení populační hustoty a neomezeném množství potravy nebyla průměrná velikost domovského okrsku omezena v porovnání s těmi, kde populační hustota zůstala vysoká. Obdobně BOUTIN (1980) při odebrání několika dospělých samic zajíce měnivého (*Lepus americanus*) nezaznamenal žádné výraznější změny ve velikostech domovských okrsků zbývajících samic.

S rostoucí populační hustotou a dobou osídlení postupem času dochází k poklesu kvality a dostupnosti potravních zdrojů. Z dlouhodobého hlediska se zde proto vyskytuje trend domovské okrsky zvětšovat (MITCHELL & POWELL 2004). Jejich velikost se může lišit i v závislosti na heterogenitě prostředí – tam, kde jsou zdroje více rozptýleny, narůstá velikost domovských okrsků (MACDONALD 1983).

Osídlování nového území bobry spočívá v šíření mladých jedinců z okrajových oblastí zahušťující se populace. Subadultní samci i samice jsou ve věku jednoho až tří let (HARTMAN 1997) vyháněni ze svých původních rodin a v rámci disperze

si hledají vhodné území pro založení vlastní rodiny. Poté, co solitérní jedinec osídlí novou lokalitu, čeká na příchod jedince opačného pohlaví. Pokud takový jedinec nepřijde, často se stává, že solitérní jedinec se po přezimování posune dále (VOREL ET AL. 2012). Cesty spojené s hledáním vhodného místa mohou být dlouhé několik desítek, ale i stovek kilometrů (HEIDECKE 1984, SVENDSEN 1989, SUN ET AL. 2000). Velkou roli při obsazování nových lokalit má právě kvalita habitatu (NOLET & ROSELL 1994, DESTEFANO ET AL. 2006). Pokud mladí jedinci vhodné volné místo nenajdou, vrací se zpět do své původní rodiny (WILSSON 1971).

Dosud neexistuje exaktní studie popisující změnu prostorových nároků bobra v průběhu populačního růstu. NOLET & ROSELL (1994) ověřovali teorii *ideal despotic distribution* při dlouhodobém studiu prostorové aktivity bobrů po jejich vypuštění do dosud neosídleného území. Doložili, že nejprve byly osídlovány optimální, na zdroje bohaté lokality, a teprve později lokality chudší. Když už nezbývala žádná volná optimální ani suboptimální místa, šířili se jedinci dále. Zmínění autoři rovněž prokázali, že s přibývajícím dobou osídlení lokality se velikosti bobřích domovských okrsků zmenšovaly. Nicméně tato studie spíše dokládá proces hledání místa s neoptimálnějšími podmínkami při zabydlování dosud neobsazeného území, než zmenšování velikosti domovských okrsků vlivem zvyšování populační hustoty a narůstání vnitrodruhové konkurence. I když pro bobry nebylo potvrzeno, že by s rostoucí populační hustotou klesala velikost rodiny nebo úspěšnost reprodukce (ROSELL & NOLET 1997), mají na prostorové nároky celé rodiny vliv individuální potřeby jednotlivých členů (MAYER ET AL. 2017).

Jak již bylo zmíněno výše, při osídlování nového území jsou nejprve obsazovány ty nejhodnější lokality (FRETWELL & LUCAS 1970, FRETWELL 1972). S narůstající populační hustotou jsou jedinci postupem času zabírána i suboptimální místa až do té doby, kdy je populace zcela satureovaná a dosahuje bodu nosné kapacity prostředí (BARTÁK ET AL. 2013). Obecně je známo, že s vysokou populační hustotou roste i tlak vyvolaný zvýšenou vnitrodruhovou konkurencí, který má za následek zmenšování velikostí domovských okrsků a zvyšování interakce mezi sousedícími okrsky v podobě většího počtu a plochy jejich překryvů (TAITT 1981, OSTFELD 1985, HUBBS & BOONSTRA 1998, ERLINGE ET AL. 1990). HERR & ROSELL (2004) však popisují, že v případě bobra dochází k překryvům domovských okrsků velmi málo. Nutno dodat, že ne každý výskyt cizího bobra v cizím domovském okrsku znamená překryv jejich domovských okrsků. Důvodem tohoto chování může být potřeba prozkoumávání blízkého okolí svého

domovského okrsku v rámci příprav na odchod z původní rodiny. Tento stav je dočasný, souvisí s disperzí mladých jedinců (BLOOMQUIST ET AL. 2012) a nejedná se tedy o překryv domovských okrsků způsobený vysokou populační hustotou.

Dlouhodobé studie bobřích populací dokládají, že proces populačního růstu má tvar logistické křivky ve tvaru písmene "S" (HEIDECKE 1984, HARTMAN 1994). V prvním období po osídlení lokality hustota populace stoupá pomalu, neboť zde ještě není dostatečné množství reprodukce schopných jedinců. Poté přichází fáze rychlé expanze (tzv. logaritmická fáze růstu populace). Když se hustota populace začne blížit nosné kapacitě prostředí, následuje zpomalení růstu vlivem vysoké míry vnitrodruhové kompetice a dochází k jakési oscilaci kolem rovnovážného stavu, kdy hustota kolísá pod bodem nosné kapacity prostředí. HARTMAN (1994) a BARTÁK ET AL. (2013) popsali proces populačního růstu jako dvoufázový, kdy v první fázi se šíří jedinci z okrajových oblastí populace do volného prostoru a ve druhé fázi dochází k zaplňování volných míst uvnitř populace.

ADAMS (2001) uvádí, že díky specifickým prostorovým nárokům mohou jedinci obsazovat pouze vhodné lokality, kde mají dostatek zdrojů. Pro bobry, jakožto teritoriální živočichy, je proto logistický populační růst konečným procesem. Každý jedinec má své minimální požadavky na prostor, které musí být splněny, aby mu byla zajištěna možnost dlouhodobé existence. STEPHENS & KREBS (1986) zmiňují ještě další pohled na proces vzniku domovských okrsků, a to, že už během jejich formování musí jedinci obsadit území s efektivní velikostí z hlediska minimalizace energetických nákladů a maximalizace zisku. Pro bobry to obdobně popsali BOYCE (1981) a CAMPBELL ET AL. (2005). Poté, co populace dosáhne bodu saturace a všechna vyhovující místa jsou již obsazena, nezbývá zde žádný dostatečně velký a úživný prostor pro nově příchozí. Přesto daná oblast není zaplněna kontinuálně, tvoří ji mozaika, ve které se kromě již obsazených okrsků nachází i volná místa, která však již nesplňují minimální požadavky pro vznik dalšího osídlení. Proto je při současném vyčerpávání zdrojů vhodným řešením expanze domovských okrsků či jejich posun k více odlehlým zdrojům potravy (FRYXELL 1992). V dlouhodobém měřítku tedy nejsou populace bobrů statické, ale dynamické (FRYXELL 2001). Při delším osídlení lokality a postupném ubývání potravních zdrojů, které dokumentuje např. HARTMAN (1994), dochází k určitým posunům domovských okrsků v rámci jejich fixně dané polohy uvnitř sítě obsazených území.

Potravní chování a jeho vazba na prostorovou aktivitu

Potravní chování herbivorů je v zásadě popisováno dvěma hlavními kategoriemi, kdy se jedná o potravní generalisty nebo specialisty (HERRERA & PELLMYR 2002), přičemž hranice mezi těmito kategoriemi není ostře vymezena, závisí na typu prostředí a potravní níc daného druhu. Primárně je konzumována potrava, která dodá jedinci maximální možné množství energie při současné efektivitě jejího získávání, což vychází z tzv. *optimal diet theory* (PULLIAM 1974). Přímým důsledkem tohoto chování je prostorová aktivita spojená s hledáním a konzumací potravy v heterogenním prostředí. Generalisté vyhledávají nejvíce optimální zdroje, složení jejich potravy se tak mění s měnícím se prostředím. Specialisté jsou vázáni na konkrétní druh potravy, jejich požadavky proto zůstávají stejné napříč různými typy prostředí.

Jak popsali STEPHENS & KREBS (1986), je-li preferovaný zdroj potravy dostupný v dostatečném množství a kvalitě, zaměřují se jedinci na jeho konzumaci a z potravních generalistů se dočasně stávají specialisté. Nicméně početnost primárního zdroje v průběhu času kolísá a s narůstající dobou osídlení dochází k rychlejší redukci zdrojů než regeneraci (JOHNSTON & NAIMAN 1990). S rostoucími nároky na získávání potravy klesá přínos daného zdroje. V určitém momentě se pak selektivita přestává vyplácet. Z hlediska vyváženosti energetických příjmů a výdajů je poté výhodnější přejít na alternativní zdroj potravy, který sice není tak úživný, ale je v daném místě dostupný. Z dočasných potravních specialistů se tak opět stávají potravní generalisté. U selektivního potravního chování generalistů byl popsán sezónní trend (GREEN & FLINDERS 1980), vliv na něj má jak klima a habitat (PANZACCHI ET AL. 2008), tak i odlišnosti na úrovni jedinců (WOO ET AL. 2008). Není však zcela jasné, zda specializace generalistů je obecný trend kdekoliv, kde je dostatek vhodných zdrojů. Chybí také informace o tom, jak tento proces probíhá v heterogenním prostředí. Teorie předpokládá, že jedinci stejného druhu se chovají podobně, ale mohou využívat různé zdroje nebo niky (HUTCHINSON 1957, BELOVSKY 1986). BOLNICK ET AL. (2003) zaznamenali specializaci na úrovni jedinců při různé nabídce a kvalitě zdrojů. Je zřejmé, že potravní chování generalistů může být lokálně ovlivněno rozmístěním vhodných zdrojů, individuálními potřebami jedinců či velikostí užívaného území. Potravní chování je tedy proměnlivé a je orientováno na maximalizaci energetického příjmu (BELOVSKY 1978, CRAWLEY 1983, GROSS ET AL. 1993). Bod zlomu, kdy se z dočasných specialistů stávají opět generalisté závisí na přítomnosti zdrojů, jejich

množství, kvalitě a dostupnosti, kdy poměr zisku a nákladů na shánění potravy je nakloněn energetickým ziskům. Náklady na shánění potravy vzrůstají s rostoucí vzdáleností mezi jednotlivými zdroji, ale i s rostoucím úsilím, které je nutné na získání potravy vynaložit. U bobrů, kteří jsou vázáni na vodní prostředí, tyto náklady stoupají s rostoucí vzdáleností zdrojů od břehu vodního toku (BELOVSKY 1984), ale také například v souvislosti s kácením dřevin větších průměrů (MÜLLER-SCHWARZE ET AL. 1994).

Potrava bobrů sestává ze tří hlavních složek – bylinné vegetace, dřevin a vodních rostlin, přičemž procento jejich využití se v průběhu roku mění (WILSSON 1971, SVENDSEN 1980) a je závislé na geografické poloze. Vodní rostliny mohou být podstatnou složkou potravy (SIMONSEN 1972 (IN SVENDSEN 1980), SVENDSEN 1980), zejména v chladnějších oblastech (MILLIGAN & HUMPHRIES 2010, SEVERUD ET AL. 2013) nebo jsou naopak využívány jen okrajově (GANZHORN & HARTHUN 2000). Naproti tomu několik autorů zabývajících se potravou bobrů ve střední Evropě (např. HEIDECHE 1989, LAW ET AL. 2014, KROJEROVÁ-PROKEŠOVÁ ET AL. 2010) konzumaci vodních rostlin nezaznamenalo vůbec. Bobři konzumují přes 80 druhů dřevin a 140 druhů bylin napříč celým jejich areálem rozšíření (DZIECIOLOWSKI 1996, LAVROV 1981, ŽUROVSKI 1988). V letním období je všude dostatek bylin bohatých na živiny (SVENDSEN 1980). Na podzim a v zimě, kdy se bylinná vegetace stává nedostupnou, konzumují bobři převážně kůru a lýko dřevin (JENKINS 1979, NOLET ET AL. 1994, KROJEROVÁ-PROKEŠOVÁ ET AL. 2010), toto období je zároveň kritické pro jejich přežití a následnou reprodukci. Skladba potravy i klimatické podmínky mají přímý vliv na úspěšné přezimování (ALEKSIUK & COWAN 1969), neboť s klesajícími teplotami a snižující se nabídkou potravy klesá i bobří aktivita (SMITH ET AL. 1991).

Obdobně jako jiní býložravci, si i bobři primárně vybírají potravu, ze které mohou získat co největší množství energie, je pro ně snadno dostupná a stravitelná (DOUCET & FRYXELL 1993). Vyhledávanými dřevinami jsou vrby (*Salix* spp.) a topoly (*Populus* spp.) – pokud se vyskytují v místě bobřího osídlení, bývají vždy v potravě detekovány (např. ALEKSIUK 1970, JENKINS 1979, BASEY ET AL. 1990, FRYXELL & DOUCET 1993, FRYXELL ET AL. 1994, NOLET ET AL. 1994, HAARBERG & ROSELL 2006). V prostředích s vyšší heterogenitou břehových porostů bobři kácí i další často se vyskytující dřeviny, jako jsou olše (*Alnus* spp.), břízy (*Betula* spp.), jeřáby (*Sorbus* spp.), javory (*Acer* spp.), jasany (*Fraxinus* spp.) a další dřeviny (např. WILSSON 1971, HAARBERG & ROSELL 2006). Dosud však nebyla provedena

žádná studie zabývající se potravou bobrů v závislosti na různých typech prostředí. Mnoho autorů se věnovalo potravnímu chování bobrů, jak kanadských (např. NOVAKOWSKI 1966, BRENNER 1967, ALEKSIUK 1970, JENKINS 1975 a JENKINS 1980), tak evropských (např. WILSSON 1971, NOLET ET AL. 1994, HAARBERG & ROSELL 2006). Tyto studie se ale zabývaly vždy jen jedním typem prostředí a navíc velikosti zkoumaných vzorků byly malé. U autorů, kteří se zabývali řádově většími vzorky dat (např. DANILOV & KAN'SHIEV 1983, EROME & BROYER 1984 nebo HEIDECKE 1989), není jasné, zda popsané preference vychází z preferenčních indexů, nebo zda se jedná pouze o popsanou frekvenci selekce. Neexistuje proto žádná srovnatelná studie.

V potravě bobra mají velký význam vrby (*Salix* spp.) a topoly (*Populus* spp.). Obsahují mnohem více pro bobry důležitých živin než ostatní dřeviny (NOLET ET AL. 1994) a rovněž jsou pro ně lépe stravitelné (DOUCET & FRYXELL 1993). V zimním období, kdy bývají bobři odkázáni jen na dřeviny (ALEKSIUK & COWAN 1969, WILSSON 1971) a není téměř možná doplňková konzumace bylin s dostupnějšími výživovými složkami, jsou vrby a topoly jediným vhodným zdrojem k pokrytí nutričního deficitu.

Při společné evoluci si bobrem preferované dřeviny vytvořily odlišné životní strategie. Zatímco vrby při větším poškození reagují rychlým nárůstem nových výhonků (VERAART ET AL. 2006), topoly vsází na chemickou obranu, kdy v nových výhoncích je velké množství fenolických látek, díky kterým je sníženo riziko dalšího okusu (BASEY ET AL. 1990, BRYANT ET AL. 1991). Proto bobři po vypasení topolů na určité lokalitě plynule přechází k vrbám (HALL 1960) a k topolům se vrací až po určité době, kdy množství odpuzujících látek v nich obsažených opět poklesne. BASEY ET AL. (1988 a 1990) prokázali, že bobři si konzumované topoly vybírají s ohledem na jejich věk a množství sekundárních metabolitů v jejich výhoncích.

Využití prostoru může být ovlivněno distribucí potravních zdrojů (např. FRETWELL & LUCAS 1970, VAN BEEST ET AL. 2011, MCNAB 1963). Už MCNAB (1963) prokázal, že se vzrůstající kvalitou porostu klesá velikost využívaného území. Živočichové žijící na potravně bohatších lokalitách tak mohou obývat menší území než živočichové vyskytující se v chudších oblastech, neboť všechny potřebné zdroje jsou jim dostupné v dostatečném množství i kvalitě. Obdobně to ukázali KJELLANDER ET AL. (2004) na příkladu srnce obecného (*Capreolus capreolus*), kdy

v chudších oblastech zaznamenali větší rozsahy domovských okrsků. U bobrů tuto ekonomickou strategii popsali např. FUSTEC ET AL. (2001), kteří rovněž zaznamenali zkracující se velikosti teritorií s rostoucí kvalitou habitatu. Navíc čím více je prostředí heterogenní a habitat fragmentovaný, tím jsou i domovské okrsky větší (MCCLINTIC ET AL. 2014).

Velikost využívaného území živočichů, jejichž potravní strategie je označována jako *central place foraging*, může být částečně ovlivněna množstvím, kvalitou a prostorovým rozmístěním potravy a také sezónou (MCCLINTIC ET AL. 2014). V případě bobrů hraje významnou roli při výběru potravy vzdálenost preferovaných potravních zdrojů jednak od centra teritoria, resp. od bobřího obydlí (FRYXELL 1992), a jednak od břehu vodního toku (JENKINS 1980). Jedním důvodem je vyšší riziko predace ve vzdálenějších místech, kam se bobři vypravují po souši. Druhým důvodem je energetická náročnost získávání takto odlehklých zdrojů potravy. Pro bobry je podstatně méně náročná doprava pokáceného materiálu vodou. Bylo zjištěno, že s rostoucí vzdáleností od obydlí (myšleno po toku) rostou i průměry kácených dřevin (FRYXELL & DOUCET 1991), naproti tomu s narůstající vzdáleností od břehu vodního toku počet i průměr kácených dřevin klesá (JENKINS 1980, HAARBERG & ROSELL 2006).

Sezónní změny v prostorové aktivitě

Sezónně proměnlivým chováním jedinci reagují na měnící se dostupnost potravních zdrojů v průběhu roku, tyto změny rovněž souvisí s jejich přirozenými biorytmy. Pro herbivory jsou známy dva hlavní principy změny využívání prostoru v průběhu zimního období. První princip se týká zvětšování domovských okrsků z důvodu potřeby zajištění dostatečného množství a kvality zdrojů, kterých bývá v zimním období obecně méně, jak například uvádí SAID ET AL. (2009) pro srnce obecného (*Capreolus capreolus*). Druhý princip souvisí s nároky na energii – kvůli zvýšené spotřebě energie potřebné na termoregulaci musí některé druhy naopak omezit nadměrný pohyb, aby příjem a výdej energie zůstal v rovnováze, jako je tomu např. u losa evropského (*Alces alces*) (VAN BEEST ET AL. 2011).

Změnou prostorové aktivity v průběhu roku se přizpůsobují měnícím se podmínkám i bobři. Z výše uvedeného je jim bližší druhý princip, tedy

zmenšování rozsahu prostorové aktivity v zimním období z důvodu zaměření se na vyvážený příjem a výdej energie (NOVAKOWSKI 1966, LANCIA ET AL. 1982).

Bobři se již v průběhu podzimu aktivně připravují na nepříznivé období roku (NOVAKOWSKI 1966) – bobří aktivita a tedy i velikost domovského okrsku je proto v tomto období vázána především na shánění potravy a tvorbu zásob (jednak ve formě zvyšování vrstvy podkožního tuku, ale také nahlodáváním stojících stromů či hromaděním větví menších průměrů a jejich zapichováním do dna v blízkosti vstupů do nor či hradů). Na velikost domovských okrsků má proto v tomto období přímý vliv i heterogenita prostředí (SVENDSEN 1980, NOLET & ROSELL 1994) – s rostoucí heterogenitou prostředí rostou i prostorové nároky na získávání potřebného množství a druhu potravy.

V průběhu zimního období zpravidla dochází ke zmenšení rozsahu využívaného území. NOLET & ROSELL (1994) popsali pozitivní korelaci mezi denními teplotami a vzdálenostmi, které bobři po dobu své denní aktivity urazili. Důvodem je výše zmíněná minimalizace energetických výdajů. Za velmi chladných dní se bobři zdržují jen v blízkém okolí svého obydlí a využívají nashromážděných potravních zásob (WILSSON 1971). V místech, kde vodní hladina zamrzá, jsou bobři na své potravní zásoby zcela odkázáni (WHEATLEY 1997a). ALEKSIUK & COWAN (1969) zmiňují, že toto omezení není stejné v rámci celého areálu rozšíření bobra, bobři v teplejších oblastech nižších zeměpisných šířek nevykazují tak striktní omezení aktivity jako bobři v arktických oblastech.

Na jaře velikost domovských okrsků narůstá, což velmi úzce souvisí s obranou a hájením území před mladými dispergujícími jedinci z okolních rodin (ROSELL & NOLET 1997, ROSELL ET AL. 1998). V jarním období subadultní jedinci podnikají krátké výpravy do okolí svého původního teritoria (HODGDON & LANCIA 1983, MCNEW & WOOLF 2005, BLOOMQUIST & NIELSEN 2010) a teprve poté dispergují. Dochází tak ke zvýšené aktivitě v okolí hranic, přičemž snahou rezidentních bobrů je udržet si co největší možné území.

Léto je pak jediným obdobím, kdy se může výrazněji lišit aktivita samců a samic (HERR & ROSELL 2004) – v letním období tráví samice více času s mláďaty v okolí jejich obydlí, proto se nevydávají tak daleko od centra teritoria jako samci (WILSSON 1971). Díky široké nabídce potravy je léto obdobím největší hojnosti

Pro zajištění dlouhodobé existence musí bobři obývat tak velké území, aby v něm měli zajištěno dostatečné množství potřebných zdrojů. Velikost domovských okrsků se proto může lišit v závislosti na typu prostředí. WHEATLEY (1997b) popisuje, že domovské okrsky vyskytující se na velkých řekách jsou podstatně větší než domovské okrsky na drobných říčních systémech. Na větších řekách nemají bobři možnost budovat hráze (kvůli velké šířce i hloubce toku a rychlému proudění vody), potřebnou velikost území si proto musí zajistit expanzí do délky. Tam, kde bobři budují hráze a zaplavují přilehlé okolí vodních toků, expanzí do šířky uměle zvyšují úživnost lokality (KROJEROVÁ-PROKEŠOVÁ ET AL. 2010). Tento typ domovských okrsků poskytuje bobrům rovněž i větší bezpečí, neboť nadržaná voda a rozlivy jsou účinným antipredačním opatřením (FRYXELL & DOUCET 1991).

Návrat a ochrana bobra evropského

Původní populace bobra evropského byla na území Čech a Moravy vyhubena v první polovině 18. století (ŠAFÁŘ 2002). Na přelomu 19. a 20. století byli bobři téměř vyhubeni i ve zbylé části Evropy. Pronásledování byli z důvodu lovu pro maso, kožešinu či vysoce ceněné kastoreum, dále také kvůli ochraně majetku, především rybníčních hrází. Pokles jejich počtu způsobovalo i ubývání přirozených biotopů a jejich přeměna vlivem mnohdy necitlivých zásahů ze strany člověka (HOŠEK 1978, BAKER & HILL 2003). V celé Evropě na přelomu 19. a 20. století přeživalo odhadem 1 200 jedinců bobra evropského v několika oddělených refugiiích (LAVROV 1981). Na počátku 20. století došlo k výrazné změně v oblasti ochrany přírody, v mnoha státech začal být postupně chráněn druh jako takový i jeho biotop a bobří populace se znovu rozrostla.

Po mnohaleté absenci se tak bobři v průběhu 20. století začali postupně navracet na místa svého původního výskytu (BAKER & HILL 2003, HALLEY ET AL. 2012). Kromě labských bobrů, kteří jako jediní pocházejí z autochtonní populace zachované v okolí německého Magdeburku (ŠAFÁŘ 2002, VOREL ET AL. 2012), se k nám bobři dostali díky úspěšným reintrodukčním programům realizovaným ve druhé polovině 20. století v okolních zemích, v Rakousku (KOLLAR & SEITER 1990), Německu (ZAHNER 1997) a Polsku (DZIECIOŁOWSKI & GOŹDZIEWSKI 1999),

První novodobý výskyt bobra na našem území byl zaznamenán v roce 1967, kdy byl na říčce Kamenice u Hřenska ubit mladý dispergující jedinec (BENDA & ŠUTERA 1996). První trvalé osídlení bylo zaznamenáno ve druhé polovině 70. let na jižní Moravě (MIKULICA 1974, ŠAFÁŘ 2002). Od té doby začala bobří populace postupně narůstat. Několik jedinců bylo v 90. letech vypuštěno v rámci repatriačního programu i u nás, na území chráněné krajinné oblasti Litovelské Pomoraví (LEHKÝ & PRAŽÁK 1998, VOREL & KOSTKAN 2005).

Na počátku 90. let byl odhadován počet bobrů na našem území v rozmezí 50–100 jedinců (ŠAFÁŘ 2002), po patnácti letech byla velikost bobří populace odhadována na 1 300–1 500 jedinců (VOREL ET AL. 2008) a v současné době u nás žije odhadem 6 000–6 500 jedinců (VOREL ET AL. 2016). Díky postupnému znovuosídlování našeho území zde existují jak místa se stabilním bobřím osídlením, kde se bobři usadili před více než dvaceti lety, tak i místa, kde bobří osídlení teprve vzniká (VOREL ET AL. 2012).

Protože bobra se v minulosti na našem území nevyskytoval, nebyl důvod k jeho ochraně. Například zákon č. 40/1956 Sb., o státní ochraně přírody ani vyhláška ministerstva školství a kultury č. 80/1965 Sb., o ochraně volně žijících živočichů, bobra vůbec nezmiňují. Teprve v zákoně č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny a ve vyhlášce č. 395/1992 Sb. k provádění tohoto zákona, byl bobra zařazen mezi zvláště chráněné živočichy, do kategorie kriticky ohrožený druh. S novelou č. 175/2006 Sb. již zmíněné vyhlášky byl bobra přeřazen do kategorie silně ohrožený druh.

Bobra evropský je také uveden ve směrnici Rady Evropských společenství č. 92/43/EEC, o ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin, v příloze č. II (jako druh vyžadující vyhlášení zvláštní územní ochrany) a v příloze č. IV (jako druh vyžadující přísnou ochranu). Tato směrnice se pro Českou republiku stala závaznou při vstupu do Evropské unie.

Bobra je dále zahrnut v příloze č. III Úmluvy o ochraně evropské fauny a flóry (Bernská úmluva) z roku 1979. V Červeném seznamu mezinárodní unie pro ochranu přírody (IUCN) je bobra popisován jako druh téměř ohrožený, v Červeném seznamu České republiky jako druh zranitelný.

V minulých letech byl pro bobra evropského vypracován Program péče (VOREL ET AL. 2013), jehož cílem je zajistit existenci životaschopné populace bobra

na našem území a současně snížit socioekonomické dopady jeho výskytu. Území České republiky bylo rozděleno do tří zón diferencované ochrany bobra. Dlouhodobá existence bobra na území ČR by měla být trvale zajištěna v zóně A, která je převážně tvořena evropsky významnými lokalitami (EVL), kde je bobr evropský předmětem ochrany. Jedná se o stabilní populace nacházející se v severních a západních Čechách a na jižní a střední Moravě. Tato zóna pokrývá přibližně 1,2 % rozlohy České republiky. Protikladem zóny A je zóna C, ve které není přítomnost bobra žádoucí z důvodu rizika ohrožení vodních staveb, tj. hrází rybníků a vodních nádrží. Tato zóna o rozloze 13,3 % území České republiky se nachází v oblasti jihočeských rybníčných soustav. Případné zjištěné bobří osídlení by v této oblasti mělo být neprodleně eliminováno. Zbylé území (tj. 85,5 % rozlohy České republiky) spadá do tzv. zóny B, která není primárně určena pro rozvoj a ochranu bobří populace, ale kde by mělo být zajištěno migrační propojení mezi jednotlivým prioritními zónami A a zároveň by zde neměla být kvůli přítomnosti bobra nijak výrazně omezována lidská činnost (VOREL ET AL. 2013).

Charakteristika vybraných ekosystémů

V rámci souboru odborných vědeckých článků [1], [2], [3], [MS] a chystaného manuskriptu [PREP], na základě kterých vznikla tato práce, bylo studováno prostorové a potravní chování bobrů ve třech různých ekosystémech. Pro bližší představu o každém typu prostředí je zde uvedena jeho stručná charakteristika. Jednotlivá zájmová území se mezi sebou lišila jak místními klimatickými podmínkami, charakterem a režimem vodních toků, složením břehových porostů, tak i způsobem hospodaření člověka v krajině.

Podhorské vodní toky

Ekosystém podhorských vodních toků se nachází převážně v západních a jihozápadních Čechách, v oblasti Českého lesa a v podhůří Šumavy, ale také v severních Čechách, ve Šluknovském výběžku. Podhorské vodní toky jsou úzké, s velkým podélným sklonem a rychle proudící vodou. Protékají mozaikou smrkových monokultur a pastvin, krajina je lidmi obydlena jen řídko a působení člověka na krajinu, zejména na pás břehové vegetace podél vodních toků zde nedosahuje takových rozměrů, jako v dalších dvou ekosystémech. V průběhu roku nedochází na tocích k výraznému kolísání vodní hladiny. V břehovém pásmu se nejčastěji vyskytují olše (*Alnus* spp.), smrky (*Picea* spp.) a břízy (*Betula* spp.), zastoupeny jsou zde i vrby (*Salix* spp.), topoly (*Populus* spp.), javory (*Acer* spp.) a v menší míře také lísky (*Corylus* spp.), bezy (*Sambucus* spp.) či jilmy (*Ulmus* spp.).

Bobři na těchto drobných vodních tocích velmi často budují hráze, mnohdy i několik v rámci jedné rodiny. Jejich vlivem pak dochází ke zpomalení rychlosti proudění vody, zvýšení hloubky toku, rozlivu vody do okolní krajiny a jejímu zaplavení. Díky této bobří aktivitě zde vznikají četné mokřady s vysokou biodiverzitou.

Nivy velkých řek

Okolí velkých řek, jakými jsou například Labe nebo Berounka, je člověkem značně ovlivněno. Nachází se zde velké procento zastavěné plochy, od rodinných domů s oplocenými zahradami po rušné komunikace a průmyslové objekty. Nejvýrazněji je ovlivněno okolí Labe. Úzký břehový pás zůstává bez výraznějšího využití zejména díky častému kolísání vodní hladiny v průběhu roku. V břehovém pásmu, který je místy tvořen fragmenty lužních lesů, dominují vrby (*Salix* spp.), ale vykytují

se zde také topoly (*Populus* spp.), a menší zastoupení zde mají olše (*Alnus* spp.), javory (*Acer* spp.), jasanů (*Fraxinus* spp.) či jilmy (*Ulmus* spp.) a lísky (*Corylus* spp.). Šířka ani rychlost proudění vody v tocích zde bobrům neumožňuje stavbu hrází.

Síť umělých i přirozených vodních toků lužních lesů

Třetím ekosystémem je síť umělých kanálů a přirozených vodních toků na soutoku řek Moravy a Dyje, která se rozkládá v rozsáhlém území lužních lesů na jižní Moravě a také v hanácké oblasti v okolí Olomouce. Voda v umělých kanálech proudí pomaleji, na rozdíl od širších toků Moravy či Dyje. Činnost člověka je zde velmi intenzivní, zaměřená na produkční hospodářské lesy a zemědělství. Porosty vzrostlých javorů (*Acer* spp.), jasanů (*Fraxinus* spp.), jilmů (*Ulmus* spp.) či dubů (*Quercus* spp.) mnohde zasahují až na břehovou linii. Břehové porosty jsou dále tvořeny vrbami (*Salix* spp.), topoly (*Populus* spp.), lípami (*Tilia* spp.), trnkami (*Prunus* spp.) a dalšími listnatými dřevinami. Na menších vodních tocích zde bobři místy staví hráze.

Výzkum potravní aktivity bobrů (tj. mapování zimních pobytových známek) probíhal v sedmi evropsky významných lokalitách, kde je bobr evropský předmětem ochrany. Jedná se o stabilní populace, kde se bobři vyskytují už mnoho let:

- EVL Kateřinský a Nivní potok CZ0323151 (zde označována také jako Český les (CL)),
- EVL Labské údolí CZ0424111 (zde označována také jako Labe (LA)),
- EVL Niva Dyje CZ0624099 (ND),
- EVL Soutok-Podluží CZ0624119 (SP),
- EVL Strážnická Morava CZ0624068 (zde označována také jako Strážnicko (ST)),
- EVL Litovelské Pomoraví CZ0711018 (LP),
- EVL Morava – Chropyňský luh CZ0714085 (CH).

Výzkum prostorové aktivity bobrů se uskutečnil na lokalitách v Českém lese, na Labi, v Nivě Dyje a v oblasti Soutok-Podluží, kde jsme v letech 2006 až 2010 radiotelemetrovali vysílačkou označené jedince. Na stejných lokalitách jsme v roce telemetrie i v roce předcházejícím mapovali zimní pobytové známky a v letních měsících složení břehových porostů.

Pro studium expandujících populací jsme se věnovali radiotelemetrii na lokalitách, které byly osídleny jen krátce, ale v průběhu minimálně jedné předcházející zimy. Jednalo se o oblast Šluknovského výběžku, řeky Berounky a drobných toků i Vltavy v podhůří Šumavy. Na stejných lokalitách jsme zaznamenali i zimní potravní aktivitu v roce radiotelemetrie a složení břehových porostů.

Sezónní proměnlivost velikosti domovských okrsků

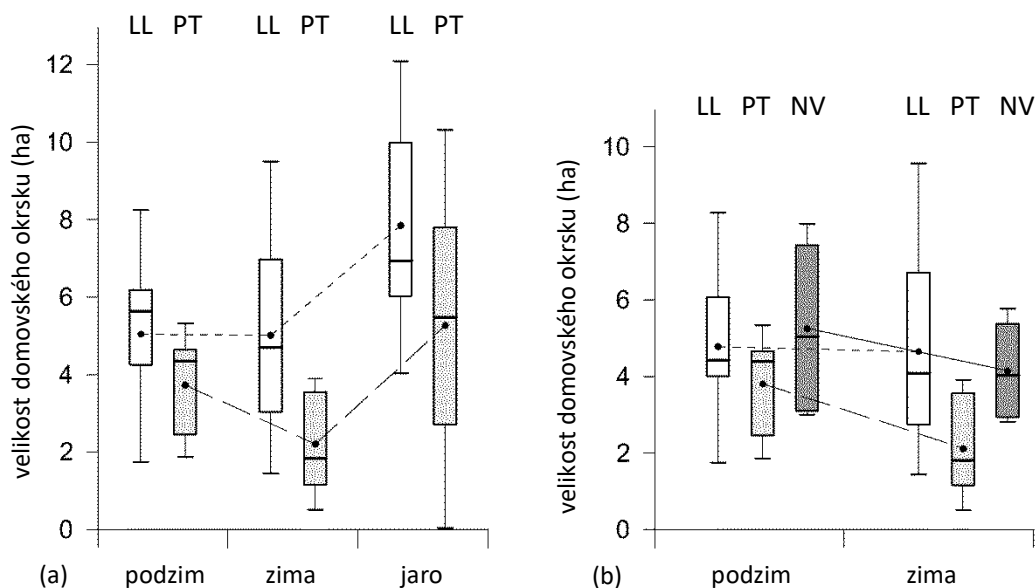
Sezónními velikostmi domovských okrsků v různých typech prostředí se zabývá článek [1] (Seasonal variation in the home range size of the Eurasian beaver: do patterns vary across habitats?).

V naší práci [1] jsme prostorovou aktivitu zkoumali ve třech různých typech prostředí, jejichž odlišnost spočívá v různých klimatických podmínkách, vodním režimu, ale i v lišícím se způsobu obhospodařování krajiny. Vždy se však jednalo o lokality s dlouhodobě stabilním osídlením bobra evropského (VOREL ET AL. 2012, BARTÁK ET AL. 2013). První oblastí byly jihomoravské lužní lesy se spleťovou sítí umělých i přirozených vodních toků. Druhou oblastí pak neregulovaný úsek řeky Labe v severních Čechách s úzkou říční nivou a fragmenty lužních lesů obklopenými průmyslovými objekty a infrastrukturou. Třetí oblast tvořily drobné podhorské vodní toky v západních Čechách protékající převážně monokulturními smrčínami a pastvinami s mozaikovitě se vyskytujícími pásy listnatých břehových porostů. Předpokládali jsme, že bobři budou vykazovat odlišnou prostorovou aktivitu v průběhu roku, a že tento sezónní vzorec chování bude ve sledovaných typech prostředí podobný.

Radiotelemetrie probíhala v letech 2006 až 2010 vždy od začátku podzimu do konce jara, celkem jsme sledovali 33 jedinců. Zaznamenávali jsme jednotlivé lokace jakožto polohu daného jedince na středové linii vodního toku. Protože všechny toky ve sledovaných lokalitách měly liniový charakter a vzdálenost, na kterou se bobři vydávají směrem od toku, je zanedbatelná ve srovnání s využívanou délkou toku (JENKINS 1980, NOLET ET AL. 1994, VOREL ET AL. nepubl. data), nebyla zjišťována kolmá vzdálenost radiotelemetrovaných jedinců od středové linie vodního toku. Celkem jsme zaznamenali 5 151 lokací.

Abychom vyloučili autokorelaci dat, analyzovali jsme jen lokace s minimálně dvouhodinovým rozestupem. Domovský okrsek (HR_{95}) jsme následně zkonstruovali na základě součtu plochy 20m pásů podél obou břehových linií v rozsahu 95% množství lokací (krajních 5 % nebylo do následných analýz zahrnuto). Dále jsme vyloučili závislost velikosti domovských okrsků na odlišných zimních teplotách naměřených v jednotlivých zimách, kdy probíhala telemetrie. K následným analýzám velikostí domovských okrsků byly použity generalizované lineární mixované modely (GLMM). Jako faktory, které by mohly mít vliv na velikost

domovských okrsků, jsme do modelu zahrnuli typ prostředí, roční období, věk a pohlaví jedinců. Zjišťovali jsme sezónní změny velikosti domovských okrsků ve třech po sobě jdoucích sezónách (podzim-zima-jaro) na podhorských tocích a na umělých i přirozených kanálech lužních lesů (obrázek 1a), ve třetím typu prostředí nebyly k dispozici jarní lokace. Dále jsme sledovali sezónní změny mezi podzimem a zimou ve všech třech zájmových ekosystémech (obrázek 1b).



Obrázek 1: Porovnání sezónních velikostí domovských okrsků (HR_{95}) v různých typech prostředí: ve třech po sobě jdoucích sezónách v síti umělých i přirozených vodních toků lužních lesů a na podhorských vodních tocích (a); ve dvou po sobě jdoucích sezónách ve všech třech typech prostředí (b) (LL – síť umělých i přirozených vodních toků lužních lesů, PT – podhorské vodní toky, NV – nívy velkých řek).

Naše výsledky ukázaly, že nejmenší domovské okrsky se nacházely na drobných podhorských tocích, na kterých bobři ve velké míře budovali hráze. Naopak největší domovské okrsky jsme zaznamenali na velkých tocích. Dalším významným výstupem [1] je zjištění, že velikost domovských okrsků bobra evropského se v ekosystémech střední Evropy v průběhu roku podstatně mění – nejmenší velikosti domovských okrsků jsme zaznamenali v zimním období, naopak největší na jaře. Sezónní proměnlivost velikostí domovských okrsků jsme zdokumentovali v různých typech prostředí.

Z hlediska sezonality je dobré zmínit, že na přelomu zimy a jara může dočasně docházet k překryvu domovských okrsků. Subadultní jedinci v tomto období prozkoumávají blízké okolí svého původního domovského okrsku v rámci příprav

na vlastní disperzi (BLOOMQUIST ET AL. 2012). Ačkoliv se v případě **[1]** jednalo o saturované populace s vysokou populační hustotou, zaznamenali jsme v průběhu celého radiotelemetrického sledování vysílačkou označených jedinců pouze jeden překryv domovských okrsků (HR_{95}), a to právě v jarním období.

Stejně jako popisují HERR & ROSELL (2004), jsme i my v rámci **[1]** prokázali, že neexistují žádné výrazné rozdíly v prostorové aktivitě, tedy ve velikosti domovských okrsků, mezi dospělými a nedospělými jedinci, ani mezi samci a samicemi. I toto platilo ve všech typech prostředí.

Na Labi jsme došli k dalšímu zajímavému poznatku (nad rámec **[1]**). Na velikost domovských okrsků nemělo vliv ani časté kolísání vodní hladiny v důsledku povodní. V průběhu období, kdy probíhala radiotelemetrie, celkem čtyřikrát výrazněji stoupla hladina Labe (dle údajů hydrologické stanice Děčín) – dvakrát byl překročen stav 4 m, jednou 5 m a jednou dokonce 7 m, přičemž běžný stav se pohybuje v rozmezí 1,5–2 m. V době zvýšených průtoků jsme nepozorovali žádné nestandardní prostorové chování bobrů.

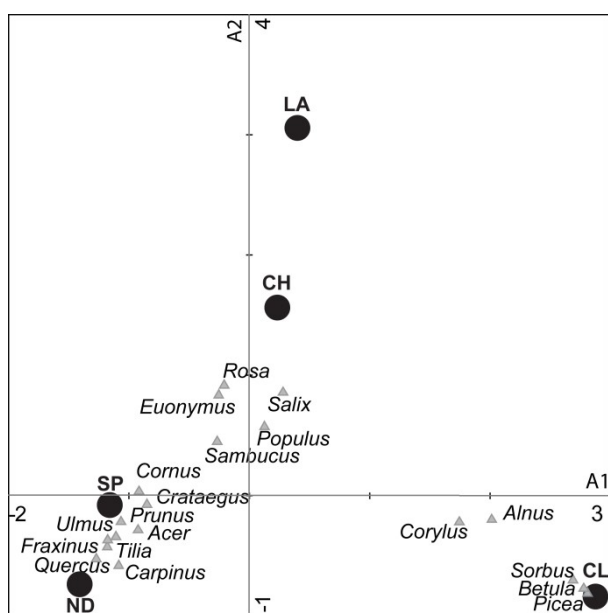
Potravní chování bobra evropského

Potravní nabídkou v různých typech prostředí a jejím využitím ze strany bobra se zabývá článek [2] (Beaver foraging behaviour: Seasonal foraging specialization by a choosy generalist herbivore).

Cílem [2] bylo zhodnotit potravní chování bobra s ohledem na odlišnou nabídku potravy v různých typech prostředí. Předpokládali jsme, že pokud jsou bobří potravní oportunisté, bude vždy využívána dominantní dřevina na dané lokalitě. Protože jsme ale zaznamenali vysokou selektivitu dvou rodů dřevin, vrb a topolů, testovali jsme i hypotézu, zda se bobří jakožto potravní generalisté mohou v zimním období dočasně chovat jako specialisté a vyhledávat určité zdroje potravy bez ohledu na jejich dostupnost v různých typech prostředí.

Ve všech sledovaných oblastech jsme v průběhu zimy 2007/2008 zmapovali pobytové známky, které vznikly během podzimu 2007 a zimy 2007/2008. Vždy jsme zaevidovali jejich polohu, množství, a u pokácených dřevin také jejich průměr a rod dřeviny. Na základě tohoto mapování jsme následně v prostředí ESRI ArcView 3.2 pomocí extenze Kernel Density Estimation vylíšili jednotlivá teritoria. Předpokladem pro další vyhodnocení bylo, že většina z pokácených dřevin byla spotřebována jako potrava. Nebylo možné odlišit, jaké procento bylo uloženo do potravních zásobáren nebo použito na stavbu obydlí či hrází. Je však známo, že stavební materiál bobří částečně zužitkovávají i potravně. Na stejných lokalitách, na kterých jsme mapovali pobytové známky, jsme rovněž popsali složení břehových porostů. Na každém 50m úseku jsme zaznamenávali všechny dřevinné rody vyskytující se v 10m pásu podél vodního toku (v souladu s tvrzením uvedeném v NOLET ET AL. (1994), že většina bobří aktivity se odehrává v tomto pásu). Získali jsme tak reálnou představu o pokryvnosti břehového porostu jednotlivými rody dřevin, a to v kategoriích do 5 %, 5–40 % a nad 40 % v každém mapovaném segmentu o velikosti 50×10 m. Ze všech těchto segmentů byly náhodně vybrány segmenty tak, aby byla zajištěna jejich nezávislost. Odlišnost mezi jednotlivými oblastmi, resp. ekosystémy, byla potvrzena kanonickou korespondenční analýzou (CCA), viz obrázek 2. Nabídku potravních zdrojů jsme porovnali s jejich využitím a na základě preferenčních indexů (JACOBS 1974, MANLY ET AL. 2002) jsme stanovili, zda je v dané oblasti konkrétní rod dřeviny preferován či naopak odmítán.

V rámci [2] jsme sledovali potravní chování bobrů ve 110 teritoriích, která se nacházela v pěti různých oblastech se třemi odlišnými typy prostředí (podhorskými vodními toky, nivami velkých řek, sítí umělých kanálů a přirozených vodních toků lužního lesa, detailněji jsou jednotlivé ekosystémy popsány v kapitole Charakteristika vybraných ekosystémů). V průběhu podzimu a zimy bylo v těchto vylišených 110 teritoriích zaznamenáno potravní chování 400–500 jedinců. Průměrný počet 4–5 jedinců na rodinu vychází ze studií ŽUROWSKI & KASPERCZYK 1986, ROSELL & PARKER 1995, CAMPBELL ET AL. 2005 a také z dalších výzkumů uskutečněných přímo na těchto lokalitách (VOREL ET AL. nepubl. data). Ačkoliv mohou existovat odlišnosti v potravním chování na úrovni jedinců (BOLNICK ET AL. 2003, EGAS ET AL. 2005), definovali jsme potravní chování bobra v různých typech prostředí [2].



Obrázek 2: Kanonická korespondenční analýza (CCA) znázorňující odlišnost potravní nabídky mezi jednotlivými pěti zájmovými oblastmi (černé body) (LA – Labské údolí, CH – Chropýňský luh, ND – Niva Dyje, SP – Soutok-Podluží, CL – Český les). Trojúhelníky představují rody dřevin. Obrázek ukazuje projekci dat s využitím dvou os s nejvyššími vysvětlujícími hodnotami (A1 a A2). Rozdělení oblastí do tří skupin na základě relativního počtu přítomných dřevin odpovídá třem různým typům prostředí (LA a CH – niva velkých řek, SP a ND – síť umělých i přirozených vodních toků lužních lesů, CL – podhorské vodní toky).

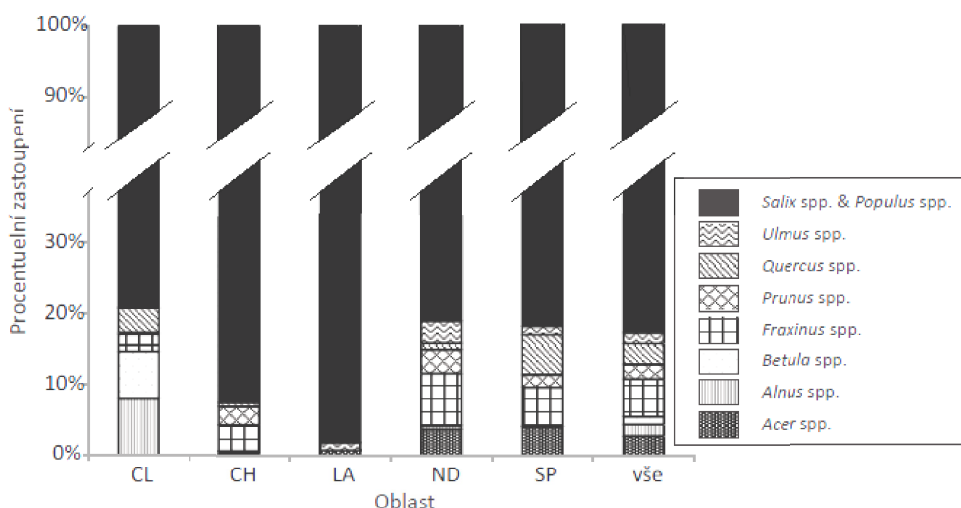
V okolí drobných podhorských vodních toků dominovaly olše (*Alnus* spp.), smrky (*Picea* spp.), břízy (*Betula* spp.) a vrby (*Salix* spp.), bobrem nejvíce vyhledávané byly topoly (*Populus* spp.) a vrby (*Salix* spp.), viz obrázek 3. Potravní chování bobrů není proto možné v tomto typu prostředí popsat jako oportunistické, neboť dominantní dřevina, olše, zde na základě preferenčních indexů vyšla dokonce jako odmítaná. Naopak jako pozitivně selektované dřeviny se zde ukázaly hlohy (*Crataegus* spp.), lísky (*Corylus* spp.) a jeřáby (*Sorbus* spp.), nicméně jejich zastoupení bylo minimální. Břehové porosty zde byly mozaikovitě rozloženy mezi smrkovými monokulturami a extenzivními pastvinami, bobrem selektované dřeviny se vyskytovaly spíše shlukovitě a právě v těchto agregacích vznikala teritoria.

Zcela jiná byla potravní nabídka v nivě velké řeky, kde v břehových porostech dominovaly vrby roztroušené po celé délce toku, v některých místech nahloučené. Menší zastoupení v nabídce měly topoly a ještě menší pak olše, jilmy (*Ulmus* spp.) a javory (*Acer* spp.). Vyhledávanými dřevinami zde byly opět vrby, a pak topoly, viz obrázek 3, ostatní dřeviny byly konzumovány jen minimálně, s výjimkou lísky (*Corylus* spp.), u které byla i přes své minimální zastoupení v břehových porostech zaznamenána stejně jako v předešlém typu prostředí pozitivní selekce.

V lužních lesích byla nabídka dřevin daleko pestřejší než v předchozích dvou typech prostředí. Kromě častého výskytu vrb a topolů se zde ve větší míře nacházely i jasany (*Fraxinus* spp.), javory a duby (*Quercus* spp.), nezanedbatelné bylo i množství olší, jilmů, hlohů, lip (*Tilia* spp.), svídy (*Cornus* spp.), bezů (*Sambucus* spp.) a dřevin rodu *Prunus*. I zde patřily mezi hojně vyhledávané dřeviny vrby a topoly, v menší míře pak také javory, jasany, duby a dřeviny rodu *Prunus*, viz obrázek 3. Břehový pás zde byl hodně ovlivněn hospodářskou činností, kdy porosty produkčních dřevin (javorů, jasanů, dubů či lip) mnohde zasahovaly až na břehovou linii a výskyt dřevin měkkého luhu (tj. preferovaných vrb a topolů), zde byl proto potlačen. Bobři proto hojně konzumovali i zmíněné hospodářské dřeviny.

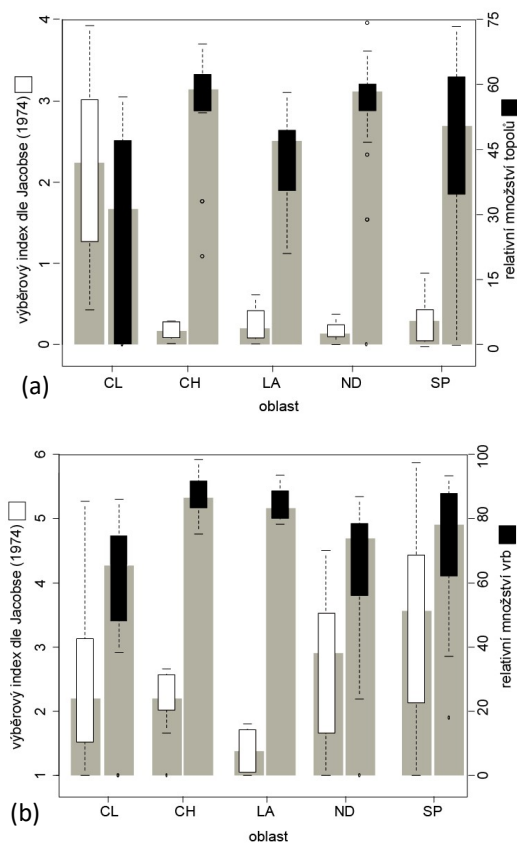
Kromě dominantní konzumace vrb a topolů (jejichž využití dosahovalo v součtu 78–94 %) a u kterých byla zaznamenána i pozitivní selekce ve všech třech typech prostředí (obrázek 4), byla ještě ve dvou ekosystémech zaznamenána pozitivní selekce hlohy a lísky, a to i přes jejich minimální zastoupení. Pozitivní selekce byla ještě zaznamenána v jedné oblasti u jeřábu a dřevin rodu *Prunus* (tzn. trnek, třešň, slivoní, střemchy apod.). Na základě našich výsledků můžeme říci, že bobři

ve všech studovaných ekosystémech preferovali vrby a topoly. A příležitostně pak existovala pozitivní selekce i několika dalších druhů, které se však v daných oblastech vyskytovaly méně často.



Obrázek 3: Procentuelní zastoupení všech bobry využívaných rodů dřevin v jednotlivých zájmových oblastech (LA – Labské údolí, CH – Chropýňský luh, ND – Niva Dyje, SP – Soutok-Podluží, CL – Český les). Zahrnutý jsou jen dřeviny, jejichž podíl využití překročil 1 %. Preferované vrby a topoly jsou sloučeny do jedné společné kategorie. Proporce je znázorněna pro jednotlivé zájmové oblasti, odpovídající třem definovaným typům prostředí (LA a CH – niva velkých řek, SP a ND – síť umělých i přirozených vodních toků lužních lesů, CL – podhorské vodní toky).

Západočeské lokality s drobnými podhorskými toky jsou svým charakterem podobné lokalitám na jihu Norska popsáných v práci HAARBERGA & ROSELLA (2006). U nás, stejně jako na norských lokalitách, dominovaly v břehovém porostu olše, ale míra jejich využití bobrem byla nízká. Z hlediska preferencí byly olše zařazeny mezi dřeviny odmítané. Mnoho autorů také popisuje časté využití javorů a jasanů (např. BELOVSKY 1984, HEIDECKE 1989, MÜLLER-SCHWARZE ET AL. 1994). I na lokalitách zkoumaných v rámci [2], byly tyto rody často využívány, avšak z hlediska preferencí byly rovněž častěji odmítány než selektovány. Tento nesoulad s předešlými studiemi může mít svůj původ v malém vzorku předchozích prací, nebo také v nehomogenní distribuci javorů a jasanů na lokalitách.



Obrázek 4: Interakce tlaku na topoly (a) a vrby (b) a jejich dostupnosti v břehových porostech studovaných teritorií. Obrázek ukazuje, že tam, kde je dostatečná nabídka vrby a topolů, je jejich využití (výběrový index dle Jacobse (1974)) nižší oproti lokalitám, kde je těchto preferovaných dřevin méně. S klesající dominancí, kdy se tyto druhy stávají vzácnější, o ně stoupá zájem. Bílé krabicové grafy znázorňují tlak na uvedené dřeviny vyjádřený výběrovým indexem dle Jacobse (1974), černé krabicové grafy znázorňují dostupnost vyjádřenou jako relativní množství dané dřeviny vzhledem k celkové nabídce všech dřevin v oblasti. Šedé sloupce jsou mediány prezentovaných způsobů vyjádření (LA – Labe, CH – Chropynský luh, ND – Niva Dyje, SP – Soutok-Podluží, CL – Český les).

V 98,2 % osídlených teritorií (ve 108 ze 110) se nacházely buď, vrby, topoly nebo obojí. Zdá se tedy, že bobří záměrně obsazují místa, kde tyto pro ně klíčové druhy převládají. Zaznamenali jsme pouze dvě teritoria, ve kterých se nevyskytovaly preferované vrby ani topoly. Přestože to byly lokality s ne zcela vyhovujícími podmínkami, stále umožňovaly bobřím existenci. Z tohoto hlediska by bylo zajímavé dále zkoumat, zda se liší fitness a reprodukční schopnost jedinců na lokalitách optimálních a suboptimálních.

Na lokalitách s nižším zastoupením vrby a topolů jsme nepozorovali, že by bobří přeorientovali svůj zájem na jiný více zastoupený druh. Dle NOVÁKA (1987) jsou

bobři potravní generalisté, kdy zejména v létě konzumují široké spektrum bylin a dřevin. HOLT & KIMBERELL (2007) tvrdí, že jedinci generalizují své potravní chování, pokud nabídka preferovaného zdroje klesá v souvislosti s měnícími se podmínkami prostředí. Toto tvrzení nebylo v rámci [2] prokázáno a bobři se z potravních generalistů dočasně v zimním období stávali specializovanými na vrby a topoly. Navíc s nižší nabídkou těchto dřevin rostla i intenzita selekce, což dokládá eminentní zájem bobrů o tyto dřeviny.

Vztah distribuce potravy a velikosti domovského okrsku

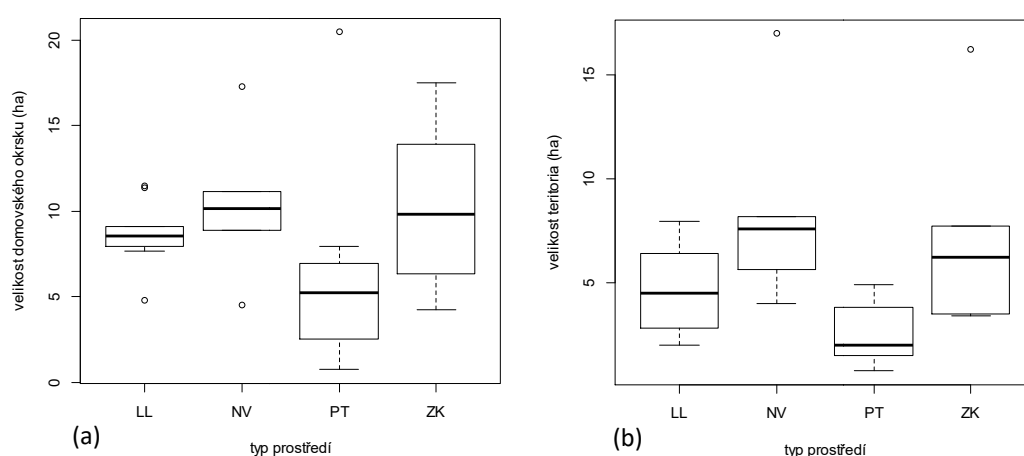
Vztahem distribuce potravy a velikostí domovského okrsku se zabýváme v chystaném manuskriptu **[PREP]** (Food acquisition influences the varying territory size in beavers). Pro potřeby připravovaného manuskriptu byla kromě již známých a definovaných typů prostředí zmíněných v této práci jako další typ popsána ještě zemědělská krajina. Tento typ prostředí se nachází na jižní Moravě v okolí řeky Kyjovky v úseku mezi Hodonínem a Lanžhotem. Jedná se o extrémně chudý habitat, kdy porosty dřevin, zejména javorů (*Acer* spp.), jasanů (*Fraxinus* spp.), vrb (*Salix* spp.), hlohů (*Crataegus* spp.) a dřevin rodu *Prunus*, jsou velmi řídky rozmístěny v úzkém břehovém pásu o šířce jen málokdy překračující 10 m. Na tento břehový pás bezprostředně navazují zemědělsky intenzivně využívaná pole. Voda v toku pomalu proudí a bobří zde nestaví hráze ani si nevytváří potravní zásobárny.

Předpokladem **[PREP]** bylo, že velikosti teritorií se budou v různých typech prostředí lišit s ohledem na dostupnost potravních zdrojů. Dále jsme předpokládali, že hrubá spotřeba biomasy bude mezi oblastmi podobná.

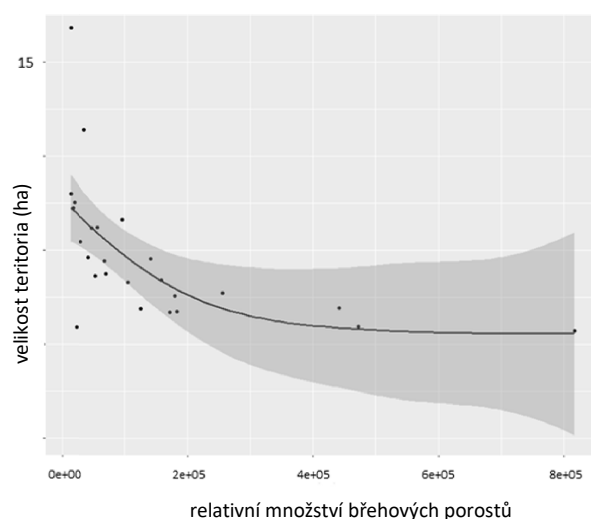
Na jednotlivých lokalitách jsme sbírali radiotelemetrická data a také údaje o nabídce a využití dřevin. Pro stanovení velikostí domovských okrsků a teritorií byla použita radiotelemetrická data 25 jedinců získaná v průběhu podzimu a zimy. Domovský okrsek jsme stanovili jako součet obou 20 m širokých pásů podél vodních toků nacházející se mezi krajními lokacemi (tedy HR_{100}). Teritorium jsme následně extrahovali z domovského okrsku na základě odhadu utilizační distribuce pomocí analýzy jádrového odhadu hustot – bandwidth jsme stanovili pomocí Least-squares-cross-validation (hodnota byla vygenerována prostřednictvím funkce LSCV v programu ArcGIS 3.2). Teritorium jsme vykreslili na hladině 85% pravděpodobnosti, což byla hladina, kde se žádné kernely vzájemně sousedících jedinců nepřekrývaly. V průměru přes 90 % lokací se nacházelo uvnitř teritorií. V domovských okrscích a teritoriích jsme následně hodnotili nabídku a využití dřevin.

Nejen velikosti domovských okrsků, ale i velikosti teritorií se mezi oblastmi výrazně lišily **[PREP]**, viz obrázek 5. Rozsahem nejmenší území bobří využívali na drobných podhorských vodních tocích, naopak největší v zemědělské krajině a v nivě velké řeky, obdobné výsledky popisuje i WHEATLEY (1997b). Variabilita

velikosti teritorií a domovských okrsků v různých typech prostředí může být vysvětlena odlišným složením břehových porostů [2]. Z analýz, které byly pro připravovaný manuskript provedeny, vyplynulo, že tam, kde byla nabídka potravních zdrojů nízká, rostla velikost bobrem využívaného území a naopak, tam, kde byl dostatek potravních zdrojů, stačilo bobrům území podstatně menší (obrázek 6). Relativní množství potravních zdrojů, tedy pokrývnost břehového porostu vztážená na jednotku plochy, se se zvětšováním teritorií snižovala. Ve větších domovských okrscích a teritoriích se tedy nacházelo relativně méně potravních zdrojů než v menších.



Obrázek 5: Velikosti bobřích domovských okrsků (a) a teritorií (b) v různých typech prostředí (LL – síť umělých a přirozených toků lužních lesů, NV – niva velké řeky, PT – podhorský vodní tok, ZK – zemědělská krajina).



Obrázek 6: Vztah relativního množství porostů (pokrývnost listnatých dřevin vztáženého na jednotku plochy) a velikosti teritoria.

V chudších oblastech (tj. v zemědělské krajině a v nivách velkých řek), kde jsou potravní zdroje více rozptýleny, museli bobři prodlužovat svá teritoria, aby si zajistili potřebné množství potravy, obzvláště v kritickém zimním období. A naopak tam, kde jsou potravní zdroje více nahloučené (např. v oblasti podhorských vodních toků), mohla být teritoria menší, protože zde měli bobři na malém území zajištěny zdroje v dostatečném množství i kvalitě.

Nabídka listnatých dřevin uvnitř teritorií se mezi oblastmi lišila jak v množství, tak v druhovém složení. Množství potravy, kterou bobři zkonzumovali v průběhu podzimu a zimy, přepočtené na jednoho jedince, bylo však mezi oblastmi srovnatelné, a to i přes různé početnosti (zjištěné značením a následným pozorováním bobrů) zaznamenané v jednotlivých oblastech. Podstatně menší početnost ($3,00 \pm 1,22$ jedinců na rodinu) jsme zaznamenali v nivě Labe, kdežto v ostatních typech prostředí byla početnost srovnatelná (podhorské toky $5,63 \pm 1,03$, umělé i přirozené toky lužních lesů $5,29 \pm 0,95$ a zemědělská krajina $5,20 \pm 1,92$ jedinců na rodinu).

Teritoria byla bohatší na zdroje v porovnání s domovskými okrsky, uvnitř teritorií se nacházelo prokazatelně více preferovaných dřevin (tj. vrb a topolů) než v okrajových částech domovských okrsků. Naproti tomu nabídka ostatních listnatých dřevin byla v teritoriích a domovských okrscích podobná. Zaznamenali jsme i odlišné velikosti teritorií vzhledem k relativnímu množství vrb – s klesající početností vrb rostla velikost teritorií. V teritoriích jsme rovněž zaznamenali větší míru potravní aktivity než v domovských okrscích.

Vliv rostoucí populační hustoty na velikost domovských okrsků

Studiem rozdílů v prostorové aktivitě mezi jedinci z expandující a saturevané populace jsme se zabývali v manuskriptu **[MS]** (Increasing population density does not always restrict space use by mammals – the beaver as a model species).

Území České republiky bylo bobry postupně znovuosídlováno od 70. let minulého století (ŠAFÁŘ 2002). Bobři se nejprve rozšířili na jižní Moravě, kdy se k nám dostali vlivem sílící reintrodukované populace v Rakousku (KOLLAR & SEITER 1990). Na počátku 90. let byl jejich výskyt zaznamenán i v západních Čechách (kam se šířili bobři z Bavorska (ZAHNER 1997)) a severních Čechách (kam se vraceli bobři ze zachované populace v Sasku-Anhaltsku (ŠAFÁŘ 2002)). Na počátku 90. let byl odhadován počet bobrů na našem území v rozmezí 50–100 jedinců (ŠAFÁŘ 2002), po patnácti letech byla velikost bobří populace odhadována na 1 300–1 500 jedinců (VOREL ET AL. 2008) a v současné době u nás žije odhadem 6 000–6 500 jedinců (VOREL ET AL. 2016).

Díky znovuosídlování našeho území z více různých zdrojů, se zde nachází subpopulace v různém stupni vývoje. Přítomny jsou zde jak expandující populace, kde doba osídlení lokality je krátká a populační růst je stále na vzestupu, tak i starší stabilní nasycené populace s relativně ustáleným prostorovým uspořádáním. V rámci **[MS]** jsme zkoumali populace v různých fázích populačního vývoje ve dvou typech prostředí (na podhorských vodních tocích a v nivách velkých řek). Naším předpokladem bylo, že u expandující populace nebude docházet k omezení velikosti domovských okrsků vlivem vnitrodruhové konkurence, a ty proto budou delší, zatímco v saturevané populaci tomu bude naopak. A dále jsme předpokládali, že toto chování bude podobné v obou typech prostředí.

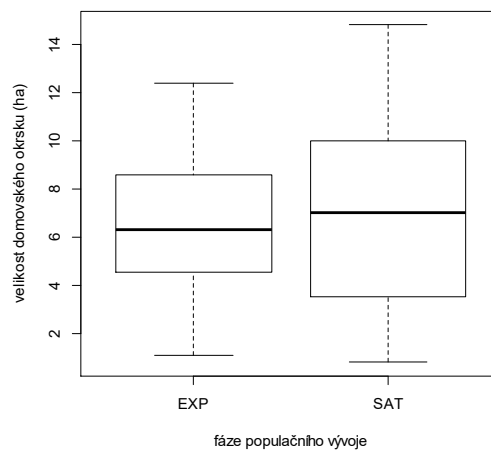
Vliv fáze populačního vývoje na velikost domovských okrsků jsme zjišťovali na základě radiotelemetrie 24 jedinců pocházejících z různých rodin. V expandující populaci, která se nacházela v počátečním stupni svého vývoje, jsme sledovali 11 jedinců, ve stabilní saturevané populaci 13 jedinců. Hodnotili jsme prostorovou aktivitu bobrů v závislosti na distribuci zdrojů potravy potřebných pro úspěšné přezimování. Hypotéza zněla, že s narůstající populační hustotou se bude zmenšovat velikost domovských okrsků (dle OKARMA ET AL. 1998, HERFINDAL ET AL. 2005, BENSON ET AL. 2006, SCHRADIN ET AL. 2010). Dále jsme se zabývali otázkou, zda délka doby osídlení může souviset s ubýváním potravních zdrojů

na lokalitách. Předpoklad byl, že s rostoucí délkou osídlení lokality klesá nabídka potravních zdrojů. Předpokládali jsme také, že pokud kvalita zdrojů nebude v inverzním vztahu k velikosti domovských okrsků, pak jejich velikost poroste díky nižší nabídce potravy. Cílem **[MS]** bylo zaměřit se na období kritické pro úspěšné přezimování a následnou reprodukci, kterým je právě podzimní a zimní období.

Domovské okrsky jsme stanovili jako součet plochy obou 20m břehových pásů podél vodních toků mezi krajními lokacemi (HR_{100}). Kvůli nevyváženému počtu lokací u jednotlivých jedinců jsme následně pro každého z nich náhodně vybrali 40 lokací (což je dle POWELLA (2000) hodnota dostatečná k dobrému určení velikosti domovského okrsku) a na základě rozsahu těchto lokací jsme zkonstruovali domovské okrsky (HR_{40}).

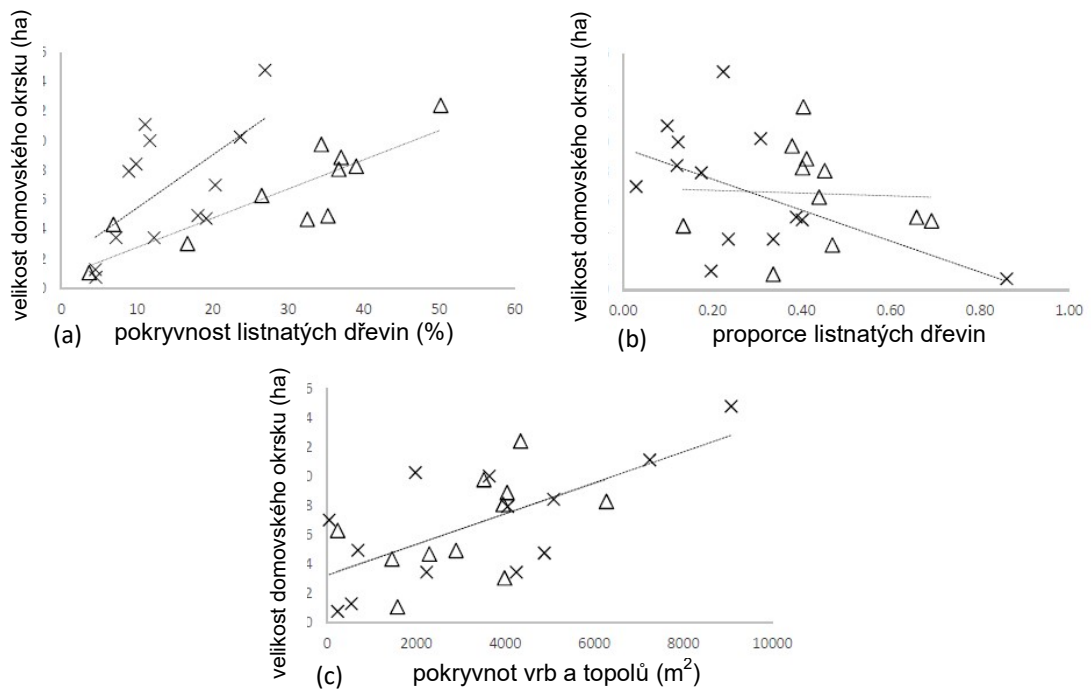
V celém rozsahu okrsků byl z leteckých snímků (© ČÚZK 2015, WMS Ortofoto) vykreslen průmět korun listnatých dřevin v obou 20 m širokých břehových pásích a byla vypočtena jejich plocha. Hlavní složkou potravy bobrů potřebnou pro úspěšné přezimování jsou vrby a topoly, jak je patrné i z **[2]**. Z terénního mapování břehových porostů uskutečněného v rámci **[2]** jsme proto pro další analýzy odvodili množství vrb a topolů v jednotlivých domovských okrscích. Pro každou rodinu, tedy pro každý domovský okrsek, byly zpracovány následující parametry, které měly zásadní význam pro další modelování: fáze populačního vývoje, doba osídlení lokality, pokryvnost listnatých dřevin, proporce listnatých dřevin (tj. pokryvnost vztažená na plochu domovského okrsku) a pokryvnost vrb a topolů. Potvrdili jsme, že věk, pohlaví (obdobně jako v **[1]**) ani váha jedinců neměly na velikost domovských okrsků podstatný vliv.

Naše výsledky ukázaly, že i přesto, že bobří domovské okrsky se nacházely v populacích procházejících dvěma odlišnými fázemi populačního vývoje (expandující a saturovaná populace), jejich velikosti se v průměru nelišily (obrázek 7). V obou vývojových fázích byla zaznamenána značná variabilita velikosti domovských okrsků. Vzdálenost k nejbližším sousedům, kterou jsme použili jako indikátor populační hustoty, nebyla vysvětlující proměnnou výsledné velikosti domovských okrsků, a to ani v interakci s ostatními faktory, kromě množství vrb a topolů. Z modelování dále vyplynulo, že velikost domovských okrsků je závislá na množství a proporcí přítomných listnatých dřevin, ale populační fáze ji nijak zásadně neovlivňuje.

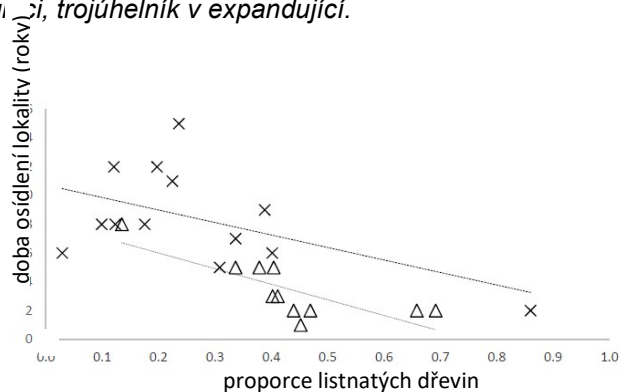


Obrázek 7: Srovnání velikostí domovských okrsků v různých fázích populačního vývoje (EXP – expandující populace, SAT – satureovaná populace).

Uvnitř menších domovských okrsků se nacházelo relativně větší množství potravních zdrojů. S rostoucí velikostí domovských okrsků se zvětšovala i nabídka listnatých dřevin (obrázek 8a); jejich proporce (tedy množství vztažené na jednotku plochy) však s rostoucí velikostí okrsků klesala (obrázek 8b). Nabídka preferovaných dřevin byla uvnitř domovských okrsků expandující a satureované populace srovnatelná (obrázek 8c) a rostla s rostoucí velikostí domovských okrsků. Jediným patrným rozdílem mezi bobřími domovskými okrsky nacházejícími se v různém stupni populačního vývoje bylo, že v expandující populaci se uvnitř domovských okrsků nacházelo celkově větší množství zdrojů (obrázek 8a). Navíc bylo na základě analýzy historických leteckých snímků prokázáno, že s rostoucí dobou osídlení dané lokality klesalo množství a proporce listnatých dřevin (obrázek 9). Proporce, jakožto důležitá vysvětlující proměnná, byla také identifikována CAMPBELLEM ET AL. (2005) či MCCLINTHICEM ET AL. (2014). V obou těchto studiích však došli autoři k rozdílným výsledkům. Vzhledem k tomu, že ve větších okrscích je více potravy než v menších, je evidentní, že s rostoucí velikostí domovského okrsku se potravní zdroje stávají více prostorově heterogenní a shlukovitě rozmístěné. Takto roztrášená distribuce zdrojů může vést ke zvětšování domovských okrsků, dle teorie *Resource Dispersion Hypothesis* (RDH) (MACDONALD 1983).



Obrázek 8: S rostoucí velikostí využívaného území roste nabídka listnatých dřevin uvnitř domovských okrsků (a), jejich proporce klesá (b), nabídka vrb a topolů je v okrscích mezi populacemi v různém stupni vývoje srovnatelná (c); křížek značí domovské okrsky v saturované populaci, trojúhelník v expandující.



Obrázek 9: S rostoucí dobou osídlení klesá proporce listnatých dřevin uvnitř domovského okrsku; křížek značí domovské okrsky v saturované populaci, trojúhelník v expandující.

Podle očekávání jsme v expandující populaci zaznamenali vyšší vzdálenosti mezi sousedícími domovskými okrsky, a tedy nižší populační hustotu, než v populaci saturované. Okrsky na podhorských tocích byly celkově kratší než na velkých řekách, a to jak v populacích expandujících, tak saturovaných. Na velkých řekách bylo s rostoucí dobou osídlení zaznamenáno prodlužování domovských okrsků, na podhorských tocích naopak jejich zkrácení.

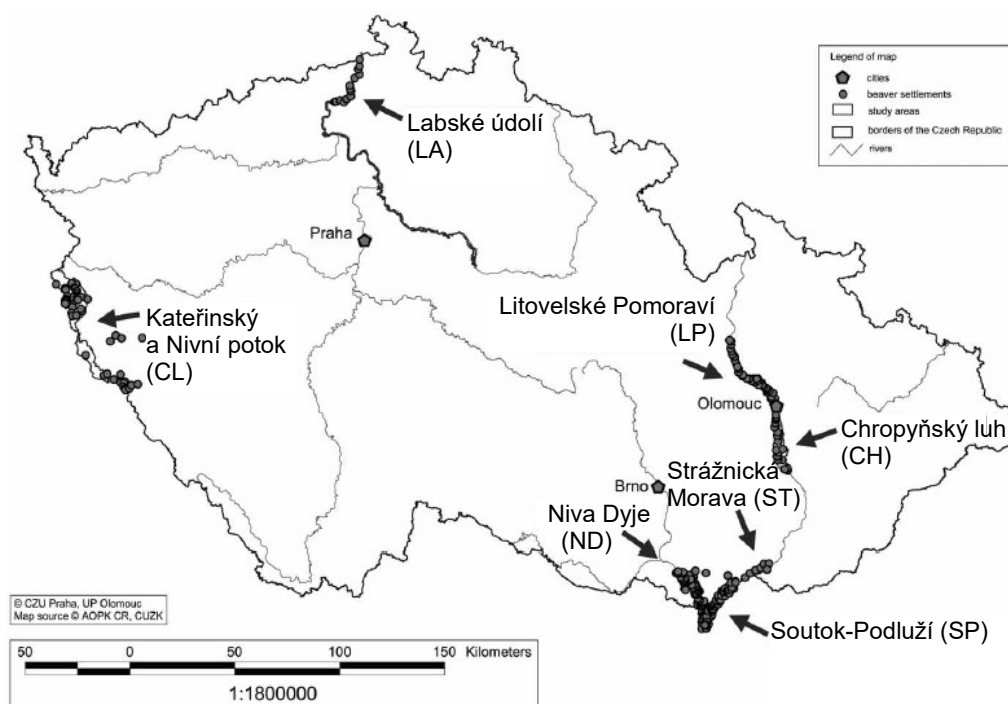
V nasycených populacích jsou dané lokality obývány i několik po sobě jdoucích let a dochází tam k postupnému vyčerpávání potravních zdrojů, kterých bylo v domovských okrscích stabilní populace prokazatelně méně než v případě populací expandujících. Nově osídlované lokality poskytují bobrům různorodou nabídku potravních zdrojů, co se množství i kvality týče, dispergující bobři si proto záměrně vybírají místa pro ně nejvhodnější, podle teorie *ideal despotic distribution* (FRETWELL 1972). Protože velikosti domovských okrsků se v populacích v různém stupni populačního vývoje nelišily, je na místě předpokládat, že bobři již v době osídlování a formování svých domovských okrsků zabírají tak velká území, aby byla pro ně dostatečná i z hlediska dlouhodobého využívání.

Na základě našich výsledků lze tvrdit, že prostorová aktivita není ovlivněna zpětnou vazbou závislou na populační hustotě. Velikost a umístění domovských okrsků záviselo v první řadě na množství a kvalitě dostupných zdrojů, a na prostorových požadavcích jedinců. V průběhu populačního růstu docházelo k postupnému vyčerpávání zdrojů. Se zvyšující se populační hustotou rostl počet rodin v území, přičemž ale nebyly nijak významně omezeny prostorové nároky rodin stávajících. Vzhledem k tomu, že se i v nasycené populaci vyskytovala prázdná místa, která nebyla součástí domovských okrsků, a která by pro nově příchozí byla svou velikostí a nabídkou zdrojů nedostatečná, mohlo docházet k rozšiřování či posunu již stávajících okrsků tak, aby byly pokryty i nové zdroje. V konečném důsledku tak mají bobři zajištěno dostatečné množství zdrojů i z dlouhodobého hlediska, což může přispívat k lepší kondici a konkurenceschopnosti rodin a jedinců.

Monitoring populací bobra evropského v České republice

Základní přehled o lokalitách osídlených bobrem jsme získali prostřednictvím zimního mapování pobytových známek, které probíhalo vždy od ledna do března v letech 2006 a 2007. Výstupem této aktivity byl článek [3] (The Eurasian beaver population monitoring status in the Czech Republic).

Cílem [3] bylo získat přehled o distribuci, populační hustotě a početnosti bobrů v zájmových oblastech. Zaměřili jsme se na sedm evropsky významných lokalit (EVL), kde je bobr evropský vyhlášen jako předmět ochrany (obrázek 10). Na některých lokalitách se bobr vyskytoval již dlouhodobě a populace zde byla blízko bodu saturace, na jiných byla populace teprve ve fázi růstu (tabulka 1). V jednotlivých oblastech byly vylíšeny tři typy prostředí – lužní lesy, zemědělská krajina a podhorské vodní toky. Nivy velkých řek byly v tomto článku zařazeny do kategorie lužního lesa, k jejich diferenciaci jsme přistoupili až později po jeho vydání.



Obrázek 10: Přehled zájmových oblastí.

Tabulka 1: Přehled základních populačních parametrů

Zkratky oblastí: CL – Český les (EVL Kateřinský a Nivní potok), LA – Labské údolí, ST – Strážnická Morava, SP – Soutok-Podluží, ND – Niva Dyje, CH – Morava - Chropýňský luh, LP – Litovelské Pomoraví.

EVL	CL	LA	ST	SP	ND	CH	LP	celkem
Rok osídlení oblasti	1991	1992	1994	1975	1986	1992	1991	
Počet teritorií	47	14	7	71	40	20	40	239
Průměrná délka teritoria (km)	1,28	1,73	2,26	2,01	1,56	1,70	1,84	1,70
Populační hustota (teritorií/km)	0,17	0,29	0,13	0,20	0,21	0,13	0,21	0,19
Odhad počtu jedinců	255	70	35	355	210	105	200	1230
Nabídka vodního prostředí (km)	284,3	48,1	54,1	353,0	186,5	152,7	188,1	1266,8

V každé oblasti jsme mapovali zimní pobytové známky (tj. okusy, obydlí, hráze, pachové značky, zimní zásobárny a další známky bobří aktivity) na všech vodní tocích a plochách v dané oblasti. Každý nález byl lokalizován pomocí GPS souřadnic, kategorizován a kvantifikován. Po převedení získaných dat do prostředí ArcGIS 3.2 jsme s využitím extenze Animal movement vykreslili kernely (dle HOOGE & EICHENLAUB 1997) a sestrojili nad nimi jednotlivá teritoria. Jejich velikost jsme stanovili jako délku středové linie toků. Dále jsme odhadli početnost na základě průměrného počtu pěti jedinců na rodinu (dle CAMPBELL ET AL. 2005) a zjistili populační hustotu v daných oblastech. Celkem jsme zmapovali téměř 1 267 km vodních toků (tj. více než 2 530 km jejich břehů) a vylíšili 246 teritorií, ve kterých odhadem žilo 1 230 jedinců bobra evropského.

Součástí [3] bylo i hodnocení nabídky a využití osmi různých typů vodního prostředí – řek, slepých ramen, umělých kanálů, pískoven, rybníků, potoků, mokřadů a tůní. Potvrdili jsme tvrzení ostatních autorů (např. BAKER & HILL 2003 či BLUZMA 2003), že bobří obývají různé typy vodního prostředí, ale přednost dávají stojatým a pomalu tekoucím vodám. Průměrná délka teritoria (1,7 km) byla v souladu s velikostmi teritorií uváděných jinými autory (např. DAVIS 1984, HEIDECKE 1986 IN FUSTEC ET AL. 2001, NOLET & ROSELL 1994). Zaznamenali jsme populační hustotu v rozmezí od 0,13 do 0,29 teritorií na jeden kilometr vodního toku. Tyto hodnoty se nevymykají běžným populačním hustotám (MÜLLER-SCHWARZE & SCHULTE 1999, BROSCART ET AL. 1989). Ačkoliv předchozí autoři zaznamenali i daleko vyšší hodnoty populačních hustot, v našich podmínkách je dosažení takovýchto hustot spíše nereálné díky intenzivnímu vlivu člověka

na blízké okolí vodních toků, zejména na břehové porosty, ale také na vlastní těleso toku. Porovnali jsme rovněž populační hustotu s dobou, která uplynula od prvního osídlení dané oblasti a nezaznamenali jsme žádný vztah populační hustoty a doby osídlení oblasti. Stejně jako v pozdějších studiích **[1]**, **[MS]** a **[PREP]** se nejkratší teritoria nacházela v podhorských oblastech, nejdelší v zemědělské krajině.

Shrnutí informací o prostorové a potravní aktivitě v různých typech prostředí

Velikosti bobřích domovských okrsků a teritorií evidentně souvisí s nabídkou potravních zdrojů **[PREP]**. Jednotlivé typy prostředí se od sebe výrazně liší nabídkou potravy **[2]**, ale i místními podmínkami a způsobem využití krajiny, proto se liší i velikosti bobřem využívaného území **[1]**, **[3]**, **[MS]**, **[PREP]**. Na zájmových lokalitách jsme v letech 2006 až 2010 získávali radiotelemetrická data a také podrobné údaje o nabídce a využití dřevin.

Variabilita velikosti teritorií a domovských okrsků úzce souvisí s množstvím, kvalitou a distribucí potravy **[2]**, **[3]**, **[MS]**, **[PREP]**, zejména tedy s množstvím a relativní pokryvností listnatých dřevin a s nabídkou preferovaných dřevin – vrb (*Salix* spp.) a topolů (*Populus* spp.) **[PREP]**. A navíc se tyto velikosti výrazně mění v průběhu roku **[1]**. Prostorové uspořádání i složení břehových porostů je důsledkem jak místních klimatických podmínek, tak i způsobem využití krajiny člověkem. V souladu s teorií *resource dispersion hypothesis* (MACDONALD 1983) bylo potvrzeno, že pokud je bobry vyhledávaná potrava v prostoru více rozptýlena, je i prostorová aktivita (tj. rozsahy domovských okrsků a teritorií) větší **[MS]**, **[PREP]**. V potravně chudších oblastech byly zaznamenány celkově větší domovské okrsky a teritoria než v oblastech více úživných **[PREP]**.

Rozsahem nejmenší území bobři využívali na drobných podhorských vodních tocích **[1]**, **[3]**, **[MS]**, **[PREP]**. V tomto typu prostředí se v břehovém pásu drobných toků protékajících mozaikou smrkových monokultur a pastvin místy vyskytují nahlučené skupinky listnatých dřevin s vyšším zastoupením bobřem preferovaných vrb (*Salix* spp.) a topolů (*Populus* spp.), přestože zde jinak dominují olše (*Alnus* spp.) a smrky (*Picea* spp.) **[2]**. Samotná niva toků je bez známek většího využití člověkem. Dobrá potravní nabídka, co se množství i kvality týče, v kombinaci s vhodným charakterem vodního prostředí **[3]** zde proto bobřům umožňuje dlouhodobou existenci na menším území v porovnání s ostatními studovanými ekosystémy, kde jsou potravní zdroje více rozptýleny **[2]**, **[PREP]**. Největší území bobři obývali v místech, kde byly břehové porosty co do druhového složení výrazně chudší a řidší, tj. v nivách velkých řek. Bobři jsou v tomto typu prostředí odkázáni jen na úzký břehový pás vegetace, který je navíc mnohde znatelně ovlivněn lidskou činností. Zvláštním případem je pak prostředí zemědělské krajiny **[PREP]** – v letním období a na začátku podzimu se zde bobři

mohou žít i polními plodinami (např. kukuřicí, slunečnicí apod.), které jsou pěstovány v bezprostřední blízkosti toku. Přes zimu je však většina polí rozorána a bobři se tak musí spolehnout pouze na sporadicky se vyskytující dřeviny v úzkém břehovém pásu. Bobři v takovémto typu krajiny proto musí obhajovat velmi dlouhá území, aby byly v dostatečné míře pokryty jejich nároky.

To, že se nejmenší domovské okrsky nacházely na podhorských vodních tocích **[1]**, **[3]**, **[MS]**, **[PREP]** může souviset se specifickým bobřím chováním – stavbou hrází. Na drobných tocích s vysokým podélným sklonem bobři staví hráze a voda se tak rozlévá do okolní krajiny. Bobři se díky tomuto chování dostávají i k odlehlejším porostům, více vzdáleným od břehové linie, a pro dopravu potravy a stavebního materiálu využívají vodního prostředí. Domovské okrsky bobrů proto nemusí zabírat tak dlouhý úsek vodního toku, jako v jiných oblastech, neboť potřebné zdroje zde mají zajištěné na mnohem kratším úseku expanzí svého území do šířky. I přesto, že byly domovské okrsky a teritoria na drobných podhorských vodních tocích plošně menší než v dalších ekosystémech **[1]**, nacházelo se v nich srovnatelné množství vrb **[MS]**, **[PREP]**, tj. bobrem preferovaných dřevin **[2]**, jako v ostatních typech prostředí. I přes velké odlišnosti v potravní nabídce a typu prostředí je evidentní, že množství zkonsumované biomasy přepočtené na jednoho jedince bylo mezi jednotlivými typy prostředí srovnatelné **[PREP]**. Bobři tedy vykazují obdobné potravní chování nezávisle na typu prostředí a potravní nabídce.

K menším velikostem domovských okrsků v podhorských oblastech **[1]**, **[3]**, **[MS]**, **[PREP]** mohou přispívat ještě další dva aspekty. Jedním z nich je, že na těchto lokalitách panuje celkově chladnější klima. A jak je známo, v chladnějších dnech bobři omezují svou aktivitu (NOLET & ROSELL 1994), proto i rozsah domovských okrsků může být menší. Dalším vysvětlením může být, že zde nedochází k tak výraznému kolísání vodní hladiny jako ve zbývajících oblastech, a proto si zde bobři mohou zakládat potravní zásobárny bez rizika, že jim je rozplaví velká voda. V chladných dnech, kdy mají bobři zvýšené nároky na termoregulaci, jim na drobných podhorských vodních tocích pokrývá energetickou potřebu potrava uložená v zásobárnách. Bobři zde proto nemusí podnikat náročné cesty za potravou, a mohou tak efektivně šetřit svou energii. Na velkých řekách je chování bobrů odlišné – kvůli velké rychlosti proudění vody a častému kolísání vodní hladiny si zde potravní zásobárny zakládají jen ojediněle (VOREL ET AL., nepubl. data). Bobři v tomto typu prostředí proto musí volit jinou strategii

k překonání nepříznivého období roku. I v chladných dnech si zde bobři musí aktivně shánět potravu, proto jsou jejich domovské okrsky a teritoria větší oproti těm na drobných vodních tocích. Tam, kde mají bobři dostatek potravy uvnitř teritoria a kde si tvoří potravní zásobárny, mohou v zimě zredukovat prostorovou aktivitu na minimum. Naopak v místech, kde jsou potravní zdroje více rozptýleny, musí bobři v rámci zajištění základních potřeb cestovat za potravou na delší vzdálenosti. Proto i prostorové nároky bobřů jsou v takových podmínkách větší. Velikost využívaného území ale nemůže v chudých oblastech narůstat do nekonečna, v určitém okamžiku to přestává být pro bobry energeticky výhodné. V takových případech je pak lokalita pro bobra z dlouhodobého hlediska neobyvatelná a dříve nebo později ji bobr opouští.

Sezónní změna velikosti domovských okrsků není závislá na typu prostředí [1]. Nejmenší domovské okrsky jsme zaznamenali v zimním období, naopak největší na jaře. Zmenšování rozsahu domovských okrsků v průběhu zimy, tedy v průběhu nepříznivého období roku, je v souladu s teorií o potřebě zachování energetické rovnováhy příjmů a výdajů (PULLIAM 1974). Protože v tomto období není bobřům k dispozici dostatek kvalitní potravy (byliny bohaté na živiny jsou nedostupné a vodní rostliny se zde vyskytují jen v zanedbatelném množství (KROJEROVÁ-PROKEŠOVÁ ET AL. 2010)), musí bobři energii získávat jen konzumací kůry a lýka dřevin. Teritoria jsou prokazatelně bohatší na zdroje potravy než periferní části domovských okrsků [PREP], a to hlavně z hlediska nabídky preferovaných vrb a topolů. Pro úspěšné přezimování proto bobři mohou omezit svou aktivitu jen na rozsah svých teritorií. Uvnitř teritorií jsme také zaznamenali větší potravní aktivitu než ve zbývajících částech domovských okrsků, 90 % všech okusů se nacházelo právě uvnitř teritorií [PREP], přestože teritoria zabírala průměrně jen 51,8 % rozsahu domovských okrsků.

Na jarní velikost domovských okrsků [1] mohou mít vliv rostoucí denní teploty a zvyšující se nabídka potravy, kdy hned z kraje tohoto období začínají bobři postupně přecházet na bylinnou potravu. Bobři už tak nemusí šetřit energií, jako v chladném zimním období, neboť aktivita v teplejších podmínkách není tak energeticky náročná, a zdroje potravy se stávají dostupnějšími a také úživnějšími. Druhým důvodem větších domovských okrsků v jarním období jsou intenzivní projevy teritoriálního chování. V rámci přípravy na disperzi mladí jedinci prozkoumávají blízké okolí svých původních domovských okrsků. V tomto období také často dochází k soubojům, kdy si domácí bobři musí před mladými

dispergujícími jedinci obhajovat hranice svého území (MÜLLER-SCHWARZE & HECKMAN 1980). V průběhu radiotelemetrie jsme zaznamenali několik průzkumných cest, kdy sledovaný jedinec opustil svůj domovský okrsek a vydal se několik stovek metrů až kilometrů za jeho hranice. Pak se buď tento jedinec vrátil zpět do své původní rodiny, a v souladu s teorií o teritoriálním chování pro daný rok nemohl přispívat k rozmnožování (BEGON ET AL. 1997), nebo svůj původní domovský okrsek opustil a obsadil jiné vhodné místo v blízkém či vzdálenějším okolí. Zaznamenali jsme celkem dva případy, kdy se označený jedinec trvale přesunul na přelomu zimy a jara do jiného teritoria, shodou okolností k dalším radiotelemetricky sledovaným bobrům. Rovněž jsme evidovali tři případy, kdy signál sledovaného jedince zmizel a už se ho nepodařilo i přes velkou snahu dohledat. Mohlo se jednat o situaci, kdy jedinec úspěšně dispergoval na nějakou vzdálenější lokalitu, mohlo ale také jít o ztrátu funkčnosti vysílačky nebo o nelegální odlov. Nejdelší vzdálenost, kterou bobr během jedné noci urazil, byla 13,1 km.

Velikosti domovských okrsků byly srovnatelné, pokud jde o jejich využívání samci a samicemi či mladými a dospělými jedinci **[1]**, **[MS]**, obdobně, jako to popsali HERR & ROSELL (2004). Na prostorovou aktivitu, resp. velikost domovských okrsků a teritorií, tedy nemá věk, váha ani pohlaví jednotlivých jedinců zásadní vliv.

Studium potravních preferencí v místech, kde jsme zároveň zkoumali prostorové nároky bobrů, potvrdilo, že bobři přednostně vyhledávají vrby a topoly **[2]**, a to i v případě, že nejsou na dané lokalitě ve většinovém zastoupení. Dokonce objem potravy, který byl během sledované sezóny zjištěn, byl ze 78–94 % tvořen právě jen vrby a topoly. Naopak, s klesajícím množstvím těchto dřevin v nabídce rostla jejich potravní selekce bobry **[2]**. Tento efekt byl patrný ve všech studovaných typech prostředí. Zajímavým zjištěním bylo, že ačkoliv se množství dostupné potravy lišilo **[2]**, **[PREP]**, relativní množství vrby, tedy jejich množství přepočítané na jednotku plochy, bylo mezi oblastmi v bobrem využívaném území srovnatelné **[PREP]**. Dále jsme prokázali, že příležitostně existuje pozitivní selekce i dalších druhů, které jsou v oblastech méně časté, a to hlohu (*Crataegus* spp.), lísky (*Corylus* spp.), jeřábu (*Sorbus* spp.) a zástupců rodu *Prunus*.

I když vrby a topoly nebyly vždy dominantní dřevinou, byly jednoznačně nejvíce vyhledávané **[2]**. V břehových porostech drobných podhorských vodních toků převažovala olše (*Alnus* spp.) a smrky (*Picea* spp.), které však patřily z hlediska

potravních preferencí mezi dřeviny odmítané. Míra její konzumace byla velmi nízká v porovnání s ostatními druhy dřevin. V lužních lesích dominovaly javory (*Acer* spp.), jasaný (*Fraxinus* spp.) a duby (*Quercus* spp.), avšak u žádné z těchto dřevin nebyla zaznamenána pozitivní selekce. V nivě řeky Labe jasně převažovaly vrby (*Salix* spp.).

Vazba prostorové aktivity bobrů na potravní nabídku byla pozorována jak v expandujících populacích, kde byly lokality osídleny krátce, tak i v saturovaných populacích osídlených dlouhodobě [MS]. MÜLLER-SCHWARZE & SCHULTE (1999) popsali změnu v potravním chování v souvislosti s procesy závislými na populační hustotě. V naší studii [MS] byl popsán pokles množství a proporce listnatých dřevin s rostoucí dobou osídlení dané lokality, ale změna v souvislosti s měnící se populační hustotou zaznamenána nebyla. Jediným rozdílem z hlediska potravní nabídky mezi domovskými okrsky expandující a stabilní populace bylo, že uvnitř domovských okrsků expandující populace se nacházelo celkově větší množství potravních zdrojů než na lokalitách, které byly bobry již dlouhodobě využívány. Toto tvrzení velmi dobře zapadá do logického rámce, kdy s délkou osídlení klesá díky dlouhodobé konzumaci nabídka vyžadovaných dřevin.

Ani velikosti domovských okrsků mezi expandujícími a saturovanými populacemi se výrazně nelišily [3], [MS]. Na základě dlouhodobého sledování populací bobrů víme, že v saturovaných populacích jsou dané lokality osídleny kontinuálně i několik po sobě jdoucích let (VOREL ET AL. nepubl. data). S přihlédnutím k teorii o teritorialitě (BEGON ET AL. 1997), kdy se předpokládá, že teritorium je oblast, kde nedojde k přečerpání potravních zdrojů, můžeme předpokládat, že už v době formování svých domovských okrsků si bobři vymezují tak velké území, aby jim zajistilo dostatek potravních zdrojů na několik příštích let. Toto chování může být úzce provázáno jak se sezonalitou [1], zejména s potřebou zajistit přežití v nepříznivém období roku, tak s výskytem preferovaných dřevin [2]. Prokázali jsme, že bobři preferují vrby a topoly [2] a že tyto dřeviny mají větší zastoupení uvnitř teritorií, tedy v exkluzivních částech domovských okrsků [PREP]. S přechodem na bylinnou stravu v jarním období se postupně zmenšuje tlak na tyto dřeviny, které tak mají ve vegetačním období možnost regenerace. Vrby i topoly na bobří okus reagují rychlým nárůstem nových výhonků, proto v nadcházejícím zimním období mají bobři zajištěno alespoň částečné pokrytí svých potřeb. Částečné proto, že vyčerpávání zdrojů je přeci jen o něco rychlejší než jejich regenerace (JOHNSTON & NAIMAN 1990). Na základě analýzy

historických leteckých snímků bylo prokázáno, že pokrývnost listnatých dřevin s narůstající dobou osídlení klesala **[MS]**, což může souviset i s tím, že další dřeviny běžně se vyskytující v břehovém pásu nedokážou regenerovat tak rychle, jako právě vrby a topoly. Opětovné využití těchto dřevin bobrem se liší s ohledem na jejich životní strategii. Znovu narostlé topolové výhonky jsou pro bobra po nějakou dobu nedostupné kvůli přítomnosti chemických látek, které se v nových výhoncích topolu tvoří (BASEY ET AL. 1988 a 1990). Bobři proto regenerované mladé topoly nekonzumují až do doby, než množství odpuzujících látek v nich poklesne. S ohledem na tato fakta lze odhadovat, že bobři intuitivně "vědí", jaké je potřebné množství a složení porostů, které se musí nacházet uvnitř jejich domovských okrsků, aby měli zajištěnu dlouhodobou existenci. Dle teorie *ideal despotic distribution* (FRETWELL & LUCAS 1970, FRETWELL 1972) si bobři při expanzi populace a osídlování nových území hledají právě takové lokality, kde je dostatečné množství kvalitních zdrojů a tyto oblasti si poté obhajují jako svá teritoria. Teritoria jsou tedy bohatší na zdroje než domovské okrsky, a také více úživná, protože se zde nachází prokazatelně více vrb a topolů než v okrajových částech okrsků **[PREP]**. Můžeme tedy teoreticky předpokládat, že velikost teritoria se v průběhu roku (a možná ani v průběhu několika po sobě jdoucích let) nijak výrazně nemění, mění se jen velikost domovského okrsku **[1]**, který teritorium obklopuje. K podpoření tohoto předpokladu by bylo ale zapotřebí dalšího podrobného výzkumu.

Závěr

V rámci této práce byla popsána prostorová aktivita bobra evropského a její vazba na dostupné potravní zdroje ve třech různých ekosystémech střední Evropy. Velikosti domovských okrsků se mezi studovanými typy prostředí výrazně lišily. Největší domovské okrsky se nacházely v nivách velkých řek, naopak nejmenší na drobných podhorských vodních tocích. V těchto oblastech bobři ve velké míře stavěli hráze a plocha jejich území se tak rozprostírala do šířky, zatímco v oblastech, kde stavba hrází nebyla možná, domovské okrsky expandovaly do délky.

Velikosti domovských okrsků se v průběhu roku měnily v závislosti na měnících se podmínkách prostředí a dostupnosti potravních zdrojů. Nejmenší území bobři využívali v zimě, kdy vlivem omezené dostupnosti potravních zdrojů a potřebě minimalizovat energetické výdaje omezovali i svou prostorovou aktivitu. Naopak největší aktivitu bobři vykazovali v jarním období, kdy si museli obhajovat svá území před šířícími se jedinci z okolních rodin.

Potravní nabídka měla rovněž velký vliv na využívání prostoru. S rostoucí velikostí teritoria úměrně klesala pokryvnost listnatých dřevin. I přesto, že nabídka listnatých dřevin se mezi oblastmi výrazně lišila, relativní množství vrby přepočtené na plochu teritoria bylo mezi oblastmi srovnatelné. Stejně tak i hrubá spotřeba biomasy, přepočtená na jednoho jedince v teritoriu, nevykazovala mezi jednotlivými oblastmi žádné výrazné rozdíly. Preferované druhy dřevin, vrby (*Salix* spp.) a topoly (*Populus* spp.), se prokazatelně více vyskytovaly uvnitř teritorií než v okrajových částech domovských okrsků.

Velikost obývaného území nebyla ovlivněna populační hustotou. Bobři si pravděpodobně už v době formování svých domovských okrsků vymezují dostatečně velká území, aby měli z dlouhodobého hlediska zajištěno potřebné množství a kvalitu potravních zdrojů.

Touto prací byly položeny základy pro další výzkum. V současnosti je již rozpracována úprava metodiky monitoringu bobra, neinvazivní metoda založená pouze na mapování zimních pobytových známek, kdy díky novým poznatkům o potravní a prostorové aktivitě bobra bude moci dojít ke zjednodušení, zefektivnění a také k zpřesnění této metody. Ze získaných dat bude dále možné získat např. odpovědi na otázky týkající se cirkadiánní aktivity bobrů. Dalším

zajímavým tématem by do budoucna mohlo být také porovnání fitness a reprodukční zdatnosti bobrů v expandujících a saturevaných populacích či na lokalitách s optimálními a sub-optimálními podmínkami. Aktuálním tématem v příštích letech zcela určitě bude i změna prostorové a potravní aktivity bobra v přítomnosti jejich přirozených predátorů, jejichž populace na našem území postupně sílí. V době, kdy jsme sbírali data pro tuto práci, se bobr na našem území mohl setkávat se svými přirozenými predátory jen minimálně, až velmi vzácně. Vliv přítomnosti predátorů na prostorovou aktivitu bobrů proto v této práci nebyl brán v úvahu.

Použitá literatura

- ABRAMSKY Z. & TRACY C. R. (1980): Relation between home range size and regulation of population size in *Microtus ochrogaster*. *Oikos* 34: 347–355.
- ADAMS E. S. (2001): Approaches to the study of territory size and shape. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 32: 277–303.
- ALEKSIUK M. (1970): The seasonal food regime of arctic beavers. *Ecology* 51: 264–270.
- ALEKSIUK M. & COWAN I.M.T. (1969): Aspects of seasonal energy expenditure in the beaver (*Castor canadensis* Kuhl) at the northern limit of its distribution. *Canadian Journal of Zoology* 47: 471–481.
- BAKER B. W. & HILL E. P. (2003): Beaver (*Castor canadensis*). 288–310. In: FELDHAMER G. A., THOMPSON B. C. & CHAPMAN J. A. (EDS.) 2003: Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. Second Edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA. 1–1254.
- 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.
- BASEY J. M., JENKINS S. H. & BUSHY P. E. (1988): Optimal central-place foraging by beavers: tree-size selection in relation to defensive chemicals of quaking aspen. *Oecologia* 76: 278–282.
- BASEY J. M., JENKINS S. H. & MILLER G. C. (1990): Food selection by beaver in relation to inducible defenses of *Populus tremuloides*. *Oikos* 59: 57–62.
- BATEMAN A. W., LEWIS M. A., GALL G., MANSER M. B. & CLUTTON-BROCK T. H. (2015): Territoriality and home-range dynamics in meerkats, *Suricata suricatta*: a mechanistic modelling approach. *Journal of Animal Ecology* 84(1): 260–271.
- BEGON M., HARPER J. L. & TOWNSEND C. R. (1997): Ekologie: jedinci, populace a společenstva. Univerzita Palackého. Olomouc.
- BELOVSKY G. E. (1978): Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theoretical Population Biology* 14: 105–134.
- BELOVSKY G. E. (1984): Summer diet optimization by beaver. *The American Midland Naturalist Journal* 111: 209–221.
- BELOVSKY G. E. (1986): Generalist herbivore foraging and its role in competitive interactions. *American Zoologist* 25: 51–69.
- BENDA P. & ŠUTERA V. (1996): Bobr evropský (*Castor fiber albicus* Matschie) na řece Labi. *Ochrana přírody* 51: 73–75.
- 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. (2010): Demographic characteristics of unexploited beavers in southern Illinois. *Journal of Wildlife Management* 74: 228–235.
- 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.
- BLUZMA P. (2003): Beaver abundance and beaver site use in a hilly landscape (eastern Lithuania). *Acta Zoologica Lituanica*, 13(1): 8–14.

- BOLNICK D. I., SVANBÄCK R., FORDYCE J. A., YANG L. H., DAVIS J. M., HULSEY C. D. & FORISTER M. L. (2003): The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* 161: 1–28.
- BÖRGER L., DALZIEL B. D. & FRYXELL J. M. (2008): Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters* 11: 637–650.
- BOUTIN S. (1980): Effect of spring removal experiments on the spacing behavior of female snowshoe hares. *Canadian Journal of Zoology* 58: 2167–2174.
- BOYCE M. S. (1981): Beaver life-history responses to exploitation. *Journal of Applied Ecology* 18: 749–753.
- BRADT G. W. (1938): A study of beaver colonies in Michigan. *Journal of Mammalogy* 19: 139–162.
- BRENNER F. J. (1967): Spatial and energy requirements of beavers. *The Ohio Journal of Science* 67: 242–246.
- BROSCHART M. R., JOHNSTON C. A. & NAIMAN R. J. (1989): Predicting beaver colony density in boreal landscape. *Journal of Wildlife Management* 53(4): 929–934.
- BROWN J. L. (1964): The evolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin* 160–169.
- BROWN J. L. & ORIANI G. H. (1970): Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 1: 239–262.
- BRYANT J. P., DANELL K., PROVENZA F., REICHARDT P. B., CLAUSEN T. A. & WERNER R. A. (1991): Effects of mammal browsing upon the chemistry of deciduous woody plants. In: TALLAMY D. W., RAUP M. J. (EDS.): *Phytochemical induction by herbivores*. Wiley, New York, pp 134–154.
- 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. & DIJSKTRA 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.
- CARRANZA J. ALVAREZ F. & REDONDO T. (1990): Territoriality as a mating strategy in red deer. *Animal Behaviour*. 40: 79–88.
- CRAWLEY M. J. (1983): *Herbivory: the Dynamics of Animal-Plant Interactions*. 1st ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- DAHLE B. & SWENSON J. E. (2003): Home ranges in adult Scandinavian brown bears (*Ursus arctos*): effect of mass, sex, reproductive category, population density and habitat type. *Journal of Zoology* 260: 329–335.
- DANILOV P. I. & KAN'SHIEV V. Y. (1983): The state of populations and ecological characteristics of European (*Castor fiber* L.) and Canadian (*Castor canadensis* Kuhl.) beavers in the northwestern USSR. *Acta Zoologica Fennica* 174: 95–97.
- DAVIS J. R. (1984): Movement and behaviour patterns of beaver in the piedmont of South Carolina. Sciences Thesis, Clemson University, Clemson.
- DESTEFANO S., KOENEN K. K. G., HENNER C. M. & STRULES J. (2006): Transition to independence by subadult beavers (*Castor canadensis*) in an unexploited, exponentially growing population. *Journal of Zoology* 269: 434–441.
- DI STEFANO J., COULSON G., GREENFIELD A. & SWAN M. (2011): Resource heterogeneity influences home range area in the swamp wallaby *Wallabia bicolor*. *Ecography* 34: 469–479.

- DICKSON B. G. & BEIER P. (2002): Home-Range and Habitat Selection by Adult Cougars in Southern California. *The Journal of Wildlife Management* 66(4): 1235–1245.
- DOUCET CH. M. & FRYXELL J. M. (1993): The effect of nutritional quality on forage preference by beavers. *Oikos* 67: 201–208.
- DZIECIOŁOWSKI R. (1996): Bóbr. Wydawnictwo SGGW, Warszawa.
- DZIECIOŁOWSKI R. & GOŹDZIEWSKI J. (1999): The reintroduction of the European Beaver *Castor fiber* in Poland: a success story. In: BUSHER P. E., DZIECIOŁOWSKI R. (EDS.): Beaver protection. Management and utilisation in Europe and North America. Kluwer Academic/Plenum, New York.
- EGAS M., SABELIS M. W. & DIECKMANN U. (2005): Evolution of specialization and ecological character displacement of herbivores along a gradient of plant quality. *Evolution* 59: 507–520.
- ERLINGE S., HOOGENBOOM I., AGRELL J., NELSON J. & SANDELL M. (1990): Density-related home-range size and overlap in adult field voles (*Microtus agrestis*) in southern Sweden. *Journal of Mammalogy* 71: 597–603.
- EROME G. & BROYER J. (1984): Analyse des relations castor-vegetation. *Bièvre* 6: 15–63.
- FRETWELL S. D. (1972): Populations in a seasonal environment. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- FRETWELL S. D. & LUCAS H. L. (1970): On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 45–52.
- FRYXELL J. M. (1992): Space use by beavers in relation to resource abundance. *Oikos* 64: 474–478.
- FRYXELL J. M. (2001): Habitat suitability and source–sink dynamics of beavers. *Journal of Animal Ecology* 70: 310–316.
- FRYXELL J. M. & DOUCET C. M. (1991): Provisioning time and central-place foraging in beavers. *Canadian Journal of Zoology* 69: 1308–1313.
- FRYXELL J. M. & DOUCET C. M. (1993): Diet choice and the functional response of beavers. *Ecology* 74: 1298–1306.
- FRYXELL J. M., VAMOSI S. M., WALTON R. A. & DOUCET C. M. (1994): Retention time and the functional response of beavers. *Oikos* 71: 207–214.
- 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 beaver in the Loire. *Freshwater Biology* 46: 1361–1371.
- GANZHORN J. U. & HARTHUN M. (2000): Food selection by beavers (*Castor fiber albicus*) in relation to plant chemicals and possible effects of flooding on food quality. *The Journal of Zoology* 251: 391–398.
- GREEN J. S. & FLINDERS J. T. (1980): Habitat and dietary relationships of the pygmy rabbit. *Journal of Range Management* 33: 136–142.
- GROSS J. E., SHIPLEY L. A., THOMPSON HOBBS N., SPALINGER D. E. & WUNDER B. A. (1993): Functional response of herbivores in food-concentrated patches: tests of a mechanistic model. *Ecology* 74: 778–791.
- HAARBERG O. & ROSELL F. (2006): Selective foraging on woody plant species by the Eurasian beaver (*Castor fiber*) in Telemark, Norway. *Journal of Zoology* 270: 201–208.
- HALL J. G. (1960): Willow and aspen in the ecology of beaver on sagehen creek, California. *Ecology* 41: 484–494.
- HALLEY D., ROSELL F. & SAVELJEV A. (2012): Population and Distribution of Eurasian Beaver (*Castor fiber*). *Baltic Forestry* 18: 168–175.

- HARESTAD A. S. & BUNNEL F. L. (1979): Home range and body weight-a reevaluation. *Ecology* 60: 389–402.
- HARTMAN G. (1994): Long-term population development in reintroduced beaver (*Castor fiber*) population in Sweden. *Conservation Biology* 8(3): 713–717.
- HARTMAN G. (1997): Notes o age at dispersal of beaver (*Castor fiber*) in an expanding population. *Canadian Journal of Zoology* 75: 959–962.
- HAVENS R. P., CRAWFORD J. C. & NELSON T. A. (2013): Survival, Home Range, and Colony Reproduction of Beavers in East-Central Illinois, an Agricultural Landscape. *The American Midland Naturalist Journal* 169: 17–29.
- HEIDECKE D. (1984): Investigations of Ecology and Population Dynamics of the European Beaver. *Zoologische Jahrbücher Abteilung Systematik* 111: 1–41.
- HEIDECKE D. (1989): Ökologische bewertung von Biberhabitaten. *Saugetierkd. Inf.* 3: 13–28.
- HERFINDAL I., LINNELL J. D., ODDEN J., NILSEN E. B. & ANDERSEN R. (2005): Prey density, environmental productivity and home-range size in the Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *Journal of Zoology* 265: 63–71.
- HERR J. & ROSELL F. (2004): Use of space and movement patterns in monogamous adult Eurasian beavers (*Castor fiber*). *Journal of zoology* 262(3): 257–264.
- HERRERA C. M. & PELLMYR O. (2002): Plant-Animal Interactions. Wiley, Blackwell.
- HODGDON H. E. & LANCIA R. A. (1983): Behavior of the North American beaver, *Castor canadensis*. *Acta Zoologica Fennica* 174: 99–103.
- HOLT R. D. & KIMBERELL T. (2007): Foraging and Population Dynamics. In: STEPHENS D. W. ET AL. (EDS.) Foraging, Behavior and Ecology. The University of Chicago Press, Chicago and London, pp 365–396.
- HOOGE P. N. & EICHENLAUB B. (1997): Animal movement extension to ArcView. ver. 1.1. Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK, USA.
- HOŠEK E. (1978): K výskytu a vymizení bobra evropského (*Castor fiber* L.) v českých zemích. *Vědecké práce Zemědělského muzea* 17: 111–125.
- HUBBS A. H. & BOONSTRA R. (1998): Effects of food and predators on the home-range sizes of Arctic ground squirrel (*Spermophilus parryii*). *Canadian Journal of Zoology* 76: 592–596.
- HUTCHINSON G. E. (1957): "Concluding remarks". Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22: 415–427.
- JACOBS J. (1974): Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Acta Oecologica* 14: 413–417.
- JENKINS S. H. (1975): Food Selection by Beavers. A Multidimensional Contingency Table Analysis. *Oecologia* 21: 157–173.
- JENKINS S. H. (1979): Seasonal and year-to-year differences in food selection by beavers. *Oecologia* 44: 112–116.
- JENKINS S. H. (1980): A size-distance relation in food selection by beavers. *Ecology* 61: 740–746.
- JOHNSTON C. A. & NAIMAN R. J. (1990): Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 1036–1043.
- KJELLANDER P., HEWISON A. J. M., LIBERG O., ANGIBAULT J.-M. BIDEAU E. & CARGNELUTTI B. (2004): Experimental evidence for density-dependence of home-range size in roe deer (*Capreolus capreolus* L.): a comparison of two long-term studies. *Oecologia* 139(3): 478–485.

- KOLLAR H. P. & SEITER M. (1990): Biber in den Donau-Auen östlich von Wien. Eine erfolgreiche Wiederansiedlung. [Beaver in the Danube wetlands east of Vienna. A successful reintroduction]. Verein für Ökologie und Umweltforschung, Wien. Austria.
- KROJEROVÁ-PROKEŠOVÁ J., BARANČEKOVÁ M., HAMŠÍKOVÁ L. & VOREL A. (2010): Feeding habits of reintroduced Eurasian beaver: spatial and seasonal variation in the use of food resources. *Journal of Zoology* 281: 183–193.
- KRUUK H. (1995): Wild otters – predation and population. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- LANCIA R. A., DODGE W. E. & LARSON J. S. (1982): Winter activity patterns of two radio-marked beaver colonies. *Journal of Mammalogy* 63: 598–606.
- LAVROV L. S. (1981): Bobry palearktiky. Voroněž: 1–269.
- LAW A., BUNNEFELD N. & WILLBY N. J. (2014): Beavers and lilies: selective herbivory and adaptive foraging behaviour. *Freshwater Biology* 59: 224–232.
- LEHKÝ J. & PRAŽÁK O. (1998): Návrat bobrů. *Veronica* 12(3): 4–8.
- LOVARI S., SFORZI A. & MORI E. (2013): Habitat richness affects home range size in a monogamous large rodent. *Behavioural Processes* 99: 42–46.
- MACDONALD D. W. (1983): The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* 301: 379–384.
- MAHER C.R. & LOTT D. F. (1995): Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behaviour* 49: 1581–1597.
- MAKARIEVA A. M., GORSHKOV V. G. & LI B. L. (2005): Why do population density and inverse home range scale differently with body size?: Implications for ecosystem stability. *Ecological Complexity* 2: 259–271.
- MANLY B. F. J., MCDONALD L. L., THOMAS D. L., MCDONALD T. L. & ERICKSON W. P. (2002): Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. Second Edition. Kluwer Academic Publisher.
- MARES M. A., LACHER JR. T. E., WILLIG M. R., BITAR N. A., ADAMS R., KLINGER A. & TAZIK D. (1982): An experimental analysis of social spacing in *Tamias striatus*. *Ecology* 63: 267–273.
- MASSEI G., GENOV P. V., STAINES B. W. & GORMAN M. L. (1997): Factors influencing home range and activity of wild boar (*Sus scrofa*) in a Mediterranean coastal area. *Journal of Zoology* 242: 411–423.
- 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* 00: 1–10.
- MCCLINTIC L. F., TAYLOR J. D., JONES J. C., SINGLETON R. D. & WANG G. (2014): Effects of spatiotemporal resource heterogeneity on home range size of American beaver. *Journal of Zoology* 293:134–141.
- MCNAB B. K. (1963): Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist* 97: 133–140.
- MCNEW L.B. & WOOLF A. (2005): Dispersal and survival of juvenile beavers (*Castor canadensis*) in southern Illinois. *The American Midland Naturalist Journal* 154: 217–228.
- MIKULICA O. (1974): Výskyt bobra na jižní Moravě. *Živa* 80(4): 186–186.
- MILLIGAN H. E. & HUMPHRIES M. M. (2010): The importance of aquatic vegetation in beaver diets and the seasonal and habitat specificity of aquatic-terrestrial ecosystem linkages in a subarctic environment. *Oikos* 119: 1877–1886.

- MITCHELL M. S. & POWELL R. A. (2004): A mechanistic home range model for optimal use of spatially distributed resources. *Ecological Modelling* 177: 209–232.
- MITCHELL M. S. & POWELL R. A. (2012): Foraging optimally for home ranges. *Journal of Mammalogy* 93: 917–928.
- MOORCROFT P. R., LEWIS M. A. & CRABTREE R. L. (2006): Mechanistic home range models capture spatial patterns and dynamics of coyote territories in Yellowstone. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273: 1651–1659.
- MÜLLER-SCHWARZE D. & HECKMAN S. (1980): The social role of scent marking in beaver (*Castor canadensis* K.). *Journal of Chemical ecology* 6: 81–95.
- MÜLLER-SCHWARZE D. & SCHULTE B. A. (1999): Behavioral and ecological characteristics of a "climax" beaver population. In: BUSHER P. E., DZIECIDOWSKI R. M. (EDS.) *Beaver Protection, Management, and Utilization in Europe and North America*. Plenum Press, NY, pp 109–127.
- MÜLLER-SCHWARZE D., SCHULTE B. A., SUN L., MÜLLER-SCHWARZE A. & MÜLLER-SCHWARZE C. (1994): Red maple (*Acer rubrum*) inhibits feeding by beaver (*Castor canadensis*). *Journal of Chemical Ecology* 20: 2021–2034.
- NAGY J. A. & HAROLDSON M. A. (1990): Comparisons of some home range and population parameters among four grizzly bear populations in Canada. *International Association for Bear Research and Management* 8: 227–235.
- NOLET B. A., HEIDECKE D. & DIJKSTRA V. A. A. (1994): Cadmium in Beavers translocated from the Elbe River to the Rhine/Meuse Estuary, and the possible effect on population growth rate. *Archives Environmental and Contamination of Toxicology* 27(2): 154–161.
- NOLET B. & ROSELL F. (1994): Territoriality and time budgets in beavers during sequential settlement. *Canadian Journal of Zoology* 72: 1227–1237.
- 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.
- OSTFELD R. S. (1985): Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *American Naturalist* 129: 1–15.
- OSTFELD R. S. & CANHAM C. D. (1995): Density-Dependent Processes in Meadow Voles: An Experimental Approach. *Ecology* 76: 521–532.
- PANZACCHI M., LINNELL J. D. C., ODDEN J., ODDEN M. & ANDERSEN R. (2008): When a generalist becomes a specialist: Patterns of red fox predation on roe deer fawns under contrasting conditions. *Canadian Journal of Zoology* 86: 116–126.
- POWELL R. A. (2000): Animal home ranges and territories and home range estimators. In: BOITANI L. & FULLER T. K. (EDS.): *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*. Columbia University Press, New York, New York, USA, pp 65–110.
- PULLIAM H. R. (1974): On the theory of optimal diets. *The American Naturalist* 108: 59–74.
- 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. & NOLET B. A. (1997): Factors affecting scent-marking behavior in Eurasian beaver (*Castor fiber*). *Journal of Chemical Ecology* 23: 673–689.

- ROSELL F. & PARKER H. (1995): Beaver management: present practice and Norway's future needs. Telemark University College. Bø, Norway.
- SAÏD S., GAILLARD J. M., WIDMER O., DÉBIAS F., BOURGOIN G. & DELORME D. (2009): What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer. *Oikos* 118: 1299–1306.
- SEVERUD W. J., BELANT J. L., WINDELS S. K. & BRUGGINK J. G. (2013): Seasonal variation in assimilated diets of American beavers. *The American Midland Naturalist* 169: 30–42.
- SCHRADIN C., SCHMOHL G., RÖDEL H. G., SCHOEPP I., TREFFLER S. M., BRENNER J., BLEEKER M., SCHUBERT M., KÖNIG B. & PILLAY N. (2010): Female home range size is regulated by resource distribution and intraspecific competition: a long-term field study. *Animal Behaviour* 79: 195–203.
- SIBLY R. M. & HONE J. (2002): Population growth rate and its determinants: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 357: 1153–1170.
- SMITH D. W., PETERSON R. O., DRUMMER T. D. & SHEPUTIS D. S. (1991): Overwinter activity and body temperature patterns in northern beavers. *Canadian Journal of Zoology* 69: 2178–2182.
- STEPHENS D. W. & KREBS J. R. (1986): Foraging Theory. Princeton: Princeton University Press.
- STRAKA O. & GRIM T. (2007): Výběh hnízdního prostředí u ledňáčka říčního (*Alcedo atthis*). *Sylvia* 43: 109–122.
- 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.
- SVENDSEN G. E. (1980): Seasonal change in feeding patterns of beaver in southeastern Ohio. *Journal of Wildlife Management* 44: 285–290.
- SVENDSEN G. E. (1989): Pair formation, duration of pair-bonds, and mate replacement in a population of beavers (*Castor canadensis*). *Canadian Journal of Zoology* 67: 336–340.
- ŠAFÁŘ J. (2002): Novodobé rozšíření bobra evropského (*Castor fiber* L., 1758) v České republice. AOPK ČR, Praha. *Příroda* 13: 161–196.
- ŠIMŮNKOVÁ K. & VOREL A. (2015): Spatial and temporal circumstances affecting the population growth of beavers. *Mammalian Biology* 80: 468–476.
- TAITT M. J. (1981): The effect of extra food on small rodent populations: I. Deermice (*Peromyscus maniculatus*). *Journal of Animal Ecology* 50: 111–124.
- TUFTO J., ANDERSEN R. & LINNELL J. (1996): Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology* 65: 715–724.
- VAN BEEST F. M., RIVRUD I. M., LOE L. E., MILNER J. M. & MYSTERUD A. (2011): What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *Journal of Animal Ecology* 80: 771–785.
- VERAART A. J., NOLET B. A., ROSELL F. & DE VRIES P. P. (2006): Simulated winter browsing may lead to induced susceptibility of willows to beavers in spring. *Canadian Journal of Zoology* 84: 1733–1742.
- VLASÁK P. (1986): Ekologie savců. Academia. Praha.
- VOREL A. & KOSTKAN V. (2005): Rešerše a hodnocení realizovaných a probíhajících projektů aktivní ochrany bobra evropského (*Castor fiber*) v České republice. 407–414. In KUMSTÁTOVÁ T., NOVÁ P. & MARHOUL P. (eds.):

- Hodnocení projektů aktivní podpory ohrožených živočichů v České republice. AOPK ČR, Praha. 432 pp.
- 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.
- VOREL A., ŠAFÁŘ J. & ŠIMŮNKOVÁ K. (2012): Recentní rozšíření bobra evropského (*Castor fiber*) v České republice v letech 2002–2012 (Rodentia: *Castoridae*) [Recent expansion of *Castor fiber* in the Czech Republic during 2002–2012 (Rodentia: *Castoridae*)]. *Lynx* 43: 149–179.
- VOREL A., ŠÍMA J., UHLÍKOVÁ J., PELTÁNOVÁ A., MINÁRIKOVÁ T., ŠVANYGA J. (2013): Program péče o bobra evropského v České republice. AOPK ČR a MŽP ČR. Praha. 97 pp.
- VOREL A., DOSTÁL T., UHLÍKOVÁ J., KORBELOVÁ J. & KOUDELKA P. (2016): Průvodce v soužití s bobrem. ČZU v Praze. Praha.
- WANG M. & GRIMM V. (2007): Home range dynamics and population regulation: an individual-based model of the common shrew *Sorex araneus*. *Ecological Modelling* 205: 397–409.
- WHEATLEY M. (1997a): Home range size and patterns of use in the taiga of southeastern Manitoba: I. Seasonal variation. *The Canadian Field-Naturalist* 111: 204–210.
- WHEATLEY M. (1997b): Home range size and patterns of use in the taiga of southeastern Manitoba: III. Habitat variation. *The Canadian Field-Naturalist* 111: 217–222.
- WILSSON L. (1971): Observations and experiments on the ethology of the European beaver (*Castor fiber* L.). *Viltrevy* 8: 116–261.
- WOO K. J., ELLIOTT K. H., DAVIDSON M., GASTON A. J. & DAVOREN G. K. (2008): Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology* 77: 1082–91.
- ZAHNER V. (1997): Der Biber in Bayern. Eine Studie aus forstlicher Sicht [Beaver in Bayern. A study from forest view]. Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft. Freising. Germany.
- ŽUROWSKI W. & KASPERCZYK B. (1986): Characteristics of a European beaver population in the Suwalki Lakeland. *Acta theriologica* 31: 311–325.

Přílohy

- Příloha 1 Seasonal variation in the home range size of the Eurasian beaver: do patterns vary across habitats? **[1]**
- Příloha 2 Beaver foraging behaviour: Seasonal foraging specialization by a choosy generalist herbivore **[2]**
- Příloha 3 The Eurasian beaver population monitoring status in the Czech Republic **[3]**
- Příloha 4 Increasing population density does not always restrict space use by mammals –the beaver as a model species **[MS]**



Seasonal variation in the home range size of the Eurasian beaver: do patterns vary across habitats?

Jana Korbelová¹ · Lenka Hamšíková¹ · Jaroslav Maloň² · Lenka Válková² · Aleš Vorel¹

Received: 20 April 2015 / Accepted: 25 February 2016

© Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieża, Poland 2016

Abstract Spatial use by animals is one of the most important topics in animal ecology, because the proper description of spatial patterns is essential for the better understanding of animal's behaviour. Seasonal variation might reflect varying behavioural or energy balance requirements of the animals. Our aim was to test whether the space use of Eurasian beavers (*Castor fiber*) seasonally varies and whether the pattern comprises diverse habitats. We studied beaver's spatial use from autumn to spring at three different habitats diverging in several environmental conditions. We captured, tagged and released 42 Eurasian beavers in three sites within the Czech Republic; 33 individuals were tracked during at least one season. From 2006 to 2010, a total of 5074 night locations were recorded during three consecutive seasons. We used 95 % of fixes in the appropriate season to determine seasonal space requirements; then, we estimated the effective sizes of utilised space, i.e. home ranges (HR₉₅). The beaver's HR₉₅ sizes varied substantially among seasons, whereas the seasonal pattern was similar among different habitats. Our results revealed that spring HR₉₅ were significantly larger than in other seasons; the smallest HR₉₅ were observed in winter. The largest HR₉₅ were observed in lowland floodplain forests; the smallest HR₉₅ were found on sub-mountain hilly streams. In general, the mean HR₉₅ was similar for different sexes and

age classes. An overlap of spatial use between neighbouring home ranges was recorded in only one case.

Keywords Eurasian beaver (*Castor fiber* L.) · Home range size · Radio-tracking · Seasonality · Habitat type

Introduction

During the 20th century, both beaver species (*Castor fiber* and *C. canadensis*) re-established large parts of their former range, and their populations have grown continuously (Baker and Hill 2003; Halley et al. 2012). The increasing importance of beavers as key mammalian species makes it necessary to understand their basic population parameters. The ecological role of beavers (especially within human-modified landscapes) is a subject of significant interest to wildlife managers and conservationists. Our study should reveal whether seasonal patterns in spatial usage by beavers vary among different habitats.

In animal ecology, spatial use is primarily defined by the home range (Powell 2000), a term that includes the area covered during the daily activities of the individual (or groups of individuals) as well as seasonal variation in spatial use. Börger et al. (2008) state that, generally, the difference between the analysis of home range and territory lies in what proportion of locations are used, i.e. the home range estimation includes all of the data obtained, whereas the definition of a territory uses only the appropriate parts (exclusive use of spaces within home ranges). Generally, the size of mammalian territories is determined by the distribution of critical resources that can be protected from conspecifics (Börger et al. 2008), although constraints on the territory size are influenced by many other factors (individual fitness, heterogeneity of resources, etc.) However, patterns of spatial use also vary across seasons or due to habitat restrictions (Mitchell and Powell 2004).

Communicated by: Jan M. Wójcik

✉ Aleš Vorel
vorel@fzp.czu.cz

¹ Department of Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, 165 21, Praha 6, Suchbát, Czech Republic

² Department of Ecology, Faculty of Science, Palacký University Olomouc, tř. Svobody 26, 771 46 Olomouc, Czech Republic

Differences among seasonal patterns might also be influenced by the methodology used (i.e. how the home range was estimated).

Beavers are large, territorial rodents living in social units (families) (Wilsson 1971). In general, all members of a family use the same space, with low levels of spatial dissimilarity among individuals of the same family (Herr and Rosell 2004). According to Bradt (1938) and Aleksyuk (1968), who originally described spatial use by beavers, beavers form territories in close proximity to their lodges. Although both the home range and territory are used to describe spatial use by beavers, (e.g. Müller-Schwarze 2012), the majority of the beaver literature (reviewed by Novak 1987) does not precisely define these terms. Indeed, major studies that consider the spatial behaviour of beavers analyse and discuss the home range concept rather than the territorial concept (reviewed by Novak 1987; Baker and Hill 2003), probably because the terminology associated with the home range concept is clearer. In beaver research, the use of spatial data sets and the definition of major spatial patterns are misleading. For example, Campbell et al. (2005) defined territory size by including almost all of the obtained records of beaver activity (except these classified as “on tour”), whereas Havens et al. (2013) used the same concept to describe a home range. However, even for other species, the ultimate definition of these spatial concepts is not clear (Börger et al. 2008).

In general, there are two approaches to quantify beaver spatial requirements. First, the size of home ranges in river systems is expressed as the sum of the lengths of river banks, i.e. they are expressed in one-dimensional space (e.g. Nolet and Rosell 1994; Fustec et al. 2001; Herr and Rosell 2004; Campbell et al. 2005). The second approach, which is necessary for the description of nonlinear flooded areas, expresses the size of home ranges as a conglomerate of terrestrial and aquatic patches used by family members in two-dimensional space (e.g. Wheatley 1997a; Bloomquist et al. 2012).

Seasonal patterns in beaver home range sizes have been studied by many researchers, and the documented sizes varied considerably among regions and seasons. Davis et al. (1994) recorded the greatest total daily movement during autumn and winter, whereas the maximal distance between locations was measured in spring. In contrast, Wheatley (1997a) described the largest home ranges in summer and the smallest ones in winter. Nolet and Rosell (1994) determined seasonal patterns of spatial use, and they also showed a larger range of activities during spring and summer compared with winter. Unlike previous authors, Bloomquist et al. (2012) found the largest ranges in winter as well as in summer; they also described substantial changes in the home range size among years.

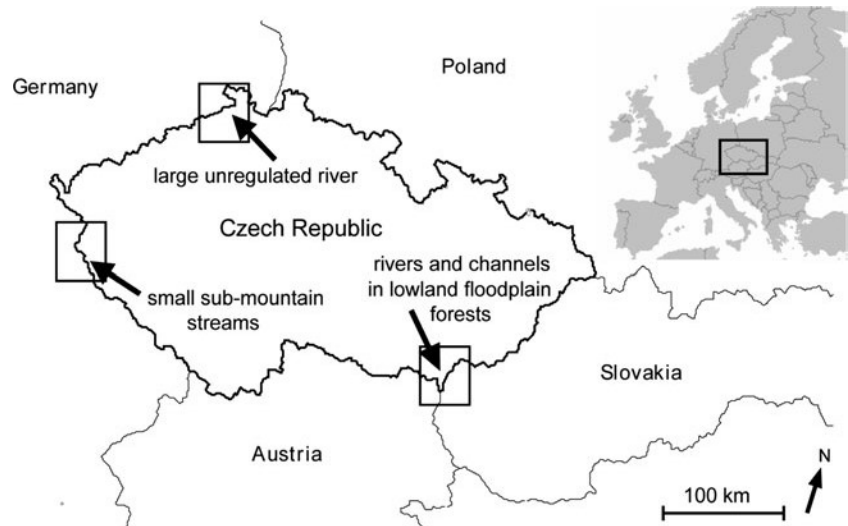
The aim of this study was a better comprehension of seasonal variations of beaver spatial use (home range size); as a

second question we asked whether a captured seasonal pattern is habitat sensitive. Here, we take in the term habitats as to be areas of diverse climate and environmental quality. We predicted that (a) beavers will exhibit diverse seasonal patterns of home range sizes (due to conditional spatial requirements across seasons), and (b) based on the previous prediction, we assumed that if seasonal effects will be evident than there would be low differences between diverse habitats. Furthermore, we had to adopt the prediction that whilst year-to-year variation of spatial use within one habitat is non-significant than it would be possible to compare space use acquired in diverse years and sites. For all modelling, we attributed sex and age of each individual as covariates of home range size variation. To evaluate the role of intraspecific relationships in determining the home range size, we estimated the degree of overlap of home ranges among neighbouring families.

Materials and methods

Study sites

We studied spatial use of beavers in three study sites around the Czech Republic where different habitats and climate conditions existed (see Fig. 1). The first site (hereafter *lowl* habitat) was at an intense agricultural landscape in the lowlands of South Moravia where both dense human population and exploitation exists. Beaver population here occupies temperate production deciduous floodplain forests surrounding the rivers Morava and Dyje (accompanied by a widespread system of natural or artificial channels); the rapidity of water flow is very low or minor in the river systems. The climate is warm (Pannonian environmental zone *sensu* Metzger et al. 2005) with altitudes of approximately 150 m.a.s.l., the mean temperature in July is 21.3 °C and in January 2.4 °C, and the total annual precipitation is 500–550 mm. The second site (hereafter *subm* habitat) was at a hilly sub-mountain landscape in West Bohemia with extensive human land use. Here, beavers inhabit a system of small flowing streams with an intense system of beaver dams; the occurrence of beavers is mostly in production forests or mosaic pastures. Here is cold climate (Alpine South environmental zone *sensu* Metzger et al. 2005) with an altitude of 500–650 m.a.s.l. with a mean temperature in July of 16.1 °C and in January of –5.5 °C, and the total annual precipitation is 800–1200 mm. The last site (hereafter *wriv* habitat) was in North Bohemia in an industrial landscape surrounding a wide river. Near surrounding of both river banks is intensively exploited by people. Beavers here inhabit the broad and free-flowing unregulated river Labe, but human interest is partly distant from the wide alluvium of the river, due to the frequent water level fluctuation. A mild continental climate is common here (Continental environmental zone

Fig. 1 Location of study sites

sensu Metzger et al. 2005) with an altitude of 110–140 m.a.s.l., a mean temperature in July of 19.4 °C and in January of 0.9 °C, and the total annual precipitation is 700–900 mm.

Our two beaver populations originated from reintroduction programmes conducted in Austria (South Moravia, see Kollar and Seiter 1990) and Bavaria (West Bohemia, see Zahner 1997), third one the population in North Bohemia, was established by dispersion from the refugium near Magdeburg (Šafář 2002; Vorel et al. 2012). All studied populations are far from the initial phase of the population growth (Vorel et al. 2012; Barták et al. 2013), with a minimum population age of at least 20 years, i.e. population densities of study sites were not substantially different (mean pop. density = 0.27 terr./km, with ranges = 0.21–0.29 terr./km [see Table 1], Vorel et al. unpublished data). In study sites, we did not record any successful predation of beavers by foxes or lynxes, and the presence of wolves and bears was not confirmed (Mitchel-Jones et al. 1999; Anděra et al. 2012). Despite the legal ban on the hunting of beavers in the Czech Republic, we recorded infrequent instances of illegal hunting in South Moravia (Vorel et al. unpublished data).

Data collection

Out of each study site, we randomly selected home ranges where we traced the individuals. We considered only those home ranges that were established on linear stream systems (brooks, rivers, artificial channels, river branches and small streams with beaver dam systems). We captured animals from the middle of July up to the first decade of October. For trapping, we used Hancock live traps (with bark and phloem of *Salicaceae* combined with beaver anal gland secretion as a lure) set close to beaver lodges, burrows or dams. We categorised all captured beavers according to their weight into

the age classes as follows: kits (<8.0 kg), subadults (8.0–15.9 kg) and adults (≥ 16.0 kg) (Vorel & Hamšíková, unpublished data); beavers we sexed on the basis of anal gland secretion colour (Rosell and Sun 1999). To trace beavers, we used modified ear tags, M3530 (made by ATS Inc.), operating at 150 MHz (weight 28 g, $42 \times 52 \times 17$ mm and with a 200-mm antenna). The placement of the antenna on the animal's tail was performed in accordance with Rothmeyer et al. (2002). The area of the tail where the radio transmitter was mounted was locally anaesthetized with a 1 % solution of trimecain hydrochloridum (MESOCAIN[®]), using a dose of 1 ml per 10 kg of body weight. Fifteen minutes after the injection, we pierced the tail with piercing pliers then the tag was fitted using a split cotter pin and shim. We only applied radio transmitters to subadults and adults. Immediately after the application, the animals were released at the same place from where they were captured; during our captures no deaths or post-operative complications occurred as a result of the transmitter application.

Between 2006 and 2010 in the summers and autumns in total, we trapped 75 beavers in study areas and attached transmitters to 42 of them. Subsequently we followed 33 of the tagged animals ($n_{subm} = 13$, $n_{wrv} = 7$, $n_{lowl} = 13$). After three seasons of operation in the wild, 19 radio transmitters remained fully functional. During the tracking period, we located 14 radio transmitters that had fallen off. One transmitter abruptly malfunctioned during the first day after mounting, and another two transmitters suddenly stopped transmitting during the tracking period. One male probably dispersed, as he was repeatedly located more than 10 km distant from the site of capture, before we lost his signal without any further relocation. Five individuals died during tracking: two females died within the first two weeks after release, one male was poached three weeks after release, one female died in October and one male in May. Despite the fact that four transmitters

Table 1 Detailed information regarding the study sites

Study sites	North Bohemia	South Moravia	West Bohemia
SCI (Natura 2000 site)	CZ0424111	CZ0624119, CZ0624099	CZ0323151
WGS coordinates of the site centre	N 50.72040°, E 14.19308°	N 48.64370°, E 16.94528°	N 49.67171°, E 12.59807°
Habitat description	Large river with fragmental flood plain forests	Well-developed flood plain forests	Deciduous riparian forests within spacious spruce monoculture
Water regime	High amplitude of water level	Steady water level	Steady water level
Water character	Wide river with adjacent pools	System of alluvial rivers, natural river branches and artificial channels	Small upland streams
Mean water width (m)	100	5–50	<5
Mean elevation (metres above sea level)	125	150	575
Mean temperature (°C)			
In winter	0.9	2.4	−5.5
In summer	19.4	21.3	16.1
Annual precipitation (mm)	700–900	500–550	800–1200
Dominant riparian woody vegetation	<i>Salix</i> , <i>Populus</i> , <i>Corylus</i> , <i>Alnus</i> , <i>Acer</i>	<i>Salix</i> , <i>Acer</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Quercus</i> , <i>Populus</i> , <i>Prunus</i> , <i>Swida</i>	<i>Salix</i> , <i>Alnus</i> , <i>Betula</i> , <i>Populus</i> , <i>Acer</i> , <i>Picea</i>
Beaver dam systems ^a (%)	0.00	6.25	100.00
Population density ^b (families/kilometre)	0.29	0.28	0.21
No. of observed individuals / in families	7/5	13/8	13/8

^a Beaver dam systems means percentage of home ranges with beaver dams occurrence

^b Vorel et al. unpublished data

remained functional for more than 1 year, in analyses we entered only data from the first year of tracing.

We traced the animals regularly during the period when transmitters were functional; each individual was tracked at least every 3–4 weeks. Animals were followed from evening (one h before sunset) until morning (one h after sunrise). Positions of each individual were recorded at least hourly during the tracking campaign, to avoid obtain spatially autocorrelated data was the shortest interval among two consecutive fixes always half an hour.

Beavers were located using a Yagi antenna from at least 20 m away from the river bank (to avoid disturbing the individuals). We saved fixes, i.e. the position where the transmitter signal was strongest with the antenna held perpendicular to the linear water system. To determine the actual position of the beavers within the stream system, we used an orthogonal projection (in GIS software, ESRI 2000) to transfer the fixes to the central line of the water course. Neither the distance of the beaver from the researcher, nor the distances of the beaver from the shoreline were determined.

Data analysis

All analyses were conducted using the R software (R Core Team 2014). At first, we tested spatial autocorrelation of time series data; analysis (partial autocorrelation function in the R software, www.R-project.com) showed a 2-h lag as a minimal interval between two fixes, to avoid autocorrelated data. Therefore, we removed all fixes which did not respond to obtained lag; for

further analyses of space patterns we used only the purged dataset (*sensu* Harris et al. 1990). To define the beaver's home range, we omitted 5 % of the outlying fixes (in accordance with Powell 2000); thus, we included 95 % of the more central fixes to constitute the home range length. The length of the stream system within extreme fixes is often considered as valid home range size—one-dimensional approach (e.g. Fustec et al. 2001, Campbell et al. 2005). Appropriateness of this approach lacks for stream systems where beaver dam systems occur, because flooded areas by beavers usually comprise of important foraging areas (as well as banks). Thus, exclusion of dam systems out of the measurement of home range size (which in fact considers one-dimensional approach) might underestimate the real size of the home range. Whilst our beaver sites contained intense beaver dam activity, we therefore forsook measuring home ranges linearly and used a two-dimensional approach. The size of home ranges (HR₉₅) we expressed as the sum of 20-m wide strips of stream system (on both banks) within the 95 % fix extremes. Strips 20-m wide comprised most of beaver foraging activity (Vorel et al. unpublished data; Jenkins 1980; Nolet et al. 1994). When dams and beaver ponds occurred within HR₉₅, we included also entire flooded areas of beaver dam systems and its 20 m strips into its size. Seasonal HR₉₅ were defined using fixes obtained only during the appropriate season; the seasons we set as follows: autumn (23.9.–21.12.), winter (22.12.–20.3.) and spring (21.3.–20.6.).

Prior to testing the main hypothesis, we tested the question whether variation of the autumn's and winter's home ranges (HR₉₅) follows changes of autumn and winter

severity. We compared autumn's and winter's home ranges (HR_{95}) from one site (of one climate region) during 3 years. We related acquired home range sizes to the sum of daily temperatures of dates when the tracking campaign took place (separately per autumn and winter). Whilst autumns and winters during three years were diversely severe (i.e. mean autumnal temperatures were 8.6 °C in 2006, 10.3 °C in 2007 and 9.3 °C in 2009 and winter's were 2.4 °C in 2006/2007, -2.7 °C in 2007/2008 and -3.6 °C in 2009/2010), ANOVA showed that patterns of home range sizes in neither season did not follow the effect of seasonal year-to-year temperature shifts (autumn: $F_{test_2} = 1.343$, $p = 0.291$; winter: $F_{test_2} = 0.038$, $p = 0.963$). Thus, the variation of home range sizes is not attributable to seasonal severity at one site; therefore, it might be used for measures of differences in home range sizes based on variation among diverse sites. Home range sizes of beavers tracked during autumn 2009 and winter 2009/2010 were not used in further modelling analyses because of insufficient numbers of winters and spring's fixes.

Mixed modelling approach was taken to analyse variation of the home range size, because the structure of tested factors was loaded by complex of random effects. Built models asked HR_{95} as the explained variable, where the normal structure of errors was fitted (by square root transformation). Due to tracking limitations, we had to establish two models in the *wriv* site. All transmitters were lost at the end of winter or during spring. The first model (GLMMA) answered the variation during three consecutive seasons, whilst the sufficiently tracked individuals were only from two studied sites (West Bohemia [habitat *subm*] and South Moravia [habitat *lowl*]). Second, we established another model (GLMMb) where we used data from three different study sites recorded only during autumn and winter. In both established models, we defined random parts of model formula such hierarchical structure of effects: $-1|year/family/individual/season$. However, according to Crawley (2008, p. 640), we checked whether the complexity of random effects is necessary, or it is possible to simply the hierarchical structure as well as reduce overall complexity of the models, lower AIC was here used as indication of winning model among the tested. Whilst the simplification was justified for both GLMMs, then all random effects remained in models but in simplified structure of the random framework (for details see Crawley 2008).

In fixed effect part of model formula, we asked factors as *area*, *season*, and as covariate factors we controlled for *age* and *sex*. We used deleting test to establish best fitting model, based on lowest parsimony—evaluated with use of AIC (Burnham and Anderson 2004). Here, we used library *nlme* of the R 3.1.3 (R Core Team 2014) www.R-project.com.

We also estimated the extent to which HR_{95} overlapped between resident beavers and their neighbours; we quantified the size of the common area and the proportion of overlap relative to each adjacent HR_{95} .

Results

During the study period, we radio-tracked 33 beavers from 21 families, including 13 subadults, 20 adults, 21 males and 12 females (for details, see Table 2). The HR_{95} size did not differ (ANOVA: $F_1 = 1.06$, $p = 0.3060$) between males (5.03 ± 2.91 ha) and females (4.68 ± 2.67 ha). Although the mean HR_{95} of adults (5.14 ± 3.06 ha) was slightly larger than that of subadults (4.34 ± 2.06 ha), the difference was not significant (ANOVA: $F_1 = 0.50$, $p = 0.4820$). During 82 nights of tracking in three seasons, we obtained 5074 fixes (mean = 6.34 fixes per animal per night, with a range from 3 to 20 fixes per night). The greatest number of fixes were collected during autumn (3356), fewer during winter (999) and spring (719).

The GLMMA allowed testing home range sizes (HR_{95}) of 19 individuals living in two habitats during three consecutive seasons. The modelling showed that sizes of home ranges were influenced by the effects of habitat, season and age (for details see Table 3). HR_{95} were smaller in *subm* habitat than in *lowl* ($\beta = 74.357$, $p < 0.0001$), furthermore in both habitats home range sizes in spring were larger than autumn's ($\beta = 42.540$, $p = 0.025$), whilst home range size in winter were the smallest (although the difference was not significant, $\beta = -24.397$, $p = 0.193$). Mean autumnal size of HR_{95} was 4.44 ± 1.72 ha, winter size was 3.69 ± 2.40 ha and spring size was 6.76 ± 3.14 ha (for detailed information see Table 4 and Fig. 2). Although the factor age was significant ($\beta = 46.0124$, $p = 0.042$), it could not be considered because of insufficient occurrence of all factor levels across other factor groups. The difference of home range sizes among sexes was not substantial ($\beta = -15.611$, $p = 0.441$). No significant first order interactions were revealed between explanatory of the model.

GLMMb allowed analyse patterns of 27 sizes of beaver home ranges, whilst the individuals lived in three habitats where seasonal effect comprised only autumn and winter home ranges. Results showed substantial differences in HR_{95} only between habitats and seasons (without their mutual interaction); no other factors were revealed as contributing to understand the variation of HR_{95} , for more details see Table 3. Home ranges in *lowl* were larger than in *subm* ($\beta = 45.431$, $p = 0.002$), also HR_{95} in *wriv* were substantially larger in comparison with *subm* ($\beta = 46.011$, $p = 0.020$). When comparing *wriv* and *lowl* to each other, it seems that in both sites home ranges were quite similar; no effect was revealed ($\beta = 0.580$, $p = 0.975$). Mean HR_{95} size of *wriv* was 5.48 ± 2.48 ha, of *subm* it was 3.96 ± 2.74 ha and of *lowl* it was 5.74 ± 3.32 ha. Home ranges within this model were again larger in autumn in comparison to winter ($\beta = -25.358$, $p = 0.047$), here the difference was significant. Mean autumnal size of the HR_{95} was 4.50 ± 1.71 ha and mean winter size was 3.65 ± 2.15 ha.

Out of the twelve potential cases of contact between adjacent HR_{95} , we found only one instance of overlap between the home ranges of two neighbouring families; this occurred in

Table 2 Detailed information on the long-term radio-tracked beavers

ID	Habitat type	Sex	Age	Year of capture	Total no. of fixes	Autumn			Winter			Spring		
						d	f	HR ₉₅	d	f	HR ₉₅	d	f	HR ₉₅
1	<i>lowl</i>	M	S	2006	194	18	113	8.27	5	38	3.97	8	39	12.03
2	<i>lowl</i>	M	S	2006	82	16	63	2.74	3	17	2.74			
3	<i>lowl</i>	M	A	2006	173	18	110	4.44	5	37	1.73	6	20	11.35
4	<i>lowl</i>	M	A	2006	156	17	106	6.40	5	25	7.23	5	23	6.65
5	<i>lowl</i>	M	A	2006	195	18	121	2.27	5	46	9.49	7	25	6.21
6	<i>lowl</i>	F	A	2007	140	15	41	6.24	11	27	1.80	12	55	7.55
7	<i>lowl</i>	M	S	2007	155	17	65	6.48	12	35	6.85	13	40	6.44
8	<i>lowl</i>	M	S	2007	104	14	67	4.12	16	28	2.66			
9	<i>lowl</i>	M	A	2007	151	18	65	4.27	13	36	2.27	15	49	4.01
10	<i>lowl</i>	M	A	2007	132	12	58	1.77	12	43	7.47	12	31	8.49
11	<i>lowl</i>	M	A	2007	156	19	77	6.03	11	29	4.18	14	46	6.87
12	<i>lowl</i>	M	A	2007	142	15	68	7.82	16	26	5.30	16	40	5.42
13	<i>lowl</i>	M	A	2007	66	12	39	3.28	11	27	5.04			
14	<i>subm</i>	F	S	2008	260	11	125	5.38	5	44	2.19	9	59	11.24
15	<i>subm</i>	F	S	2008	257	11	126	5.81	5	43	3.90	9	57	6.11
16	<i>subm</i>	F	S	2008	240	11	132	4.63	5	49	3.90	6	46	10.73
17	<i>subm</i>	F	S	2008	224	13	158	2.48	4	34	2.39	3	21	5.30
18	<i>subm</i>	F	S	2008	140	12	118	7.64						
19	<i>subm</i>	F	S	2008	139	12	117	5.52						
20	<i>subm</i>	F	A	2008	241	11	127	4.36	5	43	3.70	9	55	13.51
21	<i>subm</i>	F	A	2008	212	12	143	2.92	5	46	1.18	2	22	0.06
22	<i>subm</i>	F	A	2008	213	12	157	4.42	4	47	1.44			
23	<i>subm</i>	M	S	2008	201	11	126	4.65	5	43	2.26	2	16	3.86
24	<i>subm</i>	M	A	2008	254	13	157	2.18	4	34	1.12	8	54	2.18
25	<i>subm</i>	M	A	2008	197	12	136	3.55	5	39	0.56	2	21	7.41
26	<i>subm</i>	M	A	2008	128	14	116	0.36						
27	<i>wriv</i>	F	S	2010	165	12	97	3.35	7	44	3.51			
28	<i>wriv</i>	F	A	2010	152	12	96	8.31	5	39	5.01			
29	<i>wriv</i>	M	S	2010	162	12	97	3.55	8	46	3.10			
30	<i>wriv</i>	M	A	2010	119	13	100	8.02						
31	<i>wriv</i>	M	A	2010	120	13	75	7.39	4	34	5.80			
32	<i>wriv</i>	M	A	2010	87	8	69	3.36						
33	<i>wriv</i>	M	A	2010	117	12	91	14.32						

lowl lowland floodplain forest of South Moravia, *subm* small sub-mountain streams of West Bohemia, *wriv* wide unregulated river of North Bohemia, *F* female, *M* male, *A* adult, *S* subadult, *d* number of days with fixes per season, *f* number of fixes in appropriate season, *HR₉₅* seasonal home range size in hectares *Total no. of fixes* sum of all fixes per focal individual (during all seasons)

the *subm* habitat during the spring. The area of overlap was 1.52 ha, i.e. 4.25 % of the adjacent home ranges.

Discussion

Our results showed that home range sizes seasonally vary, the shortest are during winter, then longer during autumn and the longest are in spring. Furthermore, we demonstrated that this

seasonal pattern show beavers living in different habitats; mean sizes of seasonal home ranges across the habitats followed similar patterns. On the other side, we proved substantial differences when comparing home ranges of three diverse habitats; beavers inhabiting small sub-mountain streams (*subm*) had significantly smaller home ranges in comparison to beavers living in fluvial habitats (*wriv* and *lowl*). Although we hypothesised a potential climate shift in spatial activity based on diverse climate conditions of three sites, we

Table 3 Results of GLMM analyses. In GLMMa, we tested variation of HR₉₅ in two different habitat types and three consecutive seasons; second model GLMMb analysed variation of HR₉₅ in three different habitat types and two consecutive seasons. Results of models are introduced in detail in the “Results” section

GLMMa—Two sites, three seasons					
	Beta	SE	DF	t value	p value
Intercept	155.027	19.597	52	7.911	0.000
Area					
<i>subm</i> × <i>lowl</i>	74.357	19.452	52	3.823	0.000
Season					
<i>autumn</i> × <i>winter</i>	-24.397	18.477	52	-1.320	0.193
<i>autumn</i> × <i>spring</i>	42.540	18.477	52	2.302	0.025
<i>spring</i> × <i>winter</i>	-66.937	18.477	52	-3.623	0.001
Age					
<i>Adult</i> × <i>subadult</i>	46.012	22.056	52	2.086	0.042
GLMMb—Three sites, two seasons					
	Beta	SE	DF	t value	p value
Intercept	224.732	10.941	50	20.540	0.000
Area					
<i>subm</i> × <i>wriv</i>	46.011	19.174	50	2.400	0.020
<i>subm</i> × <i>lowl</i>	45.431	13.632	50	3.333	0.002
<i>wriv</i> × <i>lowl</i>	0.580	18.531	50	0.031	0.975
Season					
<i>autumn</i> × <i>winter</i>	-25.358	12.475	50	-2.033	0.047

lowl lowland floodplain forest of South Moravia, *subm* small sub-mountain streams of West Bohemia, *wriv* wide unregulated river of North Bohemia

cannot confirm such reasoning of the variation—*wriv* and *lowl* habitats were not close in severity of winters and warmth of summers, but the observed home ranges (either seasonal or totally) were not different enough. Whereas we traced beavers of one habitat during three consecutive years (when diverse severity of seasons were evident) the autumnal and winter home range variation did not follow variation of seasons among the years.

It is evident that a seasonal variation in home range size (confirmed in a similar pattern across habitats) falls under ethological and population biorhythms of beavers, whilst

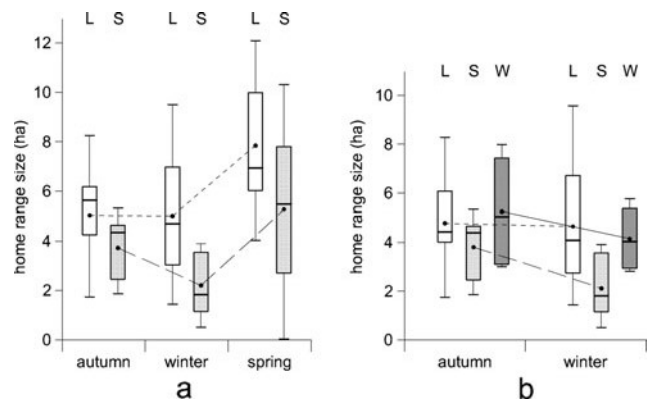


Fig. 2 Seasonal pattern of the HR₉₅ size **a** within two different habitat types in three consecutive seasons, in accordance with GLMMa and **b** within three different habitat types in two consecutive seasons, in accordance with GLMMb. Horizontal lines inside the boxes are medians, points represent mean home range sizes and the line connecting these points shows the trend in the home range size between consecutive seasons (each habitat type is distinguished by a different line style: lowland floodplain forests (L)—short dashed, small sub-mountain streams (S)—long dashed, and wide unregulated river (W)—full). Habitat types are differentiated by colours: lowland floodplain forests (L)—white, small sub-mountain streams (S)—light grey, and wide unregulated river (W)—dark grey

captured differences among habitats reflect rather habitat characteristics. As showed by Wheatley (1997b), habitat type influences the spatial activity of beavers. Our study, similarly as Wheatley (1997b), showed that beavers living in rivers exhibit larger home ranges than those creating beaver dam systems. Although we did not compare habitat quality allocated within home ranges of the focal individuals, the habitat richness (sufficient quality and quantity of resources) is probably the main cause of significant differences of home ranges among habitat types. As stated by Mitchell and Powell (2012), spatial activity of animals (which determines sizes and positioning of home ranges) in basic concentrates where rich food supply is located, and these behaviours imply formation of home ranges. Indeed, that is what we observed in our study sites; beavers tend to reduce spatial activity where is it possible. In general, when beavers flood parts of their home ranges by the dam system, they enlarge their efficient area because they improve the potential for more food supply. Furthermore,

Table 4 Mean seasonal home range sizes and SD (in hectares) for different habitat types, sexes and age classes

	Habitat type			Sex		Age	
	<i>subm</i>	<i>wriv</i>	<i>lowl</i>	F	M	S	A
Autumn	3.96 ± 1.75	6.65 ± 3.77	4.79 ± 1.71	4.85 ± 1.73	4.86 ± 2.88	4.50 ± 1.36	5.01 ± 2.88
Winter	2.14 ± 1.14	4.15 ± 1.23	4.66 ± 2.30	2.88 ± 1.15	4.10 ± 2.46	2.76 ± 0.70	4.03 ± 6.84
Spring	6.00 ± 3.60	—	7.45 ± 2.47	6.96 ± 3.55	6.65 ± 2.87	6.54 ± 2.46	6.84 ± 3.35
All	3.96 ± 2.74	5.48 ± 2.48	5.74 ± 3.32	4.68 ± 2.67	5.03 ± 2.91	4.34 ± 2.06	5.14 ± 3.06

subm small sub-mountain streams of West Bohemia, *wriv* wide unregulated river of North Bohemia, *lowl* lowland floodplain forests of South Moravia, F females, M males, S subadults, A adults

the foraging might be realised more secured, because dam systems are anti-predation provision against predators (Fryxell and Doucet 1991). There are two approaches to improve resources quantity and quality within home ranges. Firstly, it is the dam system building which enlarges internal parts of home ranges; secondly, it is the stretching of home range length along a water systems. However, the dam systems are probably more efficient because they provides more food supply opportunities within existing home ranges (Krojerová-Prokešová et al. 2010) without increasing of ranges of spatial requirements. Whilst the behavioural modification (i.e. dam building behaviour) is impossible in broad river habitats (i.e. on floating rivers with a width of more than 20 m), foraging in these habitats might be carried out only from the river banks, thus to meet the needs it is only one way of how to enlarge the home range size—stretching of spatial activity. Indeed, beavers on *subm*, where intense dam behaviour occurred, had substantially shorter and wider home ranges in comparison with sites in *lowl* and *wriv* habitat.

Home range sizes of *wriv* and *lowl* exhibited similar results, although the habitats were qualitatively different. Breck et al. (2001) demonstrated that a river system with a regulated water level (artificial dam systems) provides better conditions to improve beaver fitness; however, in comparison to a free-flowing river, they evidenced no detectable differences in home ranges of beavers. Although our *wriv* and *lowl* habitats represent similar habitats in case of water type, the water regime as well as food opportunities at these sites were both considerably distinct. Firstly, the habitat *wriv* is a free-flowing unregulated large river whilst in the *lowl* area the water regime is based on a system of slowly flowing rivers and channels (for detailed description see the Study sites section in [Materials and methods](#)); secondly, at *wriv* there are rarely fragmented riparian forms with willows and poplars as main trees (for detailed woody vegetation description see Vorel et al. 2015). In contrast (to *wriv*) in the *lowl* habitat, there are rich and widespread deciduous floodplain forests (dominated by maples, ashes, willows, oaks, etc., Vorel et al. 2015) accompanied by a well-developed system of river branches or channels. Thus, there are substantial differences when comparing both habitats (*wriv* vs. *lowl*); however, we showed that home range sizes of both habitats were almost identical and both significantly larger than in comparison to the *subm* habitat. Nolet and Rosell (1994) described seasonal differences in territory size as dependent on the time allocation. Thus, additional explanation for smaller sizes of home ranges with beaver dams (in *subm* habitat) might be that the dam maintenance needs more time to the detriment of territorial patrolling and consequently smaller home ranges might be more preferable.

Seasonal variation of animal space use is common across the taxonomic spectrum and is especially well-known for large mammalian species. There are two contradictory processes which cause seasonal variation. The first principle is that the poorest quality of resources during the winter season

enlarges home ranges to ensure the sufficient amount of resources when are of lesser quality, as for instance showed Säid et al. (2009) for roe deer. The second process says that there is restricted space activity due to energy balance ensuring thermoregulatory processes because during the colder months are higher energy expenditures (van Beest et al. 2011). Whilst beavers are able to collect and store food resources (as fat reserves or in built winter caches, e.g. Novakowski 1967), the first described general principle is probably not playing important role for beaver seasonal space use. But Nolet and Rosell (1994) and Wheatley (1997a) both showed restrictions of space use of beavers under colder conditions. Nolet and Rosell (1994) examined that travelling during territorial activity positively correlates with daily temperatures; they argue that restrictions are caused by the thermoregulation constraints caused by cold weather. Aleksuik and Cowan (1969) however mentioned winter depression in activity is not common for beavers across its whole range of distribution; animals in southern latitudes behave not so restrictive during winters in comparison to arctic beavers. Although we studied beavers under diverse climate conditions, we did not confirm the described shift in behaviour affected by climate; on the other side, beavers in this study did not fulfil such distinct climate regimes. However, seasonal variations in beavers' space use also reflect changing feeding needs and biorhythm throughout the year: energetic costs associated with territory defence (Rosell et al. 1998) and energy balance (the costs and benefits of energy yield) (Novakowski 1967; Lancia et al. 1982). Although we did not explicitly record the foraging activity of the tracked beavers, one might predict that spatial use will reflect seasonal changes in foraging due to seasonal variations in the accessibility and availability of the diet. Heterogeneously distributed food resources and intense preparation of food and fat reserves probably increase the home range size during autumn (Svendsen 1980; Nolet and Rosell 1994). Another aspect that causes larger spring spatial activity expansion of the home ranges after winter is most likely caused by more intense patrolling due to the defence of home ranges against intruders, primarily dispersing subadult beavers (Rosell and Nolet 1997; Rosell et al. 1998).

Showed seasonal pattern is not valid across a whole range of beaver distribution (both beaver species), because substantially diverse climatic conditions might influence the expression of seasonal behaviours of that showed in this study. In Manitoba (Canada), beavers must limit their territorial behaviour and seasonal foraging to the short period without ice cover (indeed, this period compresses late spring, summer and early autumn) because during the rest of the year, ice cover restricts all above-ice activities (i.e. foraging, territorial defences). In our study, long-lasting ice cover is uncommon (typical snow cover is observed for approximately 2–3 months of the year only in the *subm* habitat; ice cover is usual only in *subm* with duration app. 1 month, in *lowl* habitat occurring at most for 1 week).

Although beavers in our study maintained unfrozen accesses during ice cover days (the foraging was possible above ice cover) spatial use in the winter was still markedly reduced. Wheatley (1997a) has found that the autumn foraging sites were usually located within established summer home ranges (near the lodges); however, the food there was not used during the summer. In contrast to all previous authors, Bloomquist et al. (2012) documented a different seasonal pattern in Illinois (USA), a more temperate region (when compared to ours) without any ice cover days documented. There beavers established the largest home ranges during winter and the smallest ones during summer. The authors argued that the winter home ranges depend on the winter high water level fluctuations, and therefore, beavers forage within newly flooded areas. Although we also tracked several beavers on a highly fluctuating river (*wriv* habitat), we did not prove the described changes in the seasonal pattern. During our tracking period on the Labe River, three high amplitude fluctuations occurred (with a cumulative increase of more than 3, 5 and 7 m above the typical water level); however, we found no expansion of spatial use. On the other side, there still exist differences among climate for our and their study sites.

During late winter and spring, subadult beavers exhibit dispersal behaviour, and thus, they conduct several exploratory trips to nearby areas (Hodgdon and Lancia 1983; McNew and Woolf 2005; Bloomquist and Nielsen 2010). In principle, dispersal behaviour might expand the late winter and spring home range sizes of subadults in comparison with adults. For example, Havens et al. (2013) did not record this exploratory behaviour until the end of winter. In our study, we traced 7 subadults and 12 adult beavers (from autumn up to spring); when the adult's $HR_{0.5}$ were slightly smaller in autumn, larger in winter and smaller spring (not significantly). In our study, only one subadult female acted as an intruder when she visited the adjacent home range of another family several times (with three other tracked beavers). We believe that the spring overlaps of home ranges are related to the fact that subadults conduct exploratory trips into surrounding areas before dispersing. The number of cases of overlap in home ranges was lower in our study than those documented by Bloomquist et al. (2012), who also studied beavers in a dense population that was close to carrying capacity; However, they used fixed kernel procedure for home range capturing. In our opinion, the procedure artificially extends the proposed ranges of activity of the animals (here figures artefact of probabilistic approach), which at final might represent larger spatial requirements than in reality.

Our results showed no sex effects on the home range variation, notwithstanding Herr and Rosell (2004) showed minor disparities in space use when analysing home range sizes of adult males and females. However, they studied sexual dimorphism of space use from spring up to the end of summer, when the differences in home range sizes are more expectable than during the rest of the year—pregnant females are more restricted in spatial activity whilst males more patrol the home

ranges, and supply the paired females (Wilsson 1971). Whereas in our models, the summer data were not included then we did not obtained the proposed sexual effect.

The way how we estimated home ranges is uncommon in beaver literature (compare e.g. Wheatley 1997a; Fustec et al. 2001; Campbell et al. 2005; Bloomquist et al. 2012). Our aim was to equalise given differences of home range sizes come out of occupation of diverse habitat types (linear water systems vs. squared systems where beavers induced wetlands–dam systems); to fulfil to make compatible comparisons we used two-dimensional measuring of home ranges. It allowed us to include effective parts of linear home ranges to obtain home range areas where beavers carry forage regardless of complexity of utilised space. This approach came out of the premise that the food supply is the most important reason of existence of the home range concept (Mitchell and Powell 2012), than in fact we measured only efficient area of the home ranges. Seemingly is the two-dimensional approach for linear river systems redundant—due to the apparent multiplication of the length of occupied river system only by the size of 20-m wide belts (per each bank). However, if the flooded areas occurred within the established home ranges, is the one-dimensional interpretation inaccurate because of underestimating the real spatial use? The two-dimensional approach allows us comparing the home range sizes of beavers in river systems without dams to those containing the areas flooded by dam system.

Knowledge of home range sizes (and seasonal and habitat variation) should contribute in ecological studies as well as to proper management planning. At first, we propose the studies estimating population sizes require basic parametrization for beaver populations. We showed that space acquisition is spatiotemporally dependent what has to be considered in estimation of dynamics of different populations—the main tool for planning or optimisation of management tasks. Showed effects might help the understanding of the variation of beaver populations; also results showed that beaver dam systems are less demanding in space point of view and in fact more efficient in resources allocation. Our contribution also defined mean home range sizes for basic ecosystems in Central Europe, what essential data still lacks in recent beaver research.

Acknowledgments We are grateful to many fieldworkers who helped us with data collection, in particular, Josef Korbel, and also to (in alphabetical order) Vít Dvořák, Jan Horníček, Hana Kadlecová, Veronika Němcová, Michal Pihera, Marta Skálová and Kamila Šimůnková. This research was made possible by financial support from the grant VaV MŽP ČR SP/2D4/52/07 “Analysis of parameters for prediction of dispersion and dispersion model of European beaver in the ecosystems of central Europe” (2007–2010). Meteorological data provided Czech Hydrometeorological Institute. All applicable international, national and institutional guidelines for the care and use of animals were followed. The Agency for Nature Conservation and Landscape Protection of the Czech Republic issued the permissions for capturing and manipulating of beavers (00053/CS/SR/2006-Fr, 00223/LP/E/06, 00413/PA/E/06 and 923/CL/2007/AOPK).

References

- Aleksiuk M, Cowan IMT (1969) Aspects of seasonal energy expenditure in the beaver (*Castor canadensis* Kuhl) at the northern limit of its distribution. *Can J Zool* 47:471–481
- Aleksiuk M (1968) Scent-mound communication, territoriality and population regulation in beaver (*Castor canadensis* Kuhl). *J Mammal* 49:759–762
- Anděra M, Gaisler J, Savci CR (2012) Mammals of the Czech Republic. Czech Republic, Academia Praha
- Baker BW, Hill EP (2003) Beaver (*Castor canadensis*). In: Feldhamer GA, Thompson BC, Chapman JA (eds) Wild mammals of North America: biology, management, and conservation. Second edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, USA, pp 288–310
- Barták V, Vorel A, Šímová P, Puš V (2013) Spatial spread of Eurasian beavers in river networks: a comparison of range expansion rates. *J Anim Ecol* 82:587–597
- Bloomquist CK, Nielsen CK (2010) Demographic characteristics of unexploited beavers in southern Illinois. *J Wildl Manag* 74:228–235
- Bloomquist CK, Nielsen CK, Justin JS (2012) Spatial organization of unexploited beavers (*Castor canadensis*) in southern Illinois. *Am Midl Nat* 167:188–197
- Börger L, Dalziel BD, Fryxell JM (2008) Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecol Lett* 11:637–650
- Bradt GW (1938) A study of beaver colonies in Michigan. *J Mammal* 19:139–162
- Breck SW, Wilson KR, Andersen DC (2001) The demographic response of bank-dwelling beavers to flow regulation: a comparison on the Green and Yampa rivers. *Can J Zool* 79:1957–1964
- Burnham KP, Anderson DR (2004) Multimodel inference understanding AIC and BIC in model selection. *Sociol Method Res* 33:261–304
- Campbell RD, Rosell F, Nolet BA, Dijkstra VAA (2005) Territory and group sizes in Eurasian beavers (*Castor fiber*): echoes of settlement and reproduction? *Behav Ecol Sociobiol* 58:597–607
- Crawley MJ (2008) The R book. Wiley, New Delhi
- Davis JR, Gynn DC, Gatlin GW (1994) Territorial behavior of beaver in the Piedmont of South Carolina. *Proceedings of the Annual Conference of the Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies* 48:152–161
- ESRI (2000) ArcView GIS. Version 3.2. Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA, USA
- Fryxell JM, Doucet CM (1991) Provisioning time and central-place foraging in beavers. *Can J Zool* 69:1308–1314
- Fustec J, Lode T, Le Jacques D, Cormier JP (2001) Colonization, riparian habitat selection and home range size in a reintroduced population of European beavers in the Loire. *Freshw Biol* 46:1361–1371
- Halley D, Rosell F, Saveljev A (2012) Population and distribution of Eurasian beaver (*Castor fiber*). *Balt For* 18:168–175
- Harris S, Cresswell WJ, Forde PG, Trehwella WJ, Woollard T, Wray S (1990) Home-range analysis using radio-tracking data—a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Rev* 20:97–123
- Havens RP, Crawford JC, Nelson TA (2013) Survival, home range, and colony reproduction of beavers in east-central Illinois, an agricultural landscape. *Am Midl Nat* 169:17–29
- Herr J, Rosell F (2004) Use of space and movement patterns in monogamous adult Eurasian beavers (*Castor fiber*). *J Zool* 262:257–264
- Hodgdon HE, Lancia RA (1983) Behavior of the North American beaver, *Castor canadensis*. *Acta Zool Fenn* 174:99–103
- Jenkins SH (1980) A size-distance relation in food selection by beavers. *Ecology* 61:740–746
- Kollar HP, Seiter M (1990) Biber in den Donau-Auen östlich von Wien. Eine erfolgreiche Wiederansiedlung. [Beaver in the Danube wetlands east of Vienna. A successful reintroduction]. Verein für Ökologie und Umweltforschung, Wien. Austria
- Krojerová-Prokešová J, Barančková M, Hamšíková L, Vorel A (2010) Feeding habits of reintroduced Eurasian beaver: spatial and seasonal variation in the use of food resources. *J Zool* 281:183–193
- Lancia RA, Dodge WE, Larson JS (1982) Winter activity patterns of two radio-marked beaver colonies. *J Mammal* 63:598–606
- McNew LB, Woolf A (2005) Dispersal and survival of juvenile beavers (*Castor canadensis*) in southern Illinois. *Am Midl Nat* 154:217–228
- Metzger MJ, Bunce RGH, Jongman RHG, Múcher C, Watkins JW (2005) A climatic stratification of the environment of Europe. *Global Ecol Biogeogr* 14:549–563
- Mitchel-Jones AJ, Amori G, Bogdanowicz W, Krystufek B, Reijnders PJH, Spitzenberge F, Stubbe M, Thiessen JBM, Vohralik V, Zima J (1999) The atlas of the European mammals. T & AD Poyser Ltd., London, UK
- Mitchell MS, Powell RA (2004) A mechanistic home range model for optimal use of spatially distributed resources. *Ecol Model* 177:209–232
- Mitchell MS, Powell RA (2012) Foraging optimally for home ranges. *J Mammal* 91:1313–1321
- Müller-Schwarze D (2012) The beaver: its life and impact, 2nd edn. Cornell University Press, New York
- Nolet B, Rosell F (1994) Territoriality and time budgets in beavers during sequential settlement. *Can J Zool* 72:1227–1237
- Nolet BA, Hoekstra A, Ottenheim MM (1994) Selective foraging on woody species by the beaver *Castor fiber*, and its impact on a riparian willow forest. *Biol Conserv* 70:117–128
- Novak M (1987) Beaver. In: Novak M, Baker JA, Obbard ME, Malloch B (eds) Wild furbearer management and conservation in Northern America. Ashton-Potter Limited, Concord, Ontario, Canada, pp 283–312
- Novakowski N (1967) The winter bioenergetics of a beaver population in northern latitudes. *Can J Zool* 45:1107–1118
- Powell RA (2000) Animal home ranges and territories and home range estimators. In: Boitani L, Fuller TK (eds) Research techniques in animal ecology: controversies and consequences. Columbia University Press, New York, NY, USA, pp 65–110
- R Core Team (2014) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Rosell F, Bergan F, Parker H (1998) Scent-marking in the Eurasian beaver (*Castor fiber*) as a means of territory defense. *J Chem Ecol* 24:207–219
- Rosell F, Nolet BA (1997) Factors affecting scent-marking behavior in Eurasian beaver (*Castor fiber*). *J Chem Ecol* 23:673–689
- Rosell F, Sun L (1999) Use of anal gland secretion to distinguish the two beaver species *Castor canadensis* and *C. fiber*. *Wildl Biol* 5:119–123
- Rothmeyer SW, McKinstry MC, Anderson SH (2002) Tail attachment of modified ear-tag radio transmitters on beavers. *Wildl Soc Bull* 30:425–429
- Said S, Gaillard JM, Widmer O, Débias F, Bourgoïn G, Delorme D, Roux C (2009) What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer. *Oikos* 118:1299–1306
- Svendsen GE (1980) Seasonal change in feeding patterns of beaver in southeastern Ohio. *J Wildl Manag* 44:285–290
- Šafář J (2002) Novodobé rozšíření bobra evropského v České republice [Modern distribution of the Eurasian beaver (*Castor fiber* L., 1758) in the Czech Republic]. *Příroda* 13:161–196
- van Beest FM, Rivrud IM, Loe LE, Milner JM, Mysterud A (2011) What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *J Anim Ecol* 80:771–785
- Vorel A, Šafář J, Šimůnková K (2012) Recentní rozšíření bobra evropského (*Castor fiber*) v České republice v letech 2002–2012 (Rodentia: Castoridae) [Recent expansion of *Castor fiber* in the

- Czech Republic during 2002–2012 (Rodentia: Castoridae)]. *Lynx* 43:149–179
- Vorel A, Válková L, Hamšíková L, Maloň J, Korbelová J (2015) Beaver foraging behaviour: seasonal foraging specialization by a choosy generalist herbivore. *Behav Ecol Sociobiol* 69: 1221–1235
- Wheatley M (1997a) Home range size and patterns of use in the taiga of southeastern Manitoba: I. Seasonal variation. *Can Field Nat* 111: 204–210
- Wheatley M (1997b) Home range size and patterns of use in the taiga of southeastern Manitoba: III. Habitat variation. *Can Field Nat* 111: 217–222
- Wilsson L (1971) Observations and experiments on the ethology of the European beaver (*Castor fiber* L.): a study in the development of phylogenetically adapted behaviour in a highly specialized mammal. *Viltrevy* 8:115–266
- Zahner V (1997) Der Biber in Bayern. Eine Studie aus forstlicher Sicht [Beaver in Bayern. A study from forest view]. Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Freising, Germany

Beaver foraging behaviour: Seasonal foraging specialization by a choosy generalist herbivore

Aleš Vorel¹ · Lenka Válková² · Lenka Hamšíková¹ · Jaroslav Maloň² · Jana Korbelová¹

Received: 5 July 2014 / Revised: 5 May 2015 / Accepted: 5 May 2015 / Published online: 14 May 2015
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2015

Abstract Classical theory states that generalist foragers should specialise to maximise their net energy intake on a temporal basis. Within broad distributions, generalists select optimal food sources; however, the availability and representation of selected food items in the diets of generalist consumers vary geographically. Conversely, specialists, within their entire range, concentrate on specific food resources, and their diets remain constant in varying environments. The distributions of highly palatable food resources might influence the foraging patterns of species with opportunistic foraging behaviours. We used the Eurasian beaver (*Castor fiber*) as a model for what is considered an opportunistic generalist herbivore. We analysed whether the beavers' foraging pattern could show specialisation. Five beaver populations living in diverse environments were evaluated, and their diet choices for overwintering were examined. Our data indicated low proportions of generality with regard to the beavers' foraging behaviours. Within 110 territories, we observed that beavers did pursue choosy opportunistic strategies, though only to a small extent. Although we confirmed the established knowledge that beavers prefer to browse mainly poplars and willows, we also found that, contrary to many published studies, their preferences occurred regardless of riparian vegetation composition. While the beavers examined in this study

preferred six genera of woody vegetation, we argue that they may have been inclined primarily to use two genera with regard to both food choice and spatial territory placement. Thus, the opportunistic feeding behaviours of generalists observed in this study may be influenced by evaluation under varying conditions.

Keyword *Castor* · Foraging · Beaver · Herbivory · Generalist · Opportunists

Introduction

The factors affecting animals' diet choices are commonly interpreted in the context of optimal diet theory (Pulliam 1974), which proposes that a particular foraging strategy aims to maximise certain components related to fitness (e.g. rate of energy intake), which depends on the energy content of alternative prey, encounter rates, and how effective the forager is at detecting, capturing, handling and digesting the prey.

Herbivorous foraging behaviour can be basically categorised as generalist or specialist, depending upon the given species' habitat and food niche (Herrera and Pellmyr 2002). Staddon (1983) postulated that the most important consideration for foragers is their net rate of energy intake. This intake has direct consequences for diet choice, allocation of foraging time to patches, and spatial search patterns in heterogeneous environments. Thus, the generalists always select to consume the most optimal food sources; however, the availability of food items in the environment and their representation in the consumers' diets vary markedly with geographic distribution. Conversely, specialists concentrate on specific food sources within their entire range, and their diets remain constant even in a varying environment. Stephens and Krebs (1986) proposed that the specialisation of generalists occurs

Communicated by K. E. Ruckstuhl

✉ Aleš Vorel
vorel@fzp.czu.cz

¹ Department of Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, 165 21 Prague, Czech Republic

² Department of Ecology, Faculty of Science, Palacký University, tř. Svobody 26, 771 46 Olomouc, Czech Republic

when a particular resource is abundant and its quality provides a high energy yield. On the other hand, increasing handling time decreases the net benefit of the selected resource. Thus, past a certain threshold, selective diet choice becomes unprofitable and the foragers utilise alternative resources with lower energy yield. The transposition from generalist to specialist foraging behaviour has been studied along habitat and climatic gradients (Panzacchi et al. 2008) and is also known to occur seasonally (Green and Flinders 1980). Individual differences in behavioural patterns also have been described (Woo et al. 2008).

Although broadly confirmed transitions along the generalist–specialist continuum have been stated (reviewed by Bolnick et al. 2003), it is not clear whether this is a common pattern. It is uncertain whether species conventionally known as generalists might adopt specialisation anywhere when the food web contains a highly profitable diet item, and we lack information on how foragers behave in heterogeneous habitats. Theory suggests that conspecific individuals behave similarly, but that they may use different resources or niches (Hutchinson 1957; Belovsky 1986). Bolnick et al. (2003) noted individual specialisation of foraging patterns under conditions of heterogeneous resource distribution and quality. Obviously, a generalist's diet is regionally moderated by the distribution of sufficient resources, foraging behaviour and patch size. Hence, foraging behaviour varies depending upon the possibility to maximise energy intake in a given area (Belovsky 1978; Crawley 1983; Gross et al. 1993).

We used the Eurasian beaver (*Castor fiber*) as a model species for large, opportunistic and choosy generalist herbivores and studied how foraging behaviour potentially varies according to regional habitat heterogeneity. Both beaver species (Eurasian as well as North American *Castor canadensis*) are large territorial rodents with similar feeding behaviours. Wilsson (1971) and Svendsen (1980) defined their food niches to consist of three vegetation categories (aquatic plants, grass and forbs, and woody plants), with each component's proportion in the diet fluctuating seasonally. The relative consumption of these diet components varies geographically. While Svendsen (1980) described aquatic plants as constituting a substantial component of the diet, Ganzhorn and Harthun (2000) documented a regionally lower consumption of this resource. Although few recent studies (e.g. Milligan and Humphries 2010; Severud et al. 2013) have found aquatic plants to comprise an important component of the diet either during summer or winter, that source is rather more typical for colder regions (i.e. boreal or subarctic). In contradiction to other authors (e.g. Heidecke 1989; Law et al. 2014), Krojerová-Prokešová et al. (2010) found for the Central European region no indication of aquatic plants among foraged food items. During autumn and winter, when green vegetation is unavailable, beavers forage largely on the bark (and

cambium) of woody vegetation (Jenkins 1979; Nolet et al. 1994; Krojerová-Prokešová et al. 2010). Beavers' potential diet is comprised of many woody plant species within their wide distribution (Novak 1987), thus their feeding behaviour corresponds to the commonly known "opportunistic foraging strategy" (Nolet et al. 1994; Haarberg and Rosell 2006). When willows and poplars (including aspens) dominate in occupied areas, then these genera are detected in the diet (across the north–south gradient of the beavers' distribution) (Hall 1960; Aleksyuk 1970; Basey et al. 1990; Fryxell and Doucet 1993; Fryxell et al. 1994). By contrast, in other habitats with diverse riparian compositions, beavers consume the prevailing genera, such as alders, birches, rowans and others (Wilsson 1971; Haarberg and Rosell 2006). To date, no comprehensive study of beavers' foraging behaviour across diverse habitat types has been conducted. The aforementioned authors conducted foraging studies focused on single ecosystem types, describing narrow ranges of food availability and foraging behaviours.

Like other vertebrate herbivores, beavers forage on available resources to maximise long-term energy intake (Doucet and Fryxell 1993). This foraging strategy also improves optimal energy intake during the critical pre-winter and winter phase of the year, which is the most important phase for beavers' survival and reproduction. However, for beavers, nutritionally rich forbs are available mainly in the summer season—mainly for temperate regions (Svendsen 1980). Nevertheless, Aleksyuk and Cowan (1969) showed how in cold regions diet composition and extreme climatic factors might directly impact the animals' overwintering, inasmuch as beavers' daily activity and body size decrease with declining winter temperature and low diversity of riparian stands (also Smith et al. 1991).

Our objective was to evaluate the beavers' pre-winter and winter forage in relation to regional variations in available resources. Due to the negligible consumption of forbs and aquatic plants during the winter, we assessed only the woody vegetation diet component. We examined the collective foraging behaviours of beaver families within various studied sites, and then we tested which deciduous woody vegetation would be selected at the overall population level in a given site. We hypothesised that if beavers are opportunistic feeders, their forage will favour the most dominant woody vegetation at the various sites. Because our results revealed high selectivity of just two woody genera, we decided to accept and further test the alternative hypothesis: during overwintering beavers are selective feeders. Here, we assumed that during winter beavers might be highly selective only for a few food items regardless of their availability at various sites. Thus, we subsequently tested whether feeding pressure prevails in proportion to the ratio of abundance of the preferred woody vegetation in the studied sites. We predicted that if narrow foraging exists it would be evident when beavers' foraging of preferred

woody vegetation increased, even as the proportional resource availability declined.

Materials and methods

Study area

The fieldwork was carried out in temperate broadleaf and mixed forests within Central Europe. We selected five different environments occupied by beavers in the Czech Republic (for details, see Table 1 and Fig. 1). The free-living beaver populations had originated through spontaneous migrations from neighbouring countries (Germany and Austria), where successful reintroduction programs have been implemented (Halley and Rosell 2002). The selected habitats within human-made continental landscapes offer various environmental conditions with regard to characteristics such as bodies of water, land use, level of urbanisation and landscape management (Table 1). Except for land use (level of human exploitation), vegetation composition is the most dominant environmental factor characterising diverse habitat conditions for beavers. In Český les (CL), riparian vegetation is comprised of alders (*Alnus* spp.), spruces (*Picea* spp.) and birches (*Betula* spp.). In Chropyňský luh (CH), willows (*Salix* spp.), poplars (*Populus* spp.), alders and maples (*Acer* spp.) are most abundant. Similarly, in Labe (LA), willows are dominant with a small contribution from poplars. The riparian composition of Niva Dyje (ND) is comprised primarily of willows, maples, ashes (*Fraxinus* spp.) and poplars. Finally, in Soutok–Podluží (SP), ashes dominate, followed by maples, oaks (*Quercus* spp.) and willows (detailed species composition of the studied sites is in Table 3).

None of the studied populations are either under hunting pressure or predated by large carnivores (able to pursue adult beavers). The five studied populations are well developed and far beyond the initial phases of colonisation (Barták et al. 2013).

Although dam and lodge building behaviour is not common in four of the five populations, it is evident on a small scale, as constructions occur here occasionally (dams occur in <1 % of territories, lodges are constructed on at most 5–10 % of all territories; AV et al. unpubl. data). There is well-developed building behaviour at the Český les site (CL), where beavers live in lodges and on beaver pond systems. At the time of sampling, we observed that the construction of dams and lodges had been completed on the majority of territories; newly built or reconstructed buildings were recorded on up to 10–20 % of all territories (Vorel et al. unpubl.). However, a substantial proportion (unquantified) of felled woody vegetation was used here as construction material.

Territory utilisation analysis

During the winter of 2007/2008, we evaluated within the studied sites the number and demarcation of sites recently occupied and used by beavers (i.e. ‘territories’ in our terminology, while the utilisation of space actively occupied by one beaver family was theoretically determined using a stochastic process). We inspected all areas surrounding the water bodies in the selected sites—as real or potential beaver habitat—to record signs of beaver spatial activity (channels, dams, resting places, slides, scent marking as well as cuttings of trees or shrubs). By surveying the area on foot or by boat, we collected and spatially located all fresh marks and recorded only those marks made during autumn 2007 and winter 2007/2008. We focused on locating and assessing shelters (i.e. lodges and bank burrows) or winter stores in active use, as well as determining scent marks.

The shelters and other locations of beaver activities were transposed in ESRI ArcGIS 9.3 software (ESRI, Redlands, California, USA) to the central line of bodies of water. Then, we used the *KernSmooth* package (Wand and Ripley 2013) to apply a kernel density estimation (KDE; bandwidth selector is implicitly included in the package) to the data. We determined a territory to be where KDE spatially clustered beaver activity marks around an active shelter, i.e. a territory patch included

Table 1 Description of studied sites where beaver foraging was carried out

Name of site	Abbreviation in text	Character	Coordinates	Elevation (m a.s.l.)	Woody vegetation canopy	Majority land use	Usual flooding
Český les	CL	Small sub-mountain watercourses	49° 40' 16" N 12° 33' 57" E	550	30–50 %	Pasture	No
Chropyňský luh	CH	Agricultural landscape	49° 26' 26" N 17° 18' 24" E	210	10–30 %	Agriculture	Yes
Labe	LA	Large river	50° 45' 03" N 14° 11' 20" E	120	10–30 %	Industry	Yes
Niva Dyje	ND	Deciduous forests and Agricultural mosaic landscape	48° 47' 54" N 16° 50' 16" E	150	40–100 %	Timber production	Yes
Soutok–Podluží	SP	Flood plain forests	48° 40' 49" N 16° 56' 37" E	150	40–100 %	Timber production	Yes

All sites had been occupied by beavers at least 15 years. All of them are Sites of Community Importance under Natura 2000 in the Czech Republic (Fig. 1). These differ by type of water environments, land use and levels of urbanization and landscape management

Fig. 1 Distribution of studied sites in the Czech Republic, locations are marked with solid polygons: *CL* Český les, *CH* Chropýňský luh, *LA* Labe, *ND* Niva Dyje, *SP* Soutok–Podluží



all beaver activity marks in one unimodal kernel cluster (containing active shelter). The borders of the territories were defined as areas where kernel estimations reached zero density or where the densities of other clusters began to increase in neighbouring territories. Such borders were projected into the GIS environment as territory borders (polygon layer).

Food resource availability

The available woody vegetation was described numerically during the springs and summers of 2006, 2007 and 2008. The entire river system of each studied site was divided into belts 10 km long. Due to large differences in both size and complexity of the studied sites, the proportions of mapped belts differed among them. The general rule was that the larger a site the lower was the proportion of belts used within the site. We randomly selected belts to be mapped while using between 10 and 20 belts per site to cover at least 40 % of the utilised territories with belts. In each such selected belt, the vegetation was assessed within patches 50 m long and 10 m wide (i.e. the nearest riparian belt projecting 10 m outward from the shoreline) on each bank (in total, 400 patches per belt). The width of 10 m was chosen in accordance with Nolet et al. (1994), who have shown that most beaver activity occurs within 10 m from the water line. Our observations corroborated those of Nolet et al., as we found that beavers were primarily active in close proximity to the riparian zone. Woody vegetation was identified at the genus level (available species composition per each site are provided in Table 2), and five field researchers estimated the proportions of genera in each patch. For each genus, we classified the proportion of treetop

at ground cover per patch (50×10 m); proportions were categorised as occurrences of <5, 5–40 and >40 %, and genera were measured separately at the tree and the shrub level. Subsequently, both levels of woody vegetation within a patch were combined. For the foraging analysis, we used only the proportion of all clumped woody vegetation per patch (regardless of growth form).

Beaver diet

We summarised the use of woody vegetation during February 2008, while we only quantified the fresh cuts (as indicated by the clean and light coloration of those cuttings) that had resulted from pre-winter and winter consumption (cuts were felled from early autumn woody feeding activity in September/October 2007 up to February 2008). Foraging during this period suggests effort to improve energy intake for overwintering, as it exceeds the daily consumption requirements. During this period, beavers were building food caches and developing body fat, both of which are necessary for their overwintering survival. Thus, we noted all freshly cut trunks and branches (when beavers were able to nibble the bark and foliage of those plants from the ground or water). Although we were not able to evaluate whether cut vegetation was eaten or stored, we nevertheless propose that most of those cuts made during the overwintering period are intended for consumption. Standing woody genera only having peeled bark and no bite marks in the wood, as well as incomplete felling of stands, were omitted from consideration as forage. When beavers felled the woody vegetation, we assumed that the majority of the usable biomass from this cut vegetation was

Table 2 Description of species of the woody vegetation detected in the studied sites

	CL	CH	LA	LP	ND	SP
<i>Acer pseudoplatanus</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Acer campestre</i>				x	x	x
<i>Acer negundo</i>				x	x	x
<i>Acer platanoides</i>	x		x	x	x	x
<i>Alnus glutinosa</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Alnus incana</i>	x			x		
<i>Betula pendula</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Betula pubescens</i>	x			x		
<i>Carpinus betulus</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Cornus sanguinea</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Corylus avellana</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Crataegus laevigata</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Crataegus monogyna</i>						x
<i>Euonymus europaeus</i>	x	x		x	x	x
<i>Fraxinus excelsior</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Fraxinus angustifolia</i>		x			x	x
<i>Juglans regia</i>		x	x	x	x	x
<i>Picea abies</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Populus nigra</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Populus×canadensis</i>		x	x	x		
<i>Populus×canescens</i>		x		x	x	x
<i>Populus alba</i>				x	x	x
<i>Populus tremula</i>	x	x	x		x	x
<i>Populus spinosa</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Prunus padus</i>		x		x	x	x
<i>Prunus domestica</i>					x	x
<i>Prunus cerasifera</i>					x	
<i>Quercus petraea</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Quercus robur</i>		x	x	x	x	x
<i>Robinia pseudoacacia</i>		x	x	x	x	x
<i>Rosa canina</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Salix alba</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Salix caprea</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Salix cinerea</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Salix fragilis</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Salix×rubens</i>				x		
<i>Salix triandra</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Salix viminalis</i>				x		x
<i>Sambucus nigra</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Sorbus aucuparia</i>	x	x		x	x	x
<i>Sorbus torminalis</i>				x		x
<i>Tilia cordata</i>	x	x		x	x	x
<i>Tilia platyphyllos</i>	x			x		
<i>Ulmus glabra</i>	x			x		
<i>Ulmus laevis</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Ulmus minor</i>		x		x	x	x
<i>Viburnum opulus</i>		x			x	x

consumed. Little or no biomass was used as building material (except at CL, where building activity was more common), but the majority of branches and trunks used for construction were barked (i.e. bark was consumed before use for construction). Occasionally, we found that beavers did not use all completed cuts (mainly trunks); the proportion of used trunks or branches was higher than the proportion of those remaining. The genus was determined for each grazed tree or shrub, and its diameter was recorded in the appropriate category (0.5–2.5, 2.6–6, 6–12, 12–20, 20–30, 30–40, 40–50 and ≥50 cm). Those cuts with the diameters smaller than 0.5 cm were not evaluated because there was no clear evidence of grazing by beavers. We determined foraging in all patches in which we evaluated the food resource availability. GPS coordinates for each grazing location were also recorded.

Data analyses

Resource availability

The woody vegetation at all (50×10 m) patches was quantified. The availability of a given genus was represented as its ground cover in each patch (in m²), i.e. category of genus's canopy at ground cover multiplied by patch size. The data were entered in ESRI ArcGIS 9.3 software (ESRI, Redlands, California, USA), where each recorded genus per patch was attributed to the centroid of the patch (point layer) with a value estimating its categorical canopy in the patch.

Comparison of vegetation composition among sites

We compared the composition of riparian forests among studied sites using the vegetation descriptions obtained from our analyses described above. First, we clumped all previously mapped patches (of size 50×10 m) into vegetation strips of 200×10 m. We then checked the spatial autocorrelation of the data clustered within these strips. The results showed (autocorrelation measured by Moran's I index=0; Z score=-0.54 standard deviations) that strips were spatially random at distances of 15 km. Therefore, we compared vegetation only in strips regularly spaced 15 km apart (strips were proportionally distributed according to size of studied sites). For our comparisons of vegetation composition, we only used those genera whose total representation (per all strips) exceeded 0.5 %. The relationships among the sites were determined using canonical correspondence analysis (CCA) in the CANOCO 4.5 package (Microcomputer Power, Ithaca NY, USA).

Beaver consumption estimation

We summarised the beaver diet to estimate the actual amount of biomass for a given genus utilised within a patch. First, the asymptotic curve model of distribution of individual cuttings

($n=31,102$ units) in diameter categories was fitted (nonlinear least squares equation):

$$Y = A_{\text{sym}} - R_0 \cdot e^{-l_{\text{rc}} X}$$

with regression parameters $A_{\text{sym}}=0.012704$, $R_0=0.590678$, $l_{\text{rc}}=-1.160745$, obtained using the *nlme* statistical package (Pinheiro et al. 2007) in R (R Development Core Team 2009). All medians for each diameter category were acquired from the fitted curve. The diameter category (i) median (dm_i) was used in the general allometric volume and biomass equation for hardwood species (alder, ash, aspen and willow) in accordance with Jenkins et al. (2004), Muukkonen and Mäkipää (2006) and Muukkonen (2007):

$$bm_i = \exp^{-2.2094 + 2.3867(\ln dm_i)}$$

where bm_i is total biomass (kg). Jenkins et al. (2004) have stated a biomass ratio equation dividing aboveground biomass into four main components: stem bark, stem wood, coarse roots and foliage. Only the ratios of stem bark and foliage were used as potential sources of beavers' diet. Finally, useful biomass for beavers was expressed as:

$$bm_{\text{sum}} = \sum bm_i \times n_i \left(\exp^{-4.0813 + \frac{5.8816}{dm_i}} + \exp^{-2.0129 + \frac{-1.6805}{dm_i}} \right),$$

where bm_{sum} is the summation of beavers' feeding activity at one location for one genus, and n_i is the number of cuts in the diameter category for the given genus at a particular location. Thus, we obtained a comparable volume measure of the biomass utilised for each foraged genus in each analysed patch.

Preference indices

We used two formulae to express the relationship between beavers' feeding behaviour and the riparian vegetation. First, we compared the availability of stands for beaver food consumption across entire studied sites; design-I of resource utilisation (*sensu* Thomas and Taylor 2006) was evaluated using the selectivity index (Jacobs 1974). A positive value for index $\ln Q$ indicates a preference for a resource when it is utilised by beavers proportionally more than its representation in the riparian stands. Conversely, values below zero are obtained when beavers use proportionally less than the resources available. The test of significance was established according to Jenkins (1979): one degree of freedom compared with the χ^2 distribution.

Second, we used Manly's selection ratios (Manly et al. 2002) to establish a model design-II (Thomas and Taylor 2006). The estimations of beavers' food consumption and the previously mapped available resources in each utilised territory were used. In a GIS environment, we combined the estimated availability of woody vegetation per patch with

localised beaver consumption; both parameters were attributed to a polygon layer representing utilised territories by determining the w index (for equation and test of White–Garrott statistics, refer to Manly et al. 2002).

Sequentially, principal component analyses (eigenanalyses) (Calenge and Dufour 2006) were performed on each sampled population. We used the *adehabitat* package (Calenge 2006) in R (R Development Core Team 2009). The analyses used the previously stated Manly's selection ratios per territory, where the feeding behaviour within a territory was compared with its riparian stand composition. The final ordination was projected on the basis of the two best factorial axes. Their explanatory contribution was equal to the White–Garrott statistic (White and Garrott 1990) of the axis per the sum of all White–Garrott statistics in the analysis. The significance of an axis's White–Garrott statistic was evaluated using a χ^2 distribution, with degrees of freedom matched to the number of resulting axes.

Feeding pressure on highly preferred poplars and willows

We summarised the relationship between the availability and selection indices of the two main positively selected genera: willows and poplars (all following analyses were carried out separately for the two woody vegetation genera). First, we tested whether the variability of nonzero values of Jacob's selectivity indices in territories varied among sites. Due to unequal variances and non-normal distribution, we used the nonparametric Kruskal–Wallis test. We used Bonferroni's correction for multiple comparisons. Further, we tested whether there was any significant effect among the studied sites in terms of availability of poplars and willows (each genus was analysed separately). We used analysis of covariance, where the response variable was the preference index (with log-normal transformation) and the independent variable was the availability of woody vegetation at the selected site as covariate.

Results

Territory utilisation—population sample size

The number of beaver territories was evaluated in 875 km of aquatic environments (total availability of water bodies). We identified 207 recently used territories here, and the numbers of territories in the estimated sites ranged from 11 to 79. The density of estimated territories was similar (number of territories/length of water bodies, mean=0.23; range=0.21–0.27), as was the rate of occupied water bodies from the total available water ecosystems (sum of territory length/water body length, mean=0.39; range=0.31–0.52). The riparian vegetation was estimated across a total of 599 km. Although

the proportions of the estimated territories in the studied sites were unbalanced, the ratios of the territories to the analysed riparian vegetation in a site were always greater than 42 % (sampled/total, mean=53 %; range=42–100 %), with a minimum of 11 territories at one site and a maximum of 33 territories at one site.

Comparison of vegetation composition among sites

At the studied sites, we selected 173 strips of riparian vegetation to compare the compositions of vegetation among areas. In the established strips, we detected 22 genera of woody vegetation, which allowed us to conduct the comparisons. The correspondence analysis revealed significant differences in the vegetation compositions of the surveyed sites (Monte Carlo test with 999 permutations, $F=16.50$, $P=0.01$). The first axis, representing vegetation composition among studied sites, explained 28.2 % of variability in the reduced model. The vegetation patterns showed clear differences among riparian stands along the occupied water bodies (Fig. 2).

We identified three diverse vegetation clusters (similar habitats) among the five studied sites. Similarity was detected among productive forests in low-lying flood plains, i.e. sites ND and SP (for abbreviations, see Table 1). Woody vegetation composition was also similar among sites near rivers with higher water level fluctuation, i.e. sites LA and CH. The composition of riparian vegetation in the site with small brooks at higher elevation (CL) differed largely from those of all other sites.

Beavers' consumption

We evaluated 11,980 patches of vegetation alongside water bodies settled or actually unused by beavers; we determined 38 genera of woody vegetation to be available for beaver consumption here. In the patches, we found 31,102 gnawed trunks or branches, and cuts were found only on 22 of the 38 available genera, suggesting 16 genera were avoided. Observed cuts were considered to have been consumed by beavers (we were unable to evaluate the proportion of actually consumed to unconsumed grazing). Available deciduous woody vegetation comprised 96.1 % of the riparian stands studied. Although coniferous trees represented 3.89 % of the stands, their usage by beavers did not exceed 0.01 % of the total gnawed trunks or branches (Table 3). The volume of fallen woody vegetation determined by February 2008 represented 668,569 kg of usable biomass (bark, cambium, thin branches and foliage).

The percentages of willows and poplars selected among the studied sites varied, ranging from 23.8 to 73.1 % for willows and from 16.3 to 54.6 % for poplars (Table 3). The combined usage of these two genera as a percentage of the totals in all studied sites varied from 78.4 to 94.4 % (Fig. 3, Table 3). By

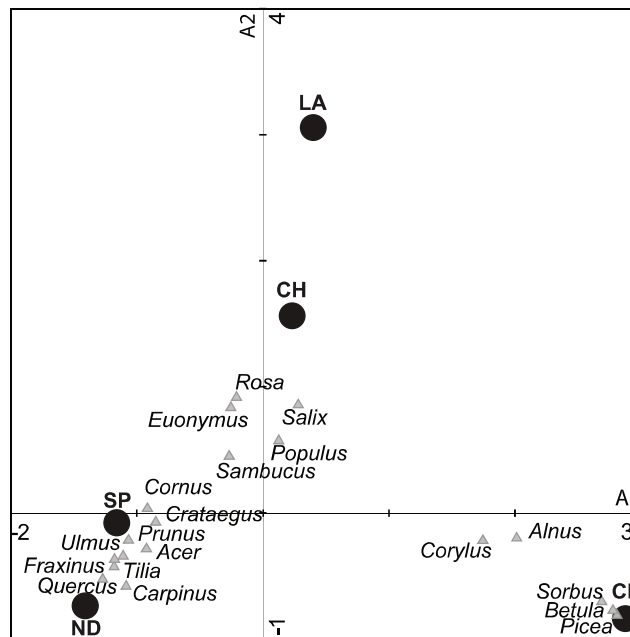


Fig. 2 Canonical correspondence analysis (CCA) of relationships of riparian vegetation similarity or dissimilarity in the studied sites. Ordination was acquired on the basis of CCA of regularly spaced sampled patches (for more details see methods). Similarity of studied sites (black circles) is based on trees' relative abundance (triangles), the picture shows projection of the data with use of first two axes (axes A1 and A2 are evident within the picture) having highest explanatory values. Evident three clusters defined by similar distribution at riparian vegetation level: flood plain forests (ND Niva Dyje, SP Soutok–Podluží), rivers with intense water level fluctuation (LA Labe, CH Chropyňský luh) and sub-mountain watercourses (CL Český les)

contrast, the combined proportions of both genera within the available vegetation composition varied in the range of 13.3–78.9 %. Willows predominated in three of the studied sites, while poplars were the second most abundant woody vegetation at two sites (Table 4).

Preference indices

The detailed feeding behaviour comparisons of available and used sources at the territorial level showed a similar foraging pattern. When Jacob's indices were used, willow and poplar values never fell below zero. Hence, both genera were always positively selected; the values of the indices were in the ranges of 0.31 to 2.10 for willows and 0.82 to 4.58 for poplars. The strong preferences for both genera occurred everywhere and did not depend on the variations of both stands with regard to available resources (Table 4). There was no evidence to indicate that, in the studied sites, any other abundant genera were positively preferred. In two studied sites, beavers preferred common hazel (*Corylus* spp.) and common hawthorn (*Crataegus* spp.). At one site, *Prunus* spp. and rowans (*Sorbus* spp.) were positively selected (Table 4). Each of these four

Table 3 Comparison of woody vegetation genera available and used

	Salicaceae		Remaining genera		Number of genera		Number of preferred genera	
	Available	Used	Available	Used	Available	Used	Salicaceae	Rem. Gen.
CL	13.34 %	78.40 %	84.80 %	21.59 %	15	12	2 (20+24)	4 (3+3+2+3)
CH	46.83 %	92.23 %	50.57 %	7.76 %	20	9	2 (14+8)	
LA	78.99 %	94.41 %	22.87 %	3.60 %	16	5	2 (4+4)	1 (2)
ND	17.34 %	78.54 %	83.02 %	18.60 %	20	11	2 (17+16)	
SP	28.40 %	78.71 %	69.95 %	21.27 %	20	13	2 (25+17)	1 (1)

Shown separately are percentages of willows and poplars (combined into one value) and all other woody vegetation (combined into a second value). Also shown are numbers of genera other than willows and poplars available and used. Finally, there is summarized how many genera (within the utilised territories) were preferred (for Salicaceae and other genera separately), with the values in brackets indicating the number of territories where particular genera were preferred

less preferred genera represented less than 1 % of the total riparian vegetation composition.

Eigenanalysis showed that foraging in the majority of territories was ordered along the first two axes, which corresponded with distribution of willows and poplars (Fig. 4a–e). The explained variability of the model based on the direction of willow and poplar vectors among sites varied between 85.8 and 99.7 %. When we tested all territories together (Fig. 4f), their distribution pattern was also explained by the first two axes,

which comprised 84.9 % of model variability. Only 7.2 % of the territories (8 out of 110) were found in quadrants that did not correspond with the distribution of willows and poplars.

Feeding pressure on highly preferred poplars and willows

Willow stands were not present as an available resource in 2.7 % (3 of 110 territories in total) of established territories, while poplars were absent in 14.5 % (16 of 110). Only two

Fig. 3 Proportions of main woody species used at study sites as food (estimated biomass). Proportions on bars represent the most foraged woody species. Shown are only those species the proportions of biomass from which relative to the totals for all sites exceeded 1 %. The willows and poplars are combined into a single category. Proportions are shown per each studied site (CL Český les, CH Chropyňský luh, LA Labe, ND Niva Dyje, SP Soutok–Podluží) and for all study sites together (ALL)

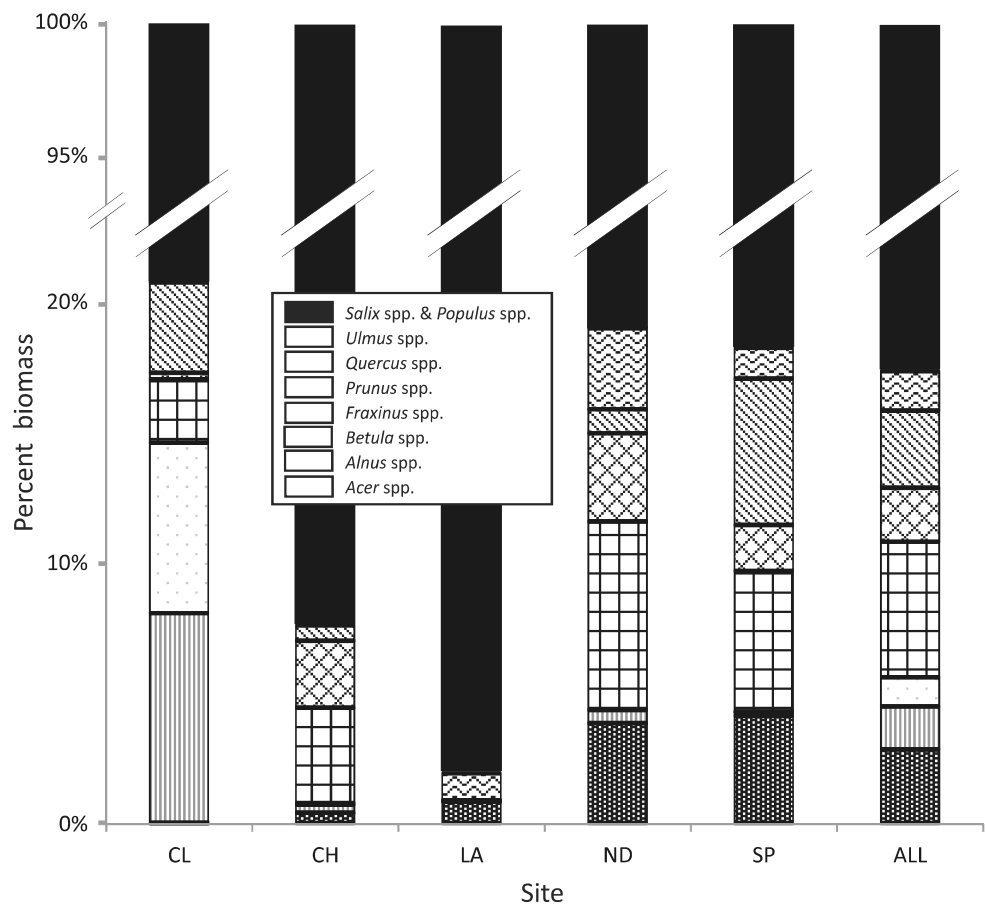


Table 4 Predominance of woody vegetation according to genus in terms of availability (dom.), consumption by beavers (used), and their Jacob's selection indices (ind.) in the five studied sites

Genus	CL			CH			LA			ND			SP		
	dom. %	used %	ind.	dom. %	used %	ind.	dom. %	used %	ind.	dom. %	used %	ind.	dom. %	used %	ind.
<i>Acer</i>	1.52	0.07	-3.06	8.72	0.41	-3.14	2.67	0.79	-1.23	16.75	3.97	-1.58	13.70	3.76	-1.40
<i>Alnus</i>	42.90	7.97	-2.09	7.45	0.31	-3.25	5.11	0.02	-5.72	0.67	0.15	-1.53	4.87	0.49	-2.35
<i>Betula</i>	15.44	6.51	-0.90	0.66	0.04	-2.80	1.27	–	–	0.08	0.02	-1.21	0.27	–	–
<i>Carpinus</i>	0.10	0.06	-0.54	0.09	–	–	0.53	–	–	2.66	0.70	-1.36	0.78	0.49	-0.47
<i>Cornus</i>	0.02	*	-2.13	2.08	0.05	-3.80	0.11	–	–	1.88	0.02	-4.73	6.77	0.39	-2.91
<i>Corylus</i> §	0.28	0.38	0.37	0.21	0.07	-1.13	0.47	1.77	1.34	0.03	*	-3.09	0.25	0.04	-1.86
<i>Crataegus</i> §	0.02	0.04	0.50	0.45	–	–	0.02	–	–	3.67	0.24	-2.75	0.70	0.88	0.23
<i>Euonymus</i>	0.02	–	–	1.08	–	–	–	–	–	0.14	*	-7.10	0.76	*	-8.05
<i>Fraxinus</i>	**	2.44	***	6.93	3.69	-0.66	1.84	*	-5.14	27.49	5.22	-1.93	12.28	7.10	-0.61
<i>Juglans</i>	–	–	–	0.49	–	–	0.01	–	–	0.04	–	–	0.51	0.01	-4.50
<i>Picea</i>	23.03	–	–	0.19	0.04	-1.61	0.01	–	–	0.01	–	–	0.08	–	–
<i>Populus</i> §	1.39	54.61	4.58	12.36	24.33	0.82	6.52	16.27	1.02	5.28	26.83	1.88	11.88	32.33	1.27
<i>Prunus</i> §	0.14	0.26	0.69	2.81	2.58	-0.09	0.10	0.02	-1.86	5.66	1.70	-1.25	5.50	3.29	-0.54
<i>Quercus</i>	**	3.44	-0.31	2.12	0.57	-1.33	0.25	–	–	12.82	5.43	-0.94	2.48	0.91	-1.02
<i>Robinia</i>	–	–	–	0.84	–	–	1.98	–	–	0.13	–	–	1.33	0.07	-2.94
<i>Rosa</i>	0.01	–	–	1.20	–	–	2.18	–	–	0.67	*	-4.71	1.04	*	-7.27
<i>Salix</i> §	11.95	23.79	0.91	34.47	67.90	1.39	72.47	78.14	0.31	12.06	51.71	2.06	16.52	46.38	1.48
<i>Sambucus</i>	0.58	0.06	-2.20	9.53	–	–	0.15	–	–	0.61	0.00	-7.89	8.35	0.02	-6.29
<i>Sorbus</i> §	0.31	0.35	0.19	0.03	–	–	–	–	–	0.00	–	–	0.02	–	–
<i>Tilia</i>	0.11	*	-3.60	3.29	*	-5.72	–	–	–	2.73	*	-5.42	3.61	0.80	-1.53
<i>Ulmus</i>	0.30	0.02	-2.52	1.11	–	–	4.00	1.01	-1.41	6.30	1.15	-1.75	5.53	3.02	-0.63
<i>Viburnum</i>	–	–	–	0.12	–	–	–	–	–	0.02	*	-5.16	0.06	–	–

Indices of positively selected trees (index >0) are shown in italics, while an index of a positively selected genus with minority predominance (under 1 %) is marked in italics

Studied sites are CL Český les, CH Chropyňský luh, LA Labe, ND Niva Dyje, SP Soutok–Podluží

Symbols: § indicate genus at least once positively selected; – proportion of genus used by beavers not detected

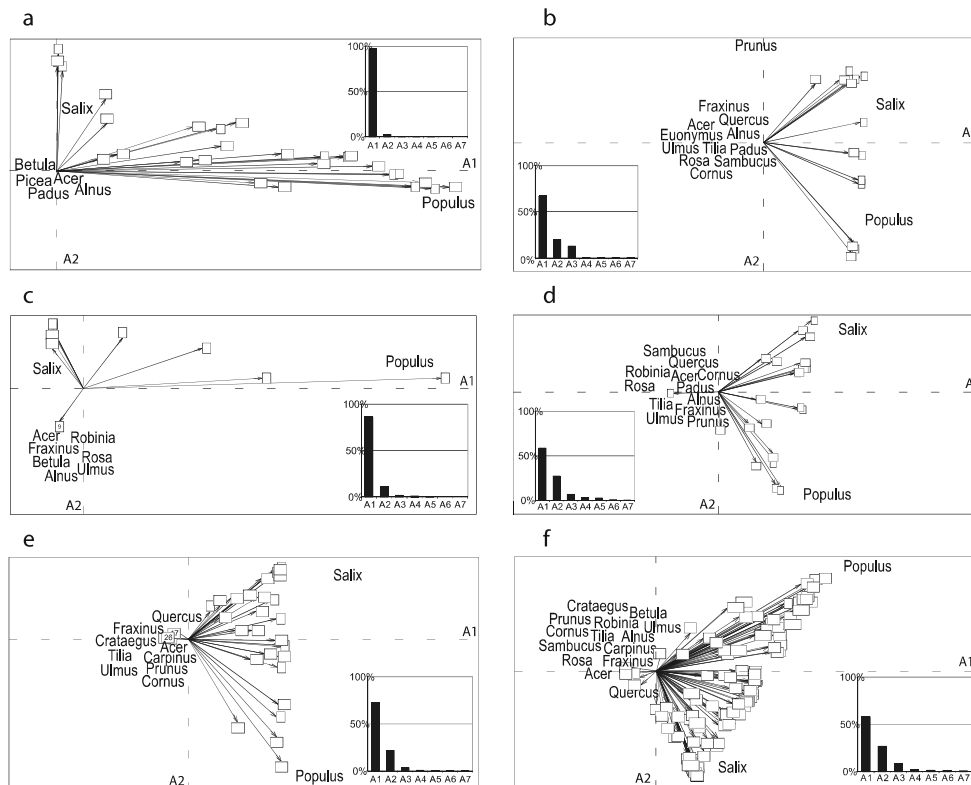
*Proportion of genus used by beavers lower than in 0.01 %; ** Predominance of genera under detectable level, *** Unable to calculate Jacob's selection index

territories had neither willows nor poplars. A high proportion of all available willow stands in the studied sites was included in the established territories (in the range of 61.1–83.0 %). Poplars covered a smaller extent of the established territories, as beaver families included between 32.9 and 76.5 % of total poplar stands into the studied sites.

Differences between the availability of poplars and willows at the selected sites were determined in this study, and variability of its preference indices was also detected. These values (particularly within each territory) were sequentially used for interaction testing. For instance, the variability of poplars' preference indices was the highest for CL of all sites (significantly higher in comparison to other sites; Kruskal–Wallis test, $H_4=36.72, P<0.001$). By contrast, the variability of poplar stands as available resource was the lowest at this site (for CL significantly lower in comparison to other sites; Kruskal–Wallis test $H_4=13.87, P=0.008$). The analyses of the interaction between the volume of available poplar and

beavers' feeding behaviour (represented by the territorial preference indices) revealed a positive interaction (ANCOVA, $F_{5,62}=52.55; P<0.001$). Poplar consumption significantly depended on the resource availability; as the predominance of poplar decreased, its selection as a resource increased (Fig. 5a). The availability of willow stands also differed within studied sites (Kruskal–Wallis test; $H_4=38.11, P<0.001$). Additionally, the variability of willow preference indices differed significantly among the sites (Kruskal–Wallis test; $H_4=28.42, P<0.001$). The foraging pattern showed on poplars selection (inverted power of selection to predominance of available resource) was observed also in willows. When we tested the interaction between the variation of willow preference indices (per studied site) and the availability of willow stands (both on territorial level), the intensity of willow consumption (most apparently for CH and LA) significantly decreased as the proportion of willow woody vegetation in the riparian stands increased (Fig. 5b).

Fig. 4 Eigenanalysis combining ordination of territories foraging with woody vegetation availability in riparian forests. Feeding behaviour of beavers (for each utilized territory—represented by empty rectangle) is arranged with distribution of willows (*Salix* spp.) and poplars (*Populus* spp.). Picture shows projection of the data with use of first two axes (axes A1 and A2 are evident within the picture), where the explanation of the eigenanalysis by the first two axes (marked as A1 and A2) is at highest levels. Graph in the corner of each ordination presents the explanation level (White–Garrott statistics) for each axis of the model (bars labelled by A1–A7). All five studied sites are shown individually and in total (a CL Český les, b CH Chropyňský luh, c LA Labe, d ND Niva Dyje, e SP Soutok–Podluží, f all study sites)



Discussion

We have reported beavers’ foraging sampled in dissimilar habitats. Although the available resources in our sites consisted of many types of woody vegetation commonly reported as being preferred by beavers (Hall 1960; Novak 1987; Nolet et al. 1994; Haarberg and Rosell 2006), we focused on only six genera in this study. Additionally, poplars and willows comprised the majority of the total grazed woody vegetation, regardless of their availability within the riparian stands. The preference indices for both of these genera increased as their availability decreased in the riparian vegetation. In our studied sites, willows and poplars were still highly preferred regardless of the composition of the riparian stands, and foraging of these genera increased proportionally with their increasing rarity.

Grazing on willows and poplars has been broadly studied, and beavers’ selectivity of both genera has been asserted; many authors have sampled the foraging behaviours of North American beavers: Novakowski (1966), Brenner (1967), Aleksuik (1970), Jenkins (1975) and Jenkins (1980) as well as of Eurasian beavers: Wilsson (1971), Nolet et al. (1994) and Haarberg and Rosell (2006). The results of these studies, however, describe the beavers’ preferences within only one selected ecosystem. Furthermore, their sample sizes usually represent small numbers of territories. A few more extensive studies on Eurasian beavers have been conducted. For instance,

Danilov and Kan’shiey (1983) based their foraging report on hundreds of beavers in Russia; Erome and Broyer (1984) studied a large-scale settlement in the Rhône Valley; and Heidecke (1989) reported findings with regard to woody vegetation felling of 825 individuals on the River Elbe. Nonetheless, in these studies, it is not clear whether documented foraging comprised preference indices or only showed frequency of the vegetation selection. Thus, a comprehensive study of the plasticity of beaver foraging has not been conducted for either Eurasian or North American beavers.

To test opportunistic feeding strategies in beavers, we selected sites containing diverse habitats with markedly different riparian forest compositions. Our goal was to study the interactions among beaver foraging patterns and different resource availabilities in habitats. While the relative proportions of genera of woody vegetation varied among studied sites (Table 4 and Fig. 3), beaver consumption patterns did not proportionately depend on the abundance of woody vegetation. Outside of willows and poplars, only two genera were positively selected in more than one site (hawthorns and hazels), though their existence at both sites was minor. Although both of these genera were also present in the other sites, they were negatively selected in all except for the two aforementioned sites. Thus, it is likely that their selection was occasional and did not indicate any general foraging pattern (rowans were preferred in 5.5 % of all territories and hazels in 8.2 %). Similarly, we could make the same assumption with regard to the

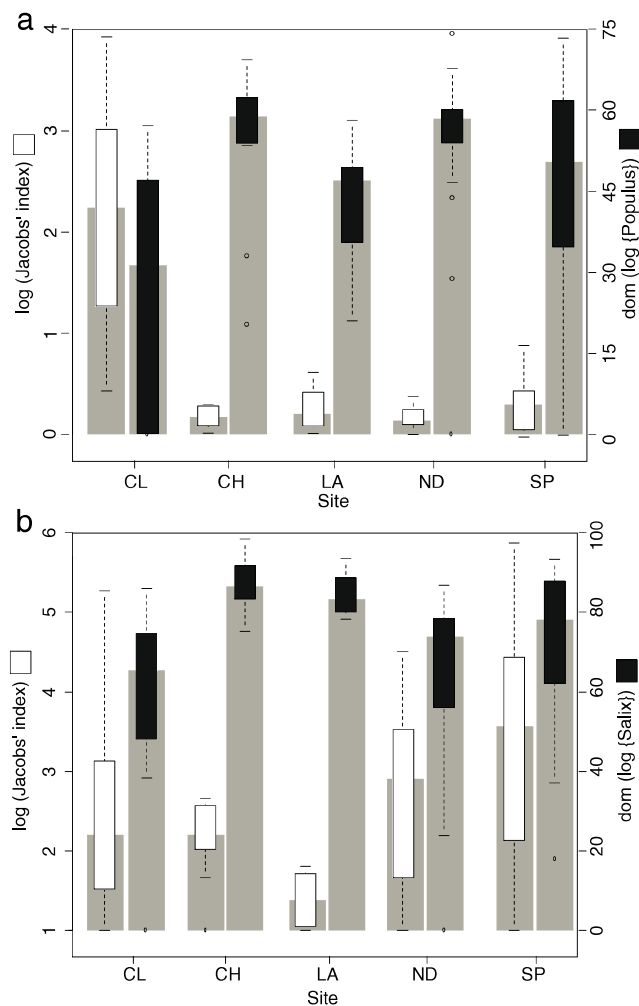


Fig. 5 Interaction of feeding pressure on species with its availability in the riparian stands at the studied sites (shown separately for poplars (a) and willows (b)). Feeding pressure (selectivity index) is low where the species (poplars or willows) is abundant (highly dominant). With decreasing dominance (species is rarer), the foraging of the resource (selectivity index) is increasing. For each studied site (CL Český les, CH Chropyňský luh, LA Labe, ND Niva Dyje, SP Soutok–Podluží), two metrics (white and black boxplots) are always shown. Grey bars indicate median value for each metric. White boxplots (shifted to normalized logarithmic scale) indicate feeding pressure expressed as Jacob's index. Black boxplots (shifted to normalized logarithmic scale) indicate availability shown as proportional dominance of stand relative to all riparian vegetation. Error bars representing variation of values within 95 % range out of total

observed preferences for *Prunus* spp. and rowans (each one preferred only at one site). Although *Prunus* spp. were much more abundant in the CH, ND and SP sites, they were much more frequently unselected than selected; beavers preferentially foraged *Prunus* spp. only in CL (in only two territories), even though they were rare here. It seems that occasionally beavers exhibit a preference for sparsely occurring species. Even in locations where *Prunus* spp. were more abundant, for example, in the majority of territories, the genus was not selected (in ND and SP); however, where it was less available

we evidenced selection exceptionally (e.g. in CL site). Incidentally, this demonstrates the purpose of using preference indices. While on the one hand the indices might show foraging patterns on a broad level; on the other hand, they can uncover infrequent deviations and atypical individual behaviour that is partly hidden. Otherwise, in general, only two genera appeared to have important roles in beavers' foraging patterns: poplars and willows were positively selected at all sites, and the proportions of both genera in overall consumption were major—in total, more than 80 % of the biomass utilised by the individuals was represented by willows and poplars (Fig. 3). Haarberg and Rosell (2006) also indicated a preference for willow consumption, though alders were predominately consumed (although not positively selected). In our site CL (environmentally similar to southern Norway habitats), alders were dominant in riparian areas, but alder consumption was low and the species appeared to be avoided by beavers. In terms of estimated biomass consumption in CL, we found willows and poplars to be the most foraged woody vegetation (sum of consumption was almost 79 %), while other genera (including alders) comprised 20 % of consumed vegetation. High consumption and selectivity of ashes or maples have been mentioned by many authors (e.g. Belovsky 1984; Heidecke 1989; Müller-Schwarze et al. 1994 (only for the genus *Acer*, although for *Acer rubrum* they documented strong avoidance)). At our sites, these species were noticeably foraged, but their consumption was never substantial and both genera were more often avoided than they were selected (see Table 4). The reason for this discrepancy between this study and previously published studies probably lies in the previous small sample sizes and in the non-homogeneous distribution of maples and ashes in riparian forests in comparison to the broadly distributed Salicaceae (a taxon more adapted to and evolved for riparian forests). Furthermore, the effect of less preferred ashes and maples in our habitats is probably not so evident due to the relatively sufficient availability of the two dominant genera, willows and poplars.

The beavers in our study utilised the willow and poplar stands in the studied territories as much as possible. The beavers inhabited riparian stands that included either poplars or willows or both (in 99.1 % of established territories). Territory delimitation was determined by the distribution of both woody vegetation and the allocation of beavers across the studied sites. Thus, beavers also selected localities wherein willows and poplars prevailed among riparian vegetation. In utilised territories, however, there was no crossover in the sense of significant reorientation of foraging behaviours towards more abundant but less nutritious sources; no such effect was observed at sites with either lower poplar or willow availabilities. In addition to these genera, beavers did not exhibit any global pattern for allocation of the other genera in riparian forests. Inclusion of the specific (ideal) riparian forests in the population territorial system might help beavers to increase and

simplify the optimisation of their food choice, which would contrast the findings of Holt and Kimberell (2007), who stated that an optimal forager is more likely to generalise its feeding behaviour if the supply of selected resources decreases with usual variations in environmental conditions; this scenario would likely be valid until population density markedly increases. By contrast, Müller-Schwarze and Schulte (1999) documented shifts in foraging patterns due to density-dependent processes in the population.

The exclusive position of willows and poplars within the beaver diet is probably based on their higher digestibility, especially in the case of poplars. Doucet and Fryxell (1993) documented their shorter retention time when compared to other genera. Hall (1960) showed how consumption of overgrazed poplars is continuously replaced by proportionally higher consumption of willows. His explanation for this is based on slower re-sprouting of poplars in comparison to willows. Moreover, the Salicaceae contain much greater volumes of nutrients in comparison to other woody vegetation (Nolet et al. 1994). Although in general beavers have energetically poorer food when depending only on woody vegetation (Aleksiuk and Cowan 1969; Wilsson 1971), additive consumption of other than woody vegetation (more common from spring to early autumn, according to Wilsson 1971 and Kollar and Seiter 1990) probably provides more accessible nutritive components (e.g. protein, sodium and iron (Nolet et al. 1994; Ganzhorn and Harthun 2000)). Thus, higher consumption of Salicaceae (over other woody species) could reduce the nutrient deficit (occurring mainly during winter). There might be a strong positive association between beavers and poplars and willows. This could be considered, too, as a result of co-evolution within a prey–predator interaction. In general, woody vegetation reacts to intense grazing both by improving biomass regrowth (i.e. increasing initiation of sprouts) and

further by releasing phytohormones that inhibit consumption by grazers (reviewed by Bryant et al. 1991). The described reactions probably evolved during coexistence of the prey and its predators. The digestibility of Salicaceae is very favourable for beavers (Doucet and Fryxell 1993), but the woody vegetation resists too-intensive exploitation by a strong defence that involves the growth of repulsive young sprouts (Boege and Marquis 2005). Basey et al. (1988, 1990) provided evidence that beavers are selective in relation to the age of poplar growth they consume due to the production of secondary metabolites by juvenile poplar re-sprouts.

The observed narrowing of the diet (strong selection of poplars and willows) might also have an adaptive behavioural explanation, based on Belovsky's theory (1984) that beavers are energy maximisers. First, there is a trade-off between foraging yield (net energy intake per time for allocation and acquisition) and energy losses (handling time restricted by predation risk). As postulated by Stephens and Krebs (1986), if the preferred food source is highly abundant, the individuals focus on its consumption and the animal emerges as a food specialist. The more the primary food source varies in abundance and fails to meet the energy requirements of the individuals, the more the individual is obliged to use another and less adequate food source, thereby adopting more generalist foraging behaviours. The appearance of a transition point at which feeding behaviour moves from generalist to specialist strategy depends upon access to a high-quality and abundant food item (as measured by the benefit/handling time ratio). Regarding handling time, the proximity or ease of access generally is crucial. This might be expressed as distance of the food from water (Belovsky 1984) but also as hardness of the cut trees (Müller-Schwarze et al. 1994). If one regards poplars and willows as high-quality food for beavers (documented for North American beavers by Doucet and Fryxell 1993;

Table 5 Feeding behaviour observed in studied sites in comparison to other published results across Europe where similar patterns of available woody vegetation have been found

Referred article	State	Netherlands	France	Norway	Germany
	Region	Biesbosch	Rhona Valley	Telemark County	Steckby, Magdeburg
	Cited from	Nolet et al. (1994)	Erome and Broyer (1984)	Haarberg and Rosell (2006)	Heidecke (1989)
	Predominant woody veg.	Willows	Willows, poplars	Alders, rowan, willows, birches	Willows, poplars, alders, oaks, elms
	Preferred woody veg.	Willows	Dogwood, poplars, willows	Willows, rowans, birches	Poplars, willows
This study	Similarity to our study site	LA	CH	CL	ND
	Predominant woody veg.	Willows	Willows, poplars	Alders, birches, willows	Ashes, maples, oaks, willows
	Preferred woody veg.	Poplars, willows	Willows, poplars	Poplars, willows	Willows, poplars

All genera are given in descending order according either to their predominance or preference

Studied sites are CL Český les, CH Chropyňský luh, LA Labe, ND Niva Dyje

Fryxell and Doucet 1993; Veraart et al. 2006), then the beavers at our sites demonstrated feeding behaviour strategy that narrows diet to only these genera (and they also select sites with sufficient availability of the Salicaceae).

We were not able to evaluate the proportion of the winter diet that was represented by aquatic plants. Svendsen (1980) has empirically quantified the proportion of woody to nonwoody food as 25:6.2 kg per month in the winter diets of North American beavers. Although he and other American authors have confirmed that aquatic plants are an important source of energy even during winter (supplementing woody vegetation), this notion has not been clearly demonstrated for Eurasian beavers. Furthermore, our decision to assess winter food diets consisting entirely of the woody vegetation component was also based on regional evidence. In analysing beaver faeces, Krojerová-Prokešová et al. (2010) found evidence only of rare utilisation of just one aquatic plant in a central European sample (the sites sampled in that study and the present study are nearly identical). Although several authors have suggested that aquatic plants represent an important food item for Eurasian beavers (e.g. Heidecke 1989), information regarding its proportion in their diet during winters is lacking. For North American beavers, however, Northcott (1971) demonstrated that aquatic plants are an important component of beavers' diets, though he also showed that this source plays an important role in the diet mainly from spring to autumn.

The foraging behaviours studied here were evaluated only at the territorial level (110 territories), thereby excluding the possibility of identifying an individual's diet choice (design-I of resource utilisation) (Thomas and Taylor 2006). The assessed feeding behaviour for each territorial unit (containing animals grouped into the unique territory) represents the foraging pattern for all members of the beaver family. Thus, the described foraging pattern represents the behaviours of approximately 400–500 animals (assuming mean abundance per territory is 4–5 individuals (Zurowski and Kasperczyk 1986; Rosell and Parker 1995; Campbell et al. 2005; AV et al. unpubl. data)). Although some local and individual differences among the studied animals may exist (Bolnick et al. 2003; Egas et al. 2005), the common behaviour pattern was unambiguous in our large sample. Our analyses are supported by our use of identical methodologies among diverse habitat conditions, as we obtained comparable results showing common beaver foraging behaviours under varying environmental conditions. Because the majority of existing articles discussing the foraging patterns of Eurasian beavers have examined food selection in one region with a constant composition of riparian vegetation, we sought to strengthen our

results across a broader European range. We compared the results observed at our studied sites with articles describing studies carried out in habitats with similar compositions. Our comparisons (Table 5) showed similar foraging patterns among comparable sites, which imply that beavers found in regions comparable with our sites (within diverse habitats across Europe) behave in a manner similar to that which we observed.

Conclusions

As our data indicate a low proportion of generality in the foraging behaviours of beavers, we conclude that during overwintering, beavers preferentially selected willows and poplars across all studied sites. Both genera also constituted a major portion of the total volume of consumed biomass. This observation resulted from the methodology applied in all studied sites, wherein we derived equations for summarising the biomass of cut woody vegetation. The combined usage of biomass of poplars and willows as a percentage of the totals at all studied sites varied between 78.4 and 94.4 %. The foraging pattern also indicated the inclusion of poplar and willow stands in utilised and defended territories. We have demonstrated a general pattern of feeding behaviour that may occur under conditions found across a wide range of habitats within continental Europe. While there were deviations from the general feeding strategy described in our study (e.g. due to different individual diet preferences or locally diverse compositions of riparian stands), these deviations were local and minor. Moreover, the comparisons of diet in varying environments showed very similar patterns. We verified this foraging pattern in a sample of approximately 500 beavers in five diverse populations. In view of our large sample size, we contend that during overwintering, beavers exhibit consistent and narrow spatial and foraging for specific woody species, such as willows and poplars. Contrary to the view of beavers as opportunistic, such feeding behaviour could indicate much greater specialisation with regard to these two genera.

Acknowledgment We would like to thank to our main field colleague J. Korbel. Also, our thanks go to K. Konečná for her English reviews and to J. Douda for his ordination analysis. For assistance in the field, we thank S. Baker, M. Cvoligová, V. Dvořák, K. Fuksová, J. Matrková, M. Mazalová, M. Pihera, V. Spurná, H. Slezáková, J. Šimčík, and K. Šimůnková. This research material has been produced with grant support from the Ministry of Environment of the Czech Republic (SP/2d4/52/07) and support of The Agency for Nature Conservation and Landscape Protection of the Czech Republic.

Ethical standards All experiments comply with the current laws of the Czech Republic. We did not use to manipulation with animals demanding special issues of Agency for Nature Conservation and Landscape

Protection of the Czech Republic (state nature conservation authority of the Czech Republic).

References

- Aleksiuik M (1970) The seasonal food regime of arctic beavers. *Ecology* 51:264–270
- Aleksiuik M, Cowan IMT (1969) The winter metabolic depression in arctic beavers (*castor canadensis* kuhl) with comparisons to California beavers. *Can J Zool* 47:965–979
- Barták V, Vorel A, Šímová P, Puš V (2013) Spatial spread of Eurasian beavers in river networks: a comparison of range expansion rates. *J Anim Ecol* 82:587–597
- Basey JM, Jenkin SH, Busher PE (1988) Optimal central-place foraging by beavers: tree-size selection in relation to defensive chemicals of quaking aspen. *Oecologia* 76:278–282
- Bbasey JM, Jenkins SH, Miller GC (1990) Food selection by beaver in relation to inducible defenses of *Populus tremuloides*. *Oikos* 59:57–62
- Belovsky GE (1978) Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theor Popul Biol* 14:105–134
- Belovsky GE (1984) Summer diet optimization by beaver. *Am Midl Nat* 111:209–221
- Belovsky GE (1986) Generalist herbivore foraging and its role in competitive interactions. *Am Zool* 25:51–69
- Boege K, Marquis RJ (2005) Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends Ecol Evol* 20:441–448
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML (2003) The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *Am Nat* 161:1–28
- Brenner FJ (1967) Spatial and energy requirements of beavers. *Ohio J Sci* 67:242–246
- Bryant JP, Danell K, Provenza F, Reichardt PB, Clausen TA, Werner RA (1991) Effects of mammal browsing upon the chemistry of deciduous woody plants. In: Tallamy DW, Raup MJ (eds) *Phytochemical induction by herbivores*. Wiley, New York, pp 134–154
- Calenge C (2006) The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol Model* 197: 516–519
- Calenge C, Dufour AB (2006) Eigenanalysis of selection ratios from animal radio-tracking data. *Ecology* 87:2349–2355
- Campbell RD, Rosell F, Nolet BA, Dijkstra VAA (2005) Territory and group sizes in Eurasian beavers (*castor fiber*): Echoes of settlement and reproduction? *Behav Ecol Sociobiol* 58:597–607
- Crawley MJ (1983) *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*, 1st edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Danilov PI, Kan'shiev VY (1983) The state of populations and ecological characteristics of european (*castor fiber* L.) and Canadian (*castor canadensis* kuhl.) beavers in the northwestern USSR. *Acta Zool Fenn* 174:95–97
- R Development Core Team (2009) R: A language and environment for statistical computing. URL: <http://www.R-project.org>
- Doucet CM, Fryxell JM (1993) The effect of nutritional quality on forage preference by beavers. *Oikos* 67:201–208
- Egas M, Sabelis MW, Dieckmann U (2005) Evolution of specialization and ecological character displacement of herbivores along a gradient of plant quality. *Evolution* 59:507–520
- Erome G, Broyer J (1984) Analyse des relations castor-vegetation. *Bièvre* 6:15–63
- Fryxell JM, Doucet CM (1993) Diet choice and the functional response of beavers. *Ecology* 74:1298–1306
- Fryxell JM, Vamosi SM, Walton RA, Doucet CM (1994) Retention time and the functional response of beavers. *Oikos* 71:207–214
- Ganzhorn JU, Harthun M (2000) Food selection by beavers (*castor fiber albius*) in relation to plant chemicals and possible effects of flooding on food quality. *J Zool* 251:391–398
- Green JS, Flinders JT (1980) Habitat and dietary relationships of the pygmy rabbit. *J Range Manag* 33:136–142
- Gross JE, Shipley LA, Thompson Hobbs N, Spalinger DE, Wunder BA (1993) Functional response of herbivores in food-concentrated patches: Tests of a mechanistic model. *Ecology* 74:778–791
- Haarberg O, Rosell F (2006) Selective foraging on woody plant species by the Eurasian beaver (*castor fiber*) in telemark, Norway. *J Zool* 270:201–208
- Hall JG (1960) Willow and aspen in the ecology of beaver on sagehen creek, California. *Ecology* 41:484–494
- Halley DJ, Rosell F (2002) The beaver's reconquest of Eurasia: Status, population development and management of a conservation success. *Mammal Rev* 32:153–178
- Heidecke D (1989) Ökologische bewertung von biberhabitaten. *Saugetierkd Inf* 3:13–28
- Herrera CM, Pellmyr O (2002) *Plant-animal interactions*. Wiley, Blackwell, Totnes Devon
- Holt RD, Kimberell T (2007) Foraging and population dynamics. In: Stephens DW, Brown J, Ydenberg R (eds) *Foraging, behavior and ecology*. The University of Chicago Press, Chicago, pp 365–396
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harb Sym* 22: 415–427
- Jacobs J (1974) Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia* 14: 413–417
- Jenkins SH (1975) Food selection by beavers. A multidimensional contingency table analysis. *Oecologia* 21:157–173
- Jenkins SH (1979) Seasonal and year-to-year differences in food selection by beavers. *Oecologia* 44:112–116
- Jenkins SH (1980) A size-distance relation in food selection by beavers. *Ecology* 61:740–746
- Jenkins JC, Chojnacky DC, Heath LS, Birdsey RA (2004) *Comprehensive database of diameter-based biomass regressions for North American tree species*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station, Newtown Square, PA
- Kollar HP, Seiter M (1990) Biber in den Donau-Auen östlich vor Wien. Eine erfolgreiche Wiederansiedlung. Verein für Ökologie und Umweltforschung, Wien
- Krojerová-Prokešová J, Barančeková M, Hamšíková L, Vorel A (2010) Feeding habits of reintroduced Eurasian beaver: Spatial and seasonal variation in the use of food resources. *J Zool* 281:183–193
- Law A, Bunnefeld N, Willby NJ (2014) Beavers and lilies: Selective herbivory and adaptive foraging behaviour. *Freshw Biol* 59:224–232
- Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erickson WP (2002) *Resource selection by animals: Statistical design and analysis for field studies*, 2nd edn. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht
- Milligan HE, Humphries MM (2010) The importance of aquatic vegetation in beaver diets and the seasonal and habitat specificity of aquatic-terrestrial ecosystem linkages in a subarctic environment. *Oikos* 119:1877–1886
- Müller-Schwarze D, Schulte BA (1999) Behavioral and ecological characteristics of a “climax” beaver population. In: Busher PE, Dziecilowski RM (eds) *Beaver protection, management, and utilization in Europe and North America*. Plenum Press, New York, pp 109–127
- Müller-Schwarze D, Schulte BA, Sun L, Müller-Schwarze A, Müller-Schwarze C (1994) Red maple (*acer rubrum*) inhibits feeding by beaver (*castor canadensis*). *J Chem Ecol* 20:2021–2034
- Muukkonen P (2007) Generalized allometric volume and biomass equations for some tree species in Europe. *Eur J For Res* 126:157–166
- Muukkonen P, Mäkipää R (2006) Biomass equations for European trees: Addendum. *Silva Fenn* 40:763–773

- Nolet BA, Hoekstra A, Ottenheim MM (1994) Selective foraging on woody species by the beaver *castor fiber*, and its impact on a riparian willow forest. *Biol Conserv* 70:117–128
- Northcott TH (1971) Feeding habits of beaver in Newfoundland. *Oikos* 22:407–410
- Novak M (1987) Beaver. In: Novak M, Baker JA, Obbard ME, Malloch B (eds) *Wild furbearer management and conservation in North America*. Ministry of Natural Resources, Ontario, pp 284–310
- Novakowski NS (1966) The winter bioenergetics of a beaver population in northern latitudes. *Can J Zool* 45:1107–1118
- Panzacchi M, Linnell JDC, Odden J, Odden M, Andersen R (2008) When a generalist becomes a specialist: Patterns of red fox predation on roe deer fawns under contrasting conditions. *Can J Zool* 86:116–126
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D (2007) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-102, URL: <http://www.R-project.org>
- Pulliam HR (1974) On the theory of optimal diets. *Am Nat* 108:59–74
- Rosell F, Parker H (1995) Beaver management: present practice and Norway's future needs. Telemark University College, Bø i Telemark, Norway (in Norwegian with English summary)
- Severud WJ, Belant JL, Windels SK, Bruggink JG (2013) Seasonal variation in assimilated diets of American beavers. *Am Midl Nat* 169:30–42
- Smith DW, Peterson RO, Drummer TD, Sheputis DS (1991) Over-winter activity and body temperature patterns in northern beavers. *Can J Zool* 69:2178–2182
- Staddon JER (1983) *Adaptive behaviour and learning*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Stephens DW, Krebs JR (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton
- Svendsen GE (1980) Seasonal change in feeding patterns of beaver in southern Ohio. *J Wildl Manag* 44:285–290
- Thomas DL, Taylor EJ (2006) Study designs and tests for comparing resource use and availability II. *J Wildl Manag* 70:324–336
- Veraart AJ, Nolet BA, Rosell F, De Vries PP (2006) Simulated winter browsing may lead to induced susceptibility of willows to beavers in spring. *Can J Zool* 84:1733–1742
- Wand MP, Ripley BD (2013) Kern Smooth: functions for kernel smoothing for Wand and Jones (1995). R package version 2.23-10, <http://CRAN.R-project.org/package=KernSmooth>. Accessed 14 March 2014
- White GC, Garrott RA (1990) *Analysis of wildlife radio-tracking data*. Academic, London
- Wilsson L (1971) Observations and experiments on the ethology of the European beaver (*Castor fiber* L.). *Viltrevy* 8:115–266
- Woo KJ, Elliott KH, Davidson M, Gaston AJ, Davoren GK (2008) Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behaviour. *J Anim Ecol* 77:1082–91
- Zurowski W, Kasperczyk B (1986) Characteristics of a European beaver population in the Suwalki Lakeland. *Acta Theriol* 31:311–325



THE EURASIAN BEAVER POPULATION MONITORING STATUS IN THE CZECH REPUBLIC

ALEŠ VOREL¹, LENKA VÁLKOVÁ², LENKA HAMŠÍKOVÁ¹,
JAROSLAV MALOŇ² & JANA KORBELOVÁ¹

¹Department of Ecology, Faculty of Environment Sciences,
University of Life Sciences, Prague, Czech Republic
(correspondent address: vorel@fzp.czu.cz)

²Department of Ecology, Faculty of Sciences, Palacky University,
Olomouc, Czech Republic

Vorel, A., Válková, L., Hamšíková, L., Maloň, J. & Korbelová, J.: The Eurasian beaver population monitoring status in the Czech Republic. *Nat. Croat.*, Vol. 17, No. 4, 217–232, 2008, Zagreb.

The Eurasian beaver is or will be an important large mammal in the Europe; at present there are about 1 million individuals on our continent. Our monitoring effort was aimed at observing the development of a large, stabilized beaver population and was primarily focused in the areas representing 3 different types of habitat occupied by beavers in the Czech Republic – flood-plain forest, agriculture landscape and small watercourses. The aim was to get detailed information about territory size, abundance, habitat and feeding requirements of the Eurasian beaver in our country. All signs of beaver activity were recorded, together with their GPS position. Using spatial analysis (based on kernel density estimates) density spot clusters were generated to indicate the proper location of each territory and its size.

A total of 246 beaver territories, with an average territory length of 1.7 kilometers, were found in the areas tracked; population abundance was estimated at between 1200–1300 individuals. One hundred and twenty eight territories (52%) were located in more or less proven flood-plain forests in the alluvial plains of medium-sized rivers. Sixty nine territories (28%) were evaluated as settlements in landscape of a purely agricultural character with intensively or extensively managed production areas in the vicinity of beaver-settled banks. A further 49 territories (20%) existed on the small watercourses of lower or middle positions or on the watercourses of sub-montane or mountain areas. The initial monitoring results will form baseline data to assess the future expansion and utilization of resources of the developing beaver population.

Keywords: monitoring, territory, habitat requirements

Vorel, A., Válková, L., Hamšíková, L., Maloň, J. & Korbelová, J.: Stanje monitoringa populacije dabra u Češkoj Republici. *Nat. Croat.*, Vol. 17, No. 4, 217–232, 2008, Zagreb.

Dabar jest, ili će biti važan veliki sisavac Europe; trenutno na našem kontinentu obitava milijun jedinki. Naš monitoring bio je usmjeren na promatranje razvoja velike, stabilne populacije dabra, i

to primarno na područjima koja su predstavljala tri različita tipa staništa koja u Češkoj naseljava dabar – poplavne nizinske šume, poljoprivredne površine, i mali vodotokovi. Cilj je bio prikupiti detaljne informacije o veličini teritorija, gustoći, staništu i potrebama za hranom dabra u našoj zemlji. Zabilježeni su svi tragovi pojavljivanja dabra te njihova pozicija u GPS-u. Korištenjem prostorne analize (temeljene na procjeni gustoće jezgre) generirani su 'density spot clusters' da bi se označio položaj svakog teritorija i njegova veličina.

Na praćenom području zabilježena su ukupno 246 dabrova teritorija, prosječne veličine 1,7 km, gustoća populacije procijenjena je na između 1200 i 1300 životinja. U poplavnim nizinskim šumama u području srednje velikih rijeka bilo je 128 teritorija (52%). U potpuno poljoprivrednim područjima s intenzivnim ili ekstenzivnim upravljanjem u blizini obala koje dabar naseljava, bilo je 69 teritorija (28%). Sljedećih 49 teritorija (20%) nalazili su se na početnim ili srednjim dijelovima malih vodotoka, ili na vodotocima submontanih ili planinskih područja. Početni rezultati monitoringa bit će osnovni podaci koji će se koristiti u daljnjem širenju rastuće populacije dabra.

Ključne riječi: monitoring, teritorij, stanište

INTRODUCTION

Re-establishment of the Eurasian beaver population in the Czech Republic was partially spontaneous e.g. by migrations from neighboring countries (Poland, Austria, Germany). But also, targeted reintroduction has been carried out, 20 animals from Poland and Lithuania being released in central Moravia (in the Litovelske Pomoravi Region, see Fig. 1) in the years 1991–1996 (VOREL & KOSTKAN, 2005).

In the mid-eighties the first beavers (originating from Austria) appeared on the junctions of the rivers Moravy and Dyje (ŠAFÁŘ, 2002). Likewise, the west of Bohemia was settled by beavers originated from Bavaria (ANDĚRA & ČERVENÝ, 2004). The population in Labske udoli (northern Bohemia) was established by migrants naturally dispersing from a large indigenous population near Magdeburg in Germany (VOREL, 2003). At present we can talk about stable populations from central Morava to the junction of the rivers Morava and Dyje, in North Morava, Labske udoli and Western Bohemia. According to the last estimates the minimum present state is ca 2000 ex (VOREL *et al.* 2006).

A growing body of literature deals with methods of density and abundance estimation of beaver populations (HAY, 1959; ROSELL *et al.*, 2006). Generally, the accuracy of the different methods varies according to the aim of the study. The methods could be divided into two main groups – invasive and non-invasive. The first group involves trapping (both live and dead) and according to many authors (HAY, 1959; PETERSON & PAYNE, 1986; ROSELL *et al.*, 2006) it provides the best estimate of colony size and composition, but is time consuming and in the case of dead-trapping also sacrifices animals. The second group involves observing and indirect beaver census, usually based on signs of beaver activity around the water. Because observing is also time consuming and needs experienced observers, some indirect methods were created. These methods based on a large scale measurement (with adequate errors) are especially useful if only the total number of families in the surveyed area is needed and sufficient. A frequently used method is an aerial survey of food caches (HAY, 1959; EASTER-PILCHER, 1990; BROSCHE *et al.*, 1989). This has proven to provide a reliable index of the number of active beaver (*Castor canadensis*)

colonies. HAY (1959) also tested the reliability of other beaver signs and found that neither the number of lodges nor the number of scent marks can provide a reliable index, although the number of lodges is often used by many other authors (e.g. FUSTEC *et al.*, 2001).

The size of a beaver population can be estimated in several ways. The most common way is to count territories and multiply them by an estimated average number of individuals per family. In recent papers assessments of the average size of beaver groups are in the range of 3 – 7 (HAY, 1959; WILSSON, 1971; ZUROWSKI, 1988; HALLEY & ROSELL, 2003; HEIDECKE *et al.*, 2003; SIEBER, 2003; CAMPBELL *et al.*, 2005).

The strong territorial behavior of beavers plays an important role in population dynamics. Although in populations reaching the point of saturation of an area strong population pressure and intraspecific competition exist, the size of territory does not downsize. But thanks to this population strategy another effect occurs. During long-lasting and stable settlement distribution food resources are completely spent and this leads to partial fluctuation in the settlement (HARTMAN, 1994; HARTMAN, 2003). The transition point of the population dynamics is regionally changeable and depends on the differences of the occupied habitat, food supply and landscape. In comparable areas the transition point of the population dynamics is changeable and depends on the differences of the occupied habitat, food supply and landscape type. Approximately the decrease in the population growth occurs in around the 34th year from the first colonization (HARTMAN, 1994).

The aim of the article is to summarize the distribution, density level and abundance in the oldest and largest populations, primarily in the areas that represented 3 different types of habitats occupied by beavers in the Czech Republic. From a management point of view it is necessary to know the main recent population parameters and to be able to predict their expectant progress and use them to prevent potential conflicts.

METHODS

Study area

The field study was conducted in seven areas that posed 3 different types of habitats occupied by beavers in the Czech Republic – flood plain forest, agriculture landscape and small watercourses. In the focused areas (defined by the borders of Natura 2000 sites) all water ecosystems were checked to see if there were any beaver activity marks. More detailed information about study areas is shown in Tab. 1 and Fig. 1.

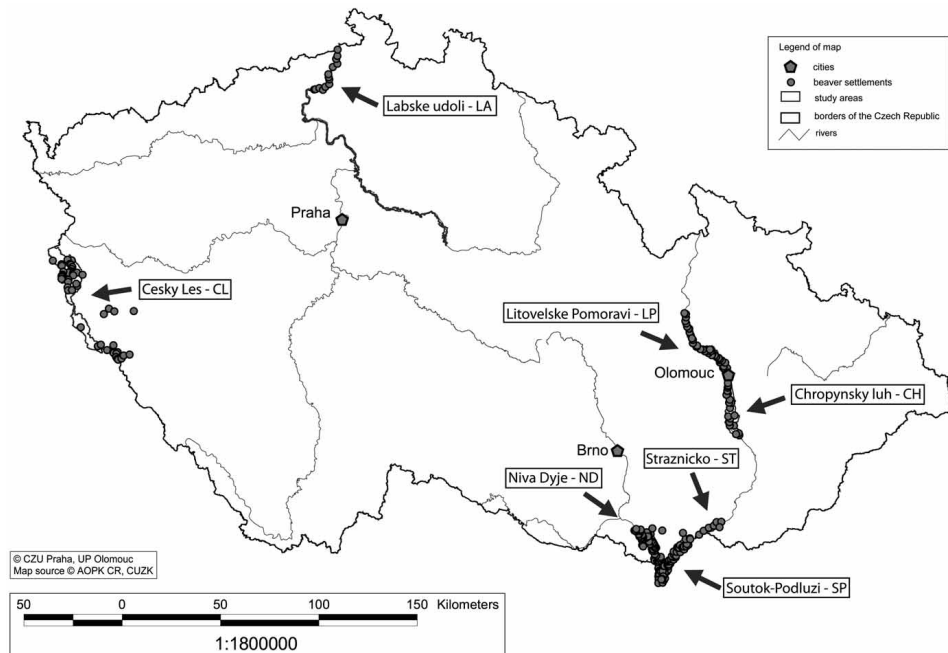
Data collection

Primary data – beaver activity signs in the study areas – were collected over the winter season from January to March in 2006/07. All fresh beaver activity signs found in the surroundings of the watercourses and water sheets were noted. All beaver activity signs were divided into 5 categories: grazing (rest of feeding activ-

Tab. 1. Main characteristics of monitored areas, see also Fig. 1

EVL Name	General habitat characteristic	Elevation <i>m above sea level</i>	Length of waterbodies <i>km</i>	Area <i>square km</i>	First occupation <i>year</i>
CL Cesky Les	small water courses	496–690	284,3	9	1991
LA Labske udoli	flood plain forest	120–425	48,1	8	1992
ST Straznicko	flood plain forest	165–170	54,0	2	1994
SP Soutok – Podluzi	flood plain forest	146–168	353,0	97	1975
ND Niva Dyje	flood plain forest	155–186	186,5	32	1986
CH Chropynsky luh	agriculture landscape	190–210	152,7	32 </td <td>1992</td>	1992
LP Litovelske Pomoravi	flood plain forest	212–344	188,1	97	1991

ity), scent marks (territorial activity), trails (foot or tail prints), shelters (winter shelters) and building activities (dams and the like). The grazing was always counted and divided according to the diameter into 8 categories, and the tree species were

**Fig. 1.** Overview of areas where monitoring in winter 2006/07 was carried out (marked with arrows).

noted down, separately. The scent marks were counted and then divided into either active (identifiable by the human nose) or inactive status (older and washed, but still distinguishable visually). The shelters (burrow, lodge or semi-lodge) were assessed as actively used or non-active and fresh trails were noted and localized.

Each finding was considered one discrete point (location) in the space (using coordinates from GPS), and then the whole set of points was transposed to GIS layer.

Habitat characteristic

1. Habitat – the characteristic of the basic living environment of beavers regarding important landscape structures in the central Europe. Stages: flood plain forest, small watercourse, agricultural landscape.

2. Type of water environment – divided into eight categories. Stages: river, blind stream branch, brook, artificial channel, fish pond, sand pit, pool and marsh.

Data analyses

Territory distribution

To determine beaver territories, locations of beaver activity marks (*bam*), in a separate GIS layer, were used. Spatial analysis of the point pattern of *bam* indicated the density spot clusters of these locations, which represented places with high intensity of *bam*. The process was established in a Kernel density estimate, with use of Animal movement extension under GIS software ArcView 3.2. (HOOGE & EICHENLAUB, 1997). Two different smoothing parameters for kernel density estimators were used. First, selection of bandwidth (*bw*) was tested on *bam* within five isolated territories (without any neighbors) where the least square cross-validation method was used (HOOGE & EICHENLAUB, 1997). Then the *bw* was applied to territories in the surveyed areas, where clusters of higher density *bam* were detected. A second-order relationship between different categories of *bam* was again analyzed by mean squared error of kernel smoothing parameter under R project – Splancs module (BERMAN & DIGGLE, 1989; ROWLINGSON & DIGGLE, 1993). If the spatial correlation between actively used beaver shelters and other marks occurred, then limits of unimodal kernel utilization were used as ranges of the territory. The parts of water bodies within those ranges defined the territories (defended area used by single group of beavers – family, colony or unit of socialized migrants – *sensu* BEGON *et al.*, 2006). This process was based on the second-order kernel estimation.

Population abundance and density

To obtain the estimation of average abundance of population in all surveyed areas, we used the average number of beavers per territory as 5 ex. (*sensu* CAMPBELL *et al.*, 2005). Population density was acquired as the number of analyzed beaver territories (families) per total amount of surveyed water habitats in the studied area.

Territory length

Territory length was expressed as part of water bodies within the processed shapes.

Tab. 2. Basic population characteristics

EVL		CL	LA	ST	SP	ND	CH	LP	Total
		Cesky Les	Labske udoli	Straznicko	Soutok – Podluzi	Niva Dyje	Chropynsky luh	Litovelske Pomoravi	
Number of territories	–	47	14	7	71	40	20	40	239
Mean territory length	km	1,28	1,73	2,26	2,01	1,56	1,70	1,84	1,70
Population density	tterr./km	0,165	0,291	0,130	0,201	0,210	0,131	0,213	0,193
Population abundace – estimation	ex.	255	70	35	355	210	105	200	1230

Used statistics test

If a normal distribution (tested by Kolmogorov-Smirnov test) was determined then the t-test or ANOVA was used. For the rest, nonparametric statistics were applied.

RESULTS

Water habitat characteristics

In all the areas monitored, 246 beaver territories were found; with an average territory length of 1.7 kilometers (SD 811 meters) (details are shown in Tab. 2). There were significant differences between lengths of territories in the regions compared (ANOVA Current effect: $F[6, 246] = 3.5721$, $p = 0.00209$, see also Fig. 2). From the whole number of 246 beaver settlements, 128 (52%) were located in more or less proved flood-plain forests in the alluvial plains of medium-sized or big rivers. Sixty nine families (28%) were evaluated as inhabiting settlements in landscapes of a purely agricultural character with intensively or extensively managed production areas in the vicinity of the beaver-settled banks. A further 49 territories (20%) existed along small watercourses of lower or middle positions or along the watercourses of sub-montane or mountain areas. (Fig. 3).

Also the territory length in different habitat types was tested and the significant differences were found (ANOVA Current effect: $F[2,246] = 9.4759$, $p = 0.00011$; see Tab. 3 also Fig. 4). In the multiple comparisons we detected conclusive differences between length of territories on small water courses in relation to the others habitats (Post hoc test HSD – MSE = 5.53 – e05, for p-levels see Tab. 4).

Of the total length of water bodies (total 1266.7 km; see details in Tab. 5) more than 33.5% was used by beavers (see Tab. 6). The differences in preferences for different types of water environment should be mentioned. Proportionally, sand pits were used most – 27.5 km out of 52.2 km (52.8% of available space was used); but this type represents only 4.1% of the total potentially settled ecosystems (1266.7 km). Rivers were determined to be the second most occupied aquatic habitat. Out of the total amount (172.2 km out 363.2 km) 47.4% were settled by beavers. In the total

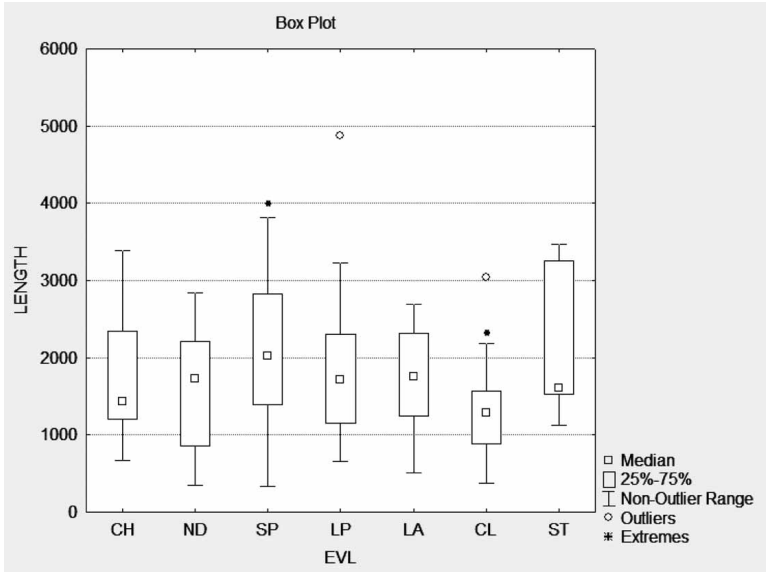


Fig. 2. Box-and-whisker plots represent diverse variances of territory length (in metre) in each surveyed area; for detailed characterisation see Tab. 1. Marked boxes (with stars) are significantly different from the others and to each other, too.

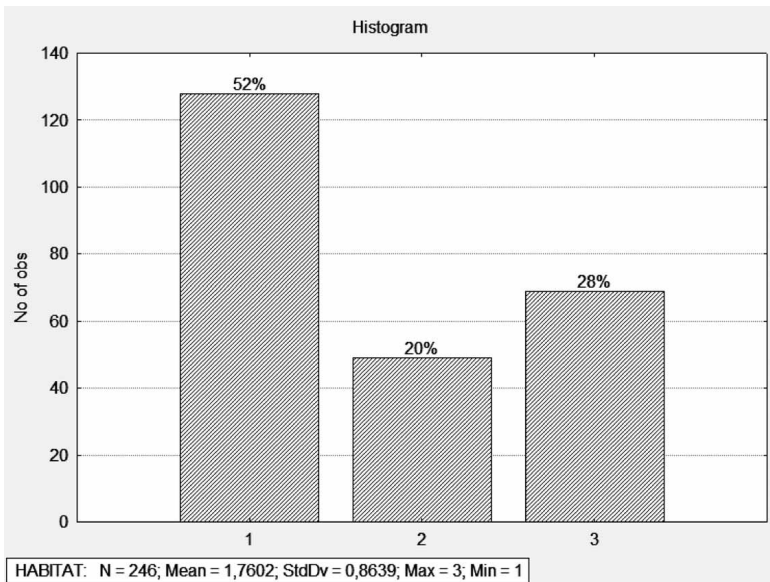


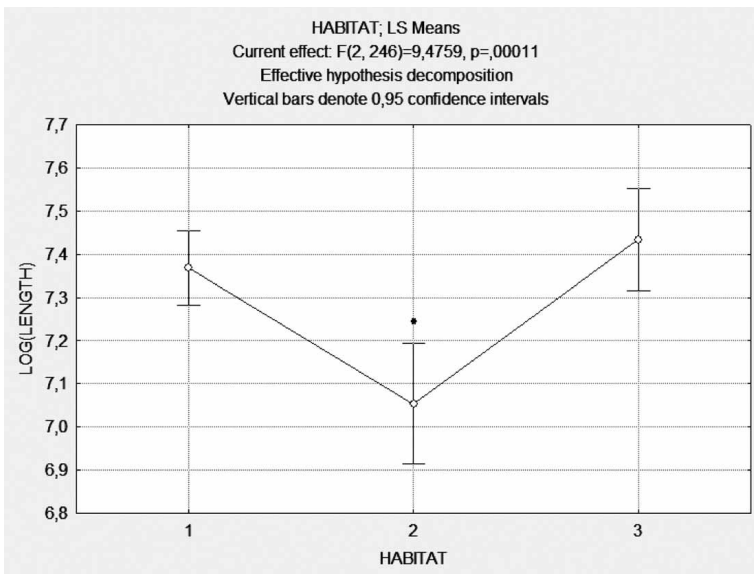
Fig. 3. Ratios of monitored territories standing for the three selected habitats. Whole sample were tested without remnants to the each monitored areas. Legend: 1 – floodplain forests; 2 – small water courses; 3 – agricultural landscape.

Tab. 3. Basic territory length characteristics, tested on Figure 4

HABITAT	in total	flood plain forest	agricultural landscape	small water courses
	–	1	2	3
n	246	128	49	69
min	333	333	375	343
mean	1713	1796	1238	1887
max	4878	3815	2250	4878
SE	801	823	438	830

Tab. 4. P-levels of multicomparisons of territory length in the classified habitats. Marked (*) cases are significant.

HSD multicomparisons	habitat	habitat	habitat
	1	2	3
habitat 1		0.0009*	0,9268
habitat 2	0.0009*		0.0002*
habitat 3	0,9268	0.0002*	

**Fig. 4.** Analyses of variance of territory length in three habitats (logarithmic transformation had to be used). Marked boxes (with stars) are significantly different from the others. The sample was tested as a whole without regard to the separately monitored areas.

Legend: 1 – floodplain forests; 2 – small water courses; 3 – agricultural landscape

Tab. 5. Offer of water habitats in each monitored area

EVL		CL	LA	ST	SP	ND	CH	LP	Total
		Cesky Les	Labske udoli	Straznicko	Soutok – Podluzi	Niva Dyje	Chropynsky luh	Litovelske Pomoravi	
River	km	0,00	40,79	19,11	96,55	34,93	63,02	108,81	363,21
Blind stream branch	km	0,00	3,02	8,32	17,36	12,56	2,96	6,32	50,52
Channel	km	90,29	0,00	26,58	209,11	102,91	43,89	18,08	490,86
Sand pitch	km	0,00	0,00	0,00	6,44	3,12	21,58	21,02	52,16
Fish pond	km	13,87	0,00	0,00	13,33	21,25	17,38	3,37	69,19
Brook	km	171,55	0,00	0,00	0,00	0,00	3,79	30,30	205,64
Marsh	km	8,48	0,00	0,00	1,80	5,16	0,00	0,00	15,44
Pool	km	0,15	4,31	0,00	8,37	6,57	0,13	0,19	19,71
Total	km	284,34	48,12	54,01	352,95	186,50	152,74	188,08	1266,72

amount of water ecosystems, rivers comprised 28.6%. Then followed, in descending order, pools (46.8%), blind stream branches (46.4%), marshes (28.7%), brooks (25.7%), fish ponds (25.2%) and channels (21.1%). All results are shown in Tab. 6 and fig. 5.

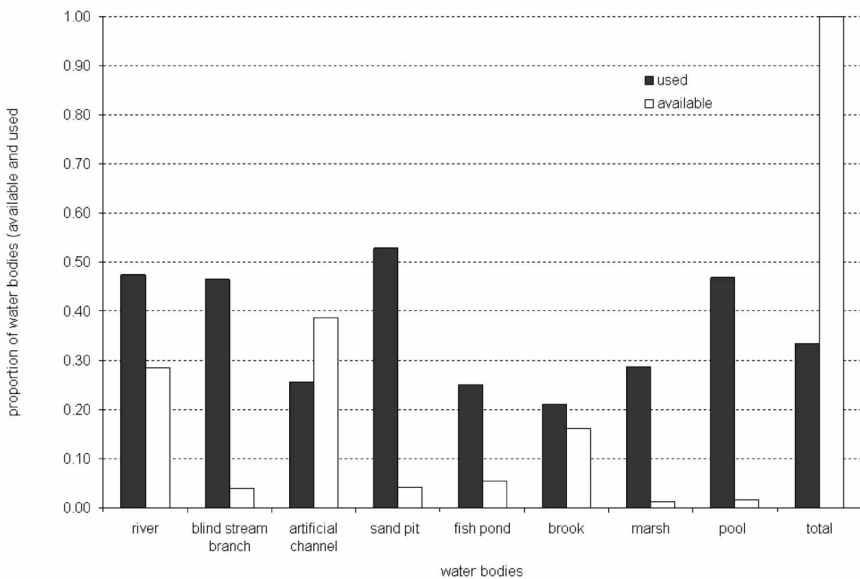


Fig. 5. Relation between the supply of water habitats (Tab. 5) in all surveyed areas (according to Tab. 1) and the ratio of the water bodies used by beavers. Sand pits and rivers were used most even although they were not maximally represented in the total amount of the available water environment.

Tab. 6. Relation between offer of water habitats in each different areas and the ratio of by beavers used parts of the water bodies. See also figure 3.

water habitat	Area	units	river	blind stream branch	artificial channel	sand pit	fish pond	brook	marsh	pool	total
Total	available	a	363,2	50,5	490,9	52,2	69,2	205,6	15,4	19,7	1.266,7
Total	used	u	172,2	23,4	125,9	27,5	17,4	43,4	4,4	9,2	423,5
	<i>proportion</i>	<i>p</i>	0,474	0,464	0,257	0,528	0,252	0,211	0,287	0,468	0,334
CL	Cesky Les	a	0,0	0,0	90,3	0,0	13,9	171,6	8,5	0,1	284,3
		u	0,0	0,0	6,3	0,0	9,3	39,3	2,5	0,0	57,3
		<i>p</i>	–	–	0,069	–	0,669	0,229	0,292	0,000	0,202
LA	Labske udoli	a	40,8	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,3	48,1
		u	18,2	2,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,4	24,3
		<i>p</i>	0,447	0,860	–	–	–	–	–	0,800	0,504
ST	Straznicko	a	19,1	8,3	26,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	54,0
		u	12,0	0,3	3,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	15,4
		<i>p</i>	0,629	0,040	0,116	–	–	–	–	–	0,286
SP	Soutok - Podluzi	a	96,5	17,4	209,1	6,4	13,3	0,0	1,8	8,4	352,9
		u	46,1	10,9	76,1	4,8	2,5	0,0	0,4	2,1	142,7
		<i>p</i>	0,477	0,627	0,364	0,739	0,187	–	0,197	0,253	0,404
ND	Niva Dyje	a	34,9	12,6	102,9	3,1	21,3	0,0	5,2	6,6	186,5
		u	18,9	8,1	32,9	2,2	5,7	0,0	1,6	3,7	73,2
		<i>p</i>	0,542	0,649	0,320	0,720	0,266	–	0,311	0,557	0,392
CH	Chropynsky tuh	a	63,0	3,0	43,9	21,6	17,4	3,8	0,0	0,1	152,7
		u	23,6	0,1	5,5	7,3	0,0	0,0	0,0	0,0	36,5
		<i>p</i>	0,375	0,028	0,124	0,336	0,000	0,013	–	0,000	0,239
LP	Litovelske Pomoravi	a	108,8	6,3	18,1	21,0	3,4	30,3	0,0	0,2	188,1
		u	53,4	1,4	2,1	13,3	0,0	4,0	0,0	0,0	74,1
		<i>p</i>	0,490	0,220	0,117	0,631	0,000	0,132	–	0,000	0,394

When we compared the different populations monitored there were moderate differences in the supply of water habitats as well as (Wilcoxon matched pair test $Z=2.80$; $p < 0.01$) in the use of the available water habitats. We observed different preferences in water habitats in different areas. This was not closely correlated with supply of water bodies. The hypothesis that standing water ecosystems (e.g. sand pits, fish ponds, blind stream branches or pools) are widely used in comparison to water flow ecosystems (rivers, brooks or channels), was not assigned significant differences (Pearson $\chi^2 = 0.66$, d.f. = 1, $p = 0.4156$).

The population density varied from 0.13 territories per stream km in Straznicko, to 0.29 territories per stream km in Labske udoli. Common (total) population density for all monitored areas was 0.19 territories per kilometer. Results of population density were fitted with time when the first settlement occurred in the area monitored – no relation between age of the population and density was detected [non-linear regression $R^2 = 0.12$, F-statistic: 0.2727, p-value = 0.7744] (Fig. 6).

The abundance estimation of beaver population in all the surveyed areas combined is approximately 1230 individuals. More detailed characteristics of each surveyed area are given in Tab. 1. The largest population was of 355 animals while on the other hand the smallest had no more than 35 individuals (see Tab. 2).

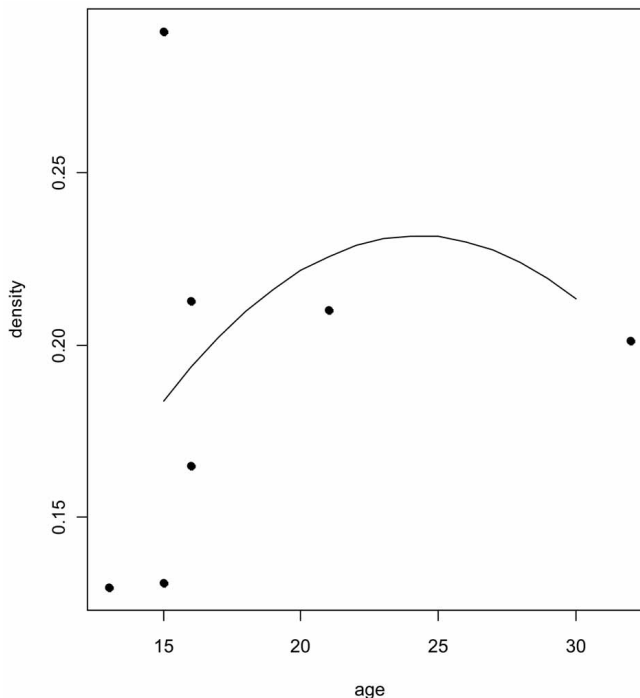


Fig. 6. Nonlinear regression ($R^2 = 0.12$, F-statistic: 0.2727, p-value = 0.7744) between age and population density of the population. Nor linear or polynomial effects were de-

DISCUSSION

There is no uniform definition for using and distinguishing the terms home range and territory in most papers concerning beavers, for example NOLET & ROSELL (1994), HEIDECKE (1986) in FUSTEC *et al.* (2001). The area where the individual or the group gets food, breeds and carry offspring and so on is considered as a home range. Within the home range, which can coincide with that of others, there is a territory, an own area, which the animal strictly defends (*sensu* BEGON *et al.*, 2006). By using the method of kernel density estimate, with use of Animal movement extension under GIS software ArcView 3.2 (HOOGE & EICHENLAUB, 1997) we were able to set the core areas (centre of activities) from the home ranges that can be considered territories. Thanks to the facts noted above, the variability of the territory lengths in different studies is large. The average size of territory in our paper was 1.7 km. HEIDECKE (1986) in FUSTEC *et al.* (2001) mentioned the size of the home range in the interval from 3.1 to 6.5 km. NOLET & ROSELL (1994) in the Netherlands determined, using radio-tracking, the average size of the home range as 7.9 km, but as they examined beavers just reintroduced, the acquired home range length was much more larger. Because these migrating individuals were searching for an appropriate place for a settlement, so it can be said, that these authors acquired data about dispersion rather than the home range size. SEMYONOFF (1951) in NOVAK (1987) stated that 0.5–0.7 km of a stream is occupied by one beaver family in the former Soviet Union. In conclusion the variability of home range size or territory is dependent on many factors – the type of the water habitat, size and composition of the beaver family, duration of the settlement, intraspecific relations and above all on the food resources of the environment (BAKER & HILL, 2003). Naturally, it also depends on methods used for determining the defendable area of the animals.

Significant differences between the lengths of territories were recorded in two regions. According to the general presumption, the size of territory descends with the increasing quality of the habitat (NOLET & ROSELL, 1994; CAMPBELL *et al.*, 2005). Soutok-Podluzi provides beavers a better environment with respect to habitat and diet higher qualities than Cesky les, so we expected smaller territories in Soutok-Podluzi than in Cesky les. Contrary to our expectations and to those of other authors (NOLET & ROSELL, 1994; CAMPBELL *et al.*, 2005), an entirely opposite trend was found.

Generally, habitat quality (availability and richness of deciduous trees) is higher in Soutok-Podluzi than in the Cesky les. But the heterogeneity of available resources within territories was not tested in our paper. Therefore we can only guess that thanks to the higher population density in Soutok-Podluzi the ability of beavers to find and to defend territory with homogeneous food resources could be more difficult. This behavior might be partially density dependent. The observed effect should be important for the higher variation of territory length of the Soutok-Podluzi area in comparison to territory length in the Cesky les area. Beavers in a low density population might find sufficient food sources along shorter parts of water bodies. And vice versa, strong competition in populations with higher

density does not always allow for settling the sufficient and homogenous resources within the shorter territories.

In addition, significant differences in territory length between types of habitat were found. The smallest territories were located along small streams. But territories in flood plain forest and agriculture landscape were larger, although they had both quite similar sizes. We are not able to explain satisfactorily those facts, at the present. According to some authors (BUSER & LYONS, 1999; MCTAGGART & NELSON, 2003) the territory length can also relate to other factors – the size and structure of Eurasian beaver social units. In the populations that were determined as high and where the habitat was saturated, delayed dispersal movement was displayed (BUSER & LYONS, 1999), or the time of released sub-adults was prolonged and they stayed with the breeding pair in the role of additional adults. This leads to the establishment of families with a higher number of individuals, which is why claims on larger territory length have risen (MCTAGGART & NELSON, 2003). One possible way to generalize our partly surprising results consists of deep and extended habitat analyses. Particularly, the determination of the detailed feed supply in the particular parts of the Czech Republic and a comparison with the age of the settlement and parameters of territories as well as the evidence of the structure and average size of families must remain subjects for further research.

The majority of territories 128 (52%) were located in the habitat of more or less proved flood-plain forests in the alluvial plains of medium-sized or big rivers. BROSCART *et al.* (1989) mentioned similar habitat conditions – shallow marsh, seasonally flooded meadows, ponds and wet deciduous shrubs, although their study was conducted in a boreal landscape. FUSTEC *et al.* (2003) feature the importance of tall trees and bushes at beaver sites.

Proportionally pools were the most settled (52% out of the supply), then blind stream branches (49% out of the supply), although the hypothesis that standing water ecosystems are used more than running water ecosystems was not significantly borne out. BAKER & HILL (2003) stated that the habitats used by beavers are very variable and beavers can inhabit streams with at least intermittent flow and lakes or ponds with standing water as well as bogs that lack open water. Beavers in eastern Lithuania most often inhabited dammed swamps, rivulets and ditches, less lakes, and the peat-bog habitat was least occupied, but the rates were quite balanced with the period of the settlement (BLUZMA, 2003).

The population density varied from 0.13 families per stream km in Straznicko, to 0.29 families per steam km in the Labe region. Common (total) population density for all monitored areas was 0.19 territories per kilometer. Beaver population density is very variable, MÜLLER-SCHWARZE & SCHULTE (1999) mentioned that the density of the American beaver (*Castor canadensis*) in Allegany State Park in western New York ranged from 0.24 to 1.14 colonies per stream kilometer. The population density in Voyageurs National Park in Kabetogama Peninsula increased from 0.13 colonies/km of the surveyed route in 1940 to 1.83 colonies/km in 1986 (BROSCART *et al.*, 1989). The numbers show that the population density in the Czech Republic is not at the present so high, but populations in some regions do show signs of saturation. The highest population density was reached in Labske udoli, because the

space for potential beaver settlement is there limited by a large weir, which works as a barrier for dispersion. The second highest density, in Niva Dyje, is 0.21 territories per stream km and corresponds to the long period of the beaver settlement in this area – 22 years. The lowest densities were reached in Straznicko and Chropynsky luh, where many artificial channels occur; nevertheless they are not very favorable for the establishment of beaver settlements.

The estimated abundance 1230 individuals is similar to that in countries with a similar history of beaver reintroduction – HALLEY & ROSELL (2003) adduced 1300 individuals in Austria and about 500 in Slovenia and Slovakia, where reintroduction took place in 1995.

We were not able to estimate Eurasian beaver status in the whole area of the Czech Republic. There are many small subpopulations where rough estimates only can be carried out. An intensive and detailed monitoring system, along the lines of this paper, was able to be carried out only in a few model areas.

ACKNOWLEDGMENT

This research material was produced with the support of aid grant from Agency of Natural Conservation and Ministry of Environment of the Czech Republic (grant no. MZP VaV SP/2d4/52/07).

We would like to thank the many colleagues and friends, who helped us in the year 2006 with data collection. Without this help we would not have been able to assemble material of such a volume. We would particularly like to thank Josef Korbek. Also, our thanks are due to Shaun Baker, Petra Cehlariková, Radek Dohnal, Vítek Dvořák, Anežka Hlávková, Václav Janoš, Vlastimil Kostkan, Petr Konupka, Jana Matriková, Monika Mazalová, Jan Mokřý, Pavel Němeček, Ivana Nováková, Petra Přikrylová, Josef Pubal, Mirek Rybář, Vlastimil Sajfrt, Hana Slezaková, Jakub Šimčík, Bára Vorlová, Vilém Vyhnálek, Milan Zpěvák. We must also recall the institutions that supported or helped us: Břeclav municipality, Kolowratovy lesy, AOPK ČR, SCHKO Pálava.

REFERENCES

- ANDĚRA, M. & ČERVENÝ, J., 2004: Atlas rozšíření savců v České republice. Předběžná verze. IV. Hlodavci (*Rodentia*) – 3. Veverkovití (*Sciuridae*), bobrovití (*Castoridae*), nutriovití (*Myocastoridae*). Národní Museum, Praha. 76 pp.
- BAKER, B. W. & HILL, E. P., 2003: Beaver (*Castor canadensis*). 288–310. In: G. A. FELDHAMER, B. C. THOMPSON & J. A. CHAPMAN (eds.): Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. Second Edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- BEGON, M., TOWNSEND, C. R. & HARPER, J. L., 2006: Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell, Oxford. 738 pp.

- BERMAN, M. & DIGGLE, P. J., 1989: Estimating Weighted Integrals of the Second-Order Intensity of a Spatial Point Pattern. *J. R. Statist. Soc. B.*, **51**, 81–92.
- BLUZMA, P. 2003: Beaver abundance and beaver site use in a hilly landscape (eastern Lithuania). *Acta Zoologica Lituonica*, **13/1**, 8–14.
- BROSCHART, M. R., JOHNSTON, C. A. & NAIMAN, R. J., 1989: Predicting beaver colony density in boreal landscape. *J. Wildl. Manage.* **53/4**, 929–934.
- BUSHER, P. E. & LYONS, P. J., 1999: Long-term population dynamics of the North America an beaver, *Castor canadensis*, on Quabbin reservation, Massachusetts, and Sagehen Creek, California. In: BUSHER, P. E. & DZIECIOLOWSKI, R. M. (eds.): *Beaver Protection, Management and Utilization in Europe and North America*. Kluwer Academic/Plenum Publisher, New York. 182 pp.
- CAMPBELL, R. D., ROSELL, F., NOLET, B. A. & DIJKSTRA, V. A., 2005: Territory and group sizes in Eurasian beavers (*Castor fiber*): echoes of settlement and reproduction? *Behav. Ecol. Socio-biol.* **58**, 597–607.
- EASTER-PILCHER, A. L., 1990: Cache size as an index to beaver colony size in northwestern montana. *Wild Society Bulletin*, **18**, 110–113.
- FUSTEC, J., LODÉ, T., JACQUES, D. & CORMIER, J. P., 2001: Colonization, riparian habitat selection and home range size in a reintroduced population of European beavers in the Loire. *Freshwater Biology*, **46**, 1361–1371 pp.
- FUSTEC, J., CORMIER, J. P. & LODÉ T., 2003: Beaver lodge location on the upstream Loire River. *C. R. Biologies* **326**, 192–199.
- HALLEY, D. J. & ROSELL, F., 2003: Population and distribution of European beavers (*Castor fiber*). *Society for the study and conservation of Mammals, Arnhem. Lutra* **46/2**, 91–102.
- HARTMAN, G., 1994: Long-term population development in reintroduced beaver (*Castor fiber*) population in Sweden. *Conservation Biology* **8/3**, 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., 1959: Beaver census methods in the Rocky mountain region. *Journal of Wildlife*, **22/4**, 395–401.
- HEIDECKE, D., DOLCH, D. & TAEUBNER J., 2003: Zu Bestandsentwicklung von *Castor fiber albicus* Matschie, 1907 (*Rodentia, Castoridae*). *Landesmuseen Neue Serie 2, Linz. Denisia* **9**, 123–130.
- HOOGE, P. N. & EICHENLAUB, B., 1997: Animal movement extension to ArcView. ver. 1.1. Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK, USA.
- MCTAGGART, S. T. & NELSON, T. A., 2003: Composition and Demographics of Beaver (*Castor canadensis*) Colonies in Central Illinois. *Am. Midl. Nat.* **150**, 139–150.
- MÜLLER-SCHWARZE, D. & SCHULTE B., A., 1999: Characteristics of a »climax« population of beaver (*Castor canadensis*). In BUSHER P. E. & DZIECIOLOWSKI R. M. (Eds.), 1999: *Beaver Protection, Management and Utilization in Europe and North America*. Kluwer Academic / Plenum Publishers, New York, 147–160.
- NOLET, A. B. & ROSELL, F., 1994: Territoriality and time budgets in beavers (*Castor fiber* L.) during sequential settlement. *Canadian Journal of Zoology*, **73**, 1227–1237.
- NOVAK, M., 1987: Beaver. *Wild Furbearer Management and Conservation in North America*, 285–310.
- PETERSON, R. P. & PAYNE, N. F., 1986: Productivity, size, age, and structure of nuisance beaver colonies in Wisconsin. *J. Wildl. Manager.* **50/2**, 265–268.

- ROSELL, F., PARKER, H. & STEIFETTEN, R., 2006: Use of dawn and dusk sight observation to determine colony size and family composition in Eurasian beaver *Castor fiber*. *Acta Theriologica* **51**, 107–112.
- ROWLINGSON, B. & DIGGLE, P., 1993: Splanco: spatial point pattern analysis code in S-Plus. *Computers and Geosciences*, **19**, 627–655.
- SIEBER, J., 2003: Biber – Die erfolgreiche Rückkehr. *Landesmuseen Neue Serie 2*, Linz. *Denisia* **9**, 8–16.
- ŠAFÁŘ, J., 2002: Novodobé rozšíření bobra evropského (*Castor fiber* L., 1758) v České republice. AOPK ČR, Praha. *Příroda* **13**, 161–196.
- VOREL, A., 2003: European beaver (*Castor fiber* L. 1758) on the czech part of the Elbe River in the Czech Republic. VVZ, Arnhem. *Proceedings of the: Third international beaver symposium, The Netherlands 2003*, 63.
- VOREL, A. & KOSTKAN, V., 2005: Rešerše a hodnocení realizovaných a probíhajících projektů aktivní ochrany bobra evropského (*Castor fiber*) v České republice. 407–414. In: KUMSTÁTOVÁ, T., NOVÁ, P. & MARHOUL, P. (eds.): *Hodnocení projektů aktivní podpory ohrožených živočichů v České republice*, AOPK ČR, Praha, 432 pp.
- VOREL, A., MALON, J., HAMŠÍKOVÁ, L., VÁLKOVÁ, L. & JOHN, F., 2006: Monitoring populací bobra evropského v ČR pro rok 2006. AOPK ČR, Praha. 1–63 pp.
- WILSSON, L., 1971: Observations and experiments on the ethology of the European beaver (*Castor fiber* L.). *Viltrevy* **8**, 116–261.
- ZUROWSKI, W., 1989: Bobr europejski – *Castor fiber*. W: *Lowiectwo*, J. KRUPKA (red.), PWRiL, Warszawa, 321–323.

Authors

Aleš Vorel^{1*}, Kamila Šimůnková¹, Jan Mokry², Jan Horníček¹, Jana Korbelová¹

Title

Increasing population density does not always restrict space use by mammals – the beaver as a model species

Affiliations

¹ Department of Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, CZ, Kamýcká str. 129, 16521 Prague 6,

² Department of Research and Nature Protection, Šumava National Park Administration, Sušická 399, 34192 Kašperské Hory

Correspondence address

Aleš Vorel

Department of Ecology, Czech University of Life Sciences Prague

Kamýcká str. 129, Prague 6

Postal code 16521

Czech Republic

Email: vorel@fzp.czu.cz

tel: +420224383774

Abstract

Space use is a key topic in animal ecology, and it reflects two basic processes: the interactions of conspecifics or predators both restrict spatial activities, but in contrast heterogeneous resources expand the spatial requirements. Although it is agreed that animal space use is related to varying population density, food acquisition has contradictory effects on the size and delimitations of home ranges. We tested whether continuous population growth (during re-establishment after reintroduction) affects home range size of a semi-large strictly territorial herbivore. During overwintering we radio-tracked 24 Eurasian beavers (*Castor fiber*) to investigate their home ranges, originating out of a population of diverse population growth phases. In addition, we took into account environmental factors which may affect space use by beavers. Our results did not show significant restriction of space use caused by rising population density, thus suggesting that beaver's home ranges are not moderated by the stage of population growth. In larger home ranges beavers tended to have a larger amount of riparian woody vegetation, while the proportion of the woody vegetation decreased with increasing home range size. The obtained results also showed that resource depletion increases with length of occupancy (i.e. depletion increases during population growth). Beaver space use is not affected by density-dependent feedback; the home ranges at first rely on a sufficient amount and quality of resources. We discuss the hypothesis that beavers keep this spatial population structure to ensure continuous food acquisition in the long-term.

Key-words

spatial behaviour, home ranges, beaver, density-dependence, food acquisition

Introduction

Space use is a fundamental characteristic of an animal's behavioural ecology. At a general level, animal space use reflects two basic and concurrent determinants, i.e. social interactions and resource distribution; while interactions of conspecifics or predators both restrict spatial activities, distribution of resources expands space use. The utilisation of space is usually expressed as an establishment of territories or home ranges (Burt 1943, Browns & Orians 1970, Adams 2001, Wang & Grimm 2007), although these terms are expressions of different spatial behaviours. A territory may be defined as a 'fixed space from which an individual, or group of mutually tolerant individuals, actively excludes competitors for a specific resource or resources' (Maher & Lott 1995). The home range concept is mainly justified by food supply reflected by diversely frequent spatial activity, where an intra-specific component is lacking (Börger et al. 2008). Contrary to territory, the home range represents only space use by animals which express activity clumped around a higher food supply (Mitchell & Powell 2012), also including distribution of shelters (Lucherini et al. 1995). Major studies attribute the inverse relationship of density-home range size to general food theorem. Depletion of food sources enlarges the spatial requirements of the individuals to ensure equivalent energy demands (Tufto et al. 1996, Massei et al. 1997, Schradin et al. 2010, Lovari et al. 2013). Intuitively, when space use by animals is not restricted, then at sites with higher availability of food supply the spatial activity expands (Moorcroft et al. 2006); on the other hand, when competition of conspecifics occurs then the space use is bounded (Ostfeld & Canham 1995).

However, demarcation and position of mammalian home ranges both respond, to various factors. These include resource availability and heterogeneity (Benson et al. 2006, Di Stefano et al. 2011), sex and age of the holders (Nagy & Haroldson 1990, Dahle & Svenson 2003), variation in individual requests (van Beest 2011), season and climate effects (Wheatley 1997, Saïd et al. 2009, van Beest 2011), and body size and weight (Harestad & Bunnell 1979, Makarieva et al. 2005). Many authors (e.g. Abramsky & Tracy 1980, Herfindal et al. 2005, Benson et al. 2006, Schradin et al. 2010) also showed that population density or population growth phase affect home range size. In general, observational studies have rather confirmed shifts of home ranges which become larger with increasing population density. Abramsky and Tracy (1980) showed that home range size of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*) is linearly and negatively correlated with changing population densities. Also Okarma et al. (1998) detected larger home ranges for wolves (*Canis lupus*) in populations of low densities (currently growing), while home ranges were smaller in saturated ones. Controversially, no evidence was found that intra-specific competition may influence range sizes of wolves (Mattison et al. 2013). However, they suggested that the population is still in a recolonizing phase and has not yet reached a point of saturation. In an experiment with the Eastern chipmunk (*Tamias striatus*), Mares et al. (1982) showed that when population density is greatly reduced and food supply undisturbed, mean home range sizes are not restricted in comparison to those measured under higher densities. Similarly, when Boutin (1980) artificially removed several adult female snowshoe hares (*Lepus americanus*) from a population, no observational changes in home range sizes of the remaining females were confirmed. As a basis, Mitchell & Powell (2004) showed that an increasing number of home ranges and subsequent consumption of domain resources decreases their quality

and resource availability. In the long-term perspective it become home ranges became larger when they are of lower sufficiency and ultimately of lower quality. Alternatively, home range size may change in relation to heterogeneity of resource distribution, increasing when resource-rich patches are more dispersed (i.e. resource dispersion hypothesis: Macdonald 1983).

In this paper, we investigated whether space use by mammalian herbivores is density-dependent. As a model species we used a semi aquatic rodent, the Eurasian beaver (*Castor fiber*). However, both extant species (Eurasian as well as North American *C. canadensis*) are ethologically and ecologically similar. Thus, in the case of a lack of information from Eurasian beavers, we will share published the information from North American beavers – as is usually used in research papers. Beavers are socially and long-term monogamous species living in family groups (Bradt 1938) which utilise their own territory as the basic structural unit of the beaver population (Hodgdon & Lancia 1983). Space use by adults only shows low sexual dimorphism in movement patterns (Herr & Rosell 2004). Comprehensive behavioural differences of dispersing males or females have not been documented (Sun et al. 2000, DeStefano et al. 2006). The formation of a beaver population within yet unoccupied areas is based on the dispersion of pioneer beavers (mainly individuals of age one to three years of both sexes: Hartman 1997). Dispersal trips (from several up to hundreds of kilometres) are motivated by pair formation (Svendsen 1989, Sun et al. 2000), but habitat quality of searched sites probably acts here (Nolet & Rosell 1994, DeStefano et al. 2006). Spatial distribution in a population in the early phases after colonisation exhibits an ideal despotic distribution (IDD); beavers first settle rich habitats – the best available, the later dispersers have to occupy suboptimal sites with worse habitat conditions (Fretwell & Lucas 1970, Fretwell 1972). Based on radio-tracking, Nolet & Rosell (1994) showed changes in home range sizes of individuals released over a four-year period. They documented a density-dependence effect within an early established (reintroduced) beaver population; earlier sites occupied first were of rich habitat and larger while the later settled ones were markedly smaller with poorer habitat conditions. In general, IDD facilitates an increase of population density until the capacity of the area is exhausted. Less is known about whether space use by beavers is restricted during population growth.

Re-colonization by native species might be considered as a process of population development wherein the population density is regionally rising, i.e. densities increase when the colonisation front moves through the landscape (Šimůnková & Vorel 2015). To investigate how the progress of population density is reflected by home range size, we analysed the home ranges of 24 beavers living in populations at two different phases of population growth – early (expanding) occupation and saturated (established) occupation. We measured space use of beavers from autumn up to early spring when the settlement is stable and closely connected with distribution of critical food resource necessary for successful overwintering. The main question we asked was whether (1) population density affects home range size – our hypothesis was that home range size will decrease with increasing population density (e.g. Okarma et al. 1998, Herfindal et al. 2005, Benson, et al. 2006, Schradin et al. 2010). According to Schradin et al. (2010), however, space use always must be evaluated together with the use of other resource components (e.g. quality and quantity of the diet). We took into account the quantity and distribution of deciduous riparian forests (including willows and poplars); this resource is proposed as the main critical food component of overwintering beavers (Vorel et al. 2015). Furthermore, we needed to analyse also other processes influencing the studied system. We asked whether our data showed that the length of occupation will cause food depletion of settled sites – here we hypothesised that long-term occupation will reduce the food resources.

Methods

Study system

The population of the Eurasian beaver in Czechia has been established asynchronously from distant sources and therefore diverse phases of population growth have occurred here (Barták et al. 2013). At six areas within Czechia (see Fig. 1) we compared sites of two distant phases of population growth; for distribution of population density of sampled sites see Fig. 2a and Tab. 1. The first group comprised sites of expanding populations, where growth is still in progress – for these sites we predicted that space use is unconstrained by conspecifics competition. As a second group we took sites of established populations, where the population density has already reached saturation point. Here we predicted that space use by individuals is constrained by conspecifics. However, due to environmental heterogeneity we distinguished two types of freshwater habitats within each phase of population growth. The main parameters and description of the studied areas are shown in Tab. 1. The tracked animals were arranged in the following way: out of 24 total focal individuals, 13 represented an established population, while for an expanding population the study sample comprised the activity of 11 individuals.

Spatial activity acquisition and home range construction

In the areas of interest, sites under study were chosen randomly from all recent beaver settlements within an area; we chose sites occupied at least one winter before tracking to avoid tracking of spreading individuals. Trapping took place from mid-July up to the middle of September. Traps were placed close to beaver nests or lodges. Of the trapped individuals, only non-juveniles were used. Beavers were weighted and sexed.

External transmitters (Advanced Telemetry Systems, model 16M, lithium battery 2.5 kHz frequency stability, 38 g) were attached to the beaver's tails; surgical application and operational care were according to Rothmeyer et al. (2002). We used three type Yagi straight element antennae and Icom IC-R20 scanners (range 150 kHz - 3305 MHz) to locate the position of beavers alongside settled river systems. The tracking campaign started in the evening (before dusk) when the focal beaver was located in its daily nest, then the locations were taken at least every hour throughout the night up till dawn, when the beavers stopped their nightly activity. Tagged individuals were tracked in regularly arranged campaigns (period ranged from three to four weeks). Possible autocorrelation of the data was treated in further methodological steps of data manipulation. Each individual was tracked only during one autumn and winter; for detailed parameters of each followed individual see Tab. 2. Our goal was to estimate space use by beavers during overwintering because this year phase is the most critical for survival and reproduction of beavers. The established home ranges during overwintering are more likely attached to distribution of the predominating food resource (woody vegetation). Although there are often documented differences among autumn and winter home ranges (Havens et al. 2013, Korbelová et al. 2016), the variation is not substantial – we decided to clump the activity of both seasons to achieve the one home range.

The animals were followed with Yagi antenna and hand-operated GPS equipment, while closest distance of observer to focal individual did not fall under 50 metres. Acquired positions of beavers along a river system (i.e. fixes) were in a GIS environment (ESRI, ArcMap 9.0) and projected to the central line of the river system. For an estimation of home ranges we did not consider terrestrial distances realized by beavers on the river banks; fixes express only spatial activity along a stream system. Because all studied individuals occupied only linear water systems, we had

to adopt the assumption (based on several papers, e.g. Campbell et al. 2005, Graf et al. 2016, Korbelová et al. 2016) that spatial ranges are completely determined by upstream and downstream extremes of spatial activity. Since the period of tracking depended both on time of transmitter attachment and on length of functionality of the transmitter (expected length of operating of the transmitter was less than 1 year), we needed to equalize unbalanced numbers of obtained fixes for all focal beavers. For each individual we randomly selected 40 fixes achieved during the beaver overwintering phase (fixes from 1.10 up to 31.3); except of 5 animals which number of locations did not reached limit of 40 fixes (see Tab. 2). The minimal and maximal upstream and downstream extremes of the 40 chosen fixes ranged the spatial activity of individuals – so we constructed length of home ranges (HR₄₀). We also constructed full home ranges (HR₁₀₀) with the use of all fixes obtained during overwintering between 1.10 and 31.3.

The home range size of each animal (HR₄₀ as well as HR₁₀₀) representing the sum of 20-metre-wide strips of banks along the river system then included in excess of 40 fixes (all fixes for HR₁₀₀) of the focal individual. When a beaver pond system occurred within bounds of activity, we then enlarged the home range size for the size of the afloat area. Both established home ranges (HR₄₀ as well as HR₁₀₀) were constructed in a GIS environment (ESRI, ArcMap 9.0) as polygon shapes, and sizes were measured in ha.

To evaluate the concept of whether 20 metre belts are sufficient for estimation sizes of home ranges we carried out field surveys at 16 sites of interest (out of 21 in total) to monitor extension of spatial beaver activity on the banks. The question was what proportion of terrestrial foraging pathways is conducted up to 20 metres from the bank. Out of 1163 evidenced foraging pathways, 90.45% were localized within defined boundaries. When distinguished as two population stages, for expanding populations the pathways were inside in 85.79% of cases, while for established populations the number reached 92.27%.

Measures of population and environmental variables

For each site of interest (acquired HR₄₀), we measured environmental data and population parameters. The main parameter was classification of age of the population from where focal animals originated (stages: expanding < 10 years < established). Also, for each family we measured population density as mean distance to its nearest neighbours (for variation see Fig. 2a). Due to the different history of sites of interest, we set three levels when considering the process of population establishment of the sites; historical sources, articles and our field data were used to capture the history contexts of the occupation of areas under study. We quantified the main winter food supply for each site (containing only distribution and amount of deciduous woody vegetation); measurements based on aerial pictures (© ČZÚK 2015, WMS Orthophoto) were done in GIS with the use of defined HR₄₀ polygon shapes. As an indication of the most foraged and preferred woody vegetation (Vorel et al. 2015), the crowns of willows and poplars were distinguished by field surveys. A description of measured factors is shown in Tab. 3.

Data analysis

To explain two questioned variables (HR₄₀ and Occ) we fitted two linear models (analysed in R 3.1.1, R Development Core Team 2014). Prior to model fitting, we standardized the continuous explanatory variables, to reduce the issue of multicollinearity: collinearity issues were checked through the variance inflation factor. In the presence of collinear variables (VIF>3), only one variable at a time was fitted in the same model to avoid biased parameter estimation. We fitted a two linear models,

assuming a Gaussian distribution to answer the hypothesised questions. First was asking what factors affecting variation of home range size, i.e. HR_{40} size was set as the response variable, while Pop, Fol, Prop, SP and W were fitted as potentially explaining factors. We included interaction term to test if prediction factors are influenced by diverse phase of population growth (factor Age). As second we analysed if the length of site occupation (Occ) relates to main feeding items (Fol, Prop and SP) used as predicting variables. Both models were simplified by stepwise deletion of nonsignificant terms until all remaining terms were significant.

Instead of mixed models we decided to use linear models because of several reasons. First, only several individuals belonged to same families – out of 21 families only 3 comprised two focal individuals, remaining families were always represented by one individual. Thus, risk of replicative values and i.e. fixing of the same spatial behaviour was low; we evidenced no replicative values for response variables in the models (see Tab. 2).

Results

Radio-tracking

Between autumn and spring we tracked 24 beavers; the mean home range size (HR_{100} , full home range based on all obtained locations) was 8.40 ± 5.07 hectares (with ranges from 0.98 ha up to 23.97 ha, $N = 24$). Due to unequal periods of radio-tracking, we constructed home ranges based on 40 randomly selected locations per individual (HR_{40}); thus, mean home range dropped to 6.67 ± 3.70 ha. We showed substantial variation between individuals when total ranges of HR_{40} were from 0.77 ha up to 14.80 ha. Nonetheless, there were differences among groups of animals according to appropriate habitat and population growth phase (see Fig. 2b). Extraction of HR_{40} reduced the HR_{100} in 16 cases (67.7% individuals had underestimated home ranges); on average, HR_{40} represented 83.1% of the length of the HR_{100} .

Modelling results

Variability in home range size is not associated with population status. Indeed, phase of population growth was not significant nor as fixed effect either as interaction with other predictors (see Tab. 4). For variation of HR_{40} linear modelling indicated as most influencing factors the amount of deciduous forests (Estimate = 22.272, standard error [SE] = 6.097, $t = 3.728$, P value = 0.00183), proportion of deciduous forests (Estimate = -17.678, SE = 4.777, $t = -3.7$, P value = 0.00142) and amount of willows and poplars (Estimate = 14.302, SE = 4.644, $t = 3.08$, P value = 0.00591). These parameter estimates obtained by linear modelling predict that home range sizes increase with increasing amount of deciduous forest (Fig. 3a), and amount of willows and poplars (Fig. 3b), but decrease with proportion of deciduous forest (Fig. 3c). Analysing what factors are associated with the length of site occupation showed that the proportion was negatively related to the response variable (Estimate = -10.710, SE = 2.793, $t = -3.834$, P value = 0.00097) and the decrease was steeper for home ranges attributed to expanding than for those of established. Other analysing factors were not detected as depending the length of site occupation (see Tab. 5). Thus, model shows that during site occupation proportion of deciduous forests is decreasing and the rapidity of decline is changing during population growth (Fig. 4). Neither for willows for poplars and generally for amount of deciduous forests we did find any similar pattern.

Discussion

We interpret our results in such way: it seems that beaver home ranges are not moderated by the phase of population growth. Although we used two quite distant stages of population development (both tested in two habitats), no shifts in mean home range size caused by diverse population densities were revealed. Rather, we observed substantial variation in home range sizes for both stages of population growth. The nearest neighbour distances used in models as an indicator of population density did not act as a stand-alone, nor in interaction with other influencing factors. Although with raising size of home ranges the amount of deciduous woody vegetation increases, the proportion of the resources decreases with increasing size of home ranges. Furthermore, the proportion of deciduous forests negatively correlates to the length of site occupation. Reduction of the riparian forests is of different speed – during establishment is speed of vegetation reduction more rapid than in saturated sites. In general for home ranges of beavers is probably more important amount and proportion of allocated resources than the ranges of spatial requirements ensuring of the population status.

Until now, there has been no exact study of spatial requirements of beavers during population growth, although Nolet & Rosell (1994) studied initial population establishment of beavers over several years after release. They showed that beavers continuously decreased the sizes of their home ranges. However, the pattern illustrates an optimal habitat searching and 'homing' after release, rather than quick adjustment of space use as a result of con-specific competition. Although it has not been confirmed for beavers that close proximity of the established territories downsizes either family size or reproduction success (Rosell & Nolet 1997), it has been reported that individual demography predicts the spatial requirements of the whole family (Mayer et al. 2017). In fact, social interactions between individuals of competing territories are the most important for regulation of local population dynamics; this is because raising contact between conspecifics allows animals to only recognize that the surrounding occupation by conspecifics is becoming dense. On the other hand, high population density (and thus stronger intra-population pressure) is generally responsible for reduction in home ranges or causes an increased degree of home range overlaps (Taitt 1981, Ostfeld 1985, Hubbs & Boonstra 1998, Erlinge et al. 1990). When applied to beavers, Herr and Rosell (2004) have shown that there is very little evidence of overlaps between neighbouring home ranges (see results obtained by Bloomquist et al. 2012 and discussed in Korbelová et al. 2016). Thus, it might be regarded as an indirect corroboration of the low tendency of beavers to reduce their spatial requirements.

The reason why in our study the changing population density probably does not deal in beaver home range sizes could be dependent either on the process of population establishment during the population growth, or may be based only on the spatial requirements of beavers. Several long-term studies of beaver populations documented that population growth is a finite process – defined as logistic growth (Heidecke 1984, Busher & Lyons 1999). Hartman (1994) and Barták et al. (2013) have shown that the process of population growth has two components: expansion of the colonization front of the spreading population and filling gaps inside the population structure – both components act together and simultaneously.

As Adams (2001) mentions, spatial requirements allow animals to establish only appropriate spatially sufficient areas. Thus, for beavers we could deduce that the increase of population density is a finite process due to the minimal spatial requirements of beavers. This might explain why home

ranges of expanding and established populations vary in a low manner among each other. At saturation point new intruders are not able to carry out and fulfil their own requirements within the remaining places in the spatial structure of the population – simply, they do not fit into the population gaps (as also generally demonstrated by Adams 2001). This principle ensures that when an area is saturated it is seemingly full but, in fact, there are still unoccupied gaps. As a result, the spatial structure of a saturated beaver population is a mosaic of occupied and unoccupied areas. Then for residential beavers there is enough space in this spatial structure to extend the range of their activity. In addition, unoccupied patches are those which do not completely fulfil the minimal spatial and foraging requirements of newcomer-floating beavers. Such a pattern in an established population was shown by Busher & Lyons (1999) in a “climax” beaver population, where beavers had to occupy sites in less dense areas (edges of dense population) where sufficient spatial possibilities existed only in suboptimal habitats (higher slopes of streams, non-preferred woody vegetation, etc.).

The obtained mean home range sizes varied substantially, but only when clumped together. Generally, several published papers have also shown quite large variation of home ranges sizes of individuals in the study (Campbell et al. 2005, Schradin et al. 2010, Bloomquist et al. 2012). However, when we split ranges of space use in our study to appropriate groups (according habitat or population growth phases), then the ranges became smaller (see Fig. 2b). Nonetheless, we found some groups more coherent than others. In particular, home ranges for rivers varied less than ranges for stream habitats. We see the explanation in microhabitat heterogeneity, which is larger for sites on hilly stream systems in comparison to more homogeneous habitats existing on floodplains of larger rivers.

We also showed that the length of site occupation significantly decreases the proportion of resources; thus, food depletion is probably an important component of the density-dependence explanation of home range variation. However, the depletion of food resources due to long-term occupation of sites in fact forces beavers to enlarge home ranges contrary to a rise in population densities. As we have already discussed, the structure of a dense (saturated) beaver population is a mosaic of occupied and unoccupied sites (Boyce 1981). Therefore, expansion of home ranges where food has been exhausted seems to be a possible and real scenario. Stephens & Krebs (1986) alluded to the second explanation: during home range formation, animals have to deal with balancing the efficiency of size (due to energy costs used for patrolling and foraging) against maximizing the allocated available food resources (for beavers mentioned by Campbell et al. 2005). Fryxell (1992) also confirms that when beaver foraging reduces the quantity of food resources, individuals tend to shift their foraging to locations that are more distant. In addition, it seems that food depletion during occupation in reality reduces the proportion of resources (Fig. 4). Thus, in relative measurements, food resource acquisition relies on the extent of space use within home ranges, but length of occupation acts in absolute measures – food resources become reduced much more than their speed of regeneration (Johnston & Naiman 1990).

There are two causes for the revealed different fits of home range size versus the amount of deciduous riparian woody vegetation in expanding or established populations (see Fig. 3a). Beavers from saturated populations occupy sites for a longer time; thus food depletion is responsible for lower mean quantities of food resources than such sites occupied in an expanding population. Later, sites occupied in areas of an expanding population provide a varying availability of food resources, and pioneer beavers pick the best sites first – according to the ideal despotic distribution theory (Fretwell 1972). Within an established population, we observed random distribution of food

resources present in sites of interest, while sites with low as well as high amounts were represented here. However, the clear relationship between home range size and amount of food resources is still evident. Our modelling assumed that the existence of food resources (i.e. amount and proportion) determines the variation in beaver home range sizes. The proportion of deciduous riparian woody vegetation as an important explanatory factor of home range size has also been suggested by Campbell et al. (2005) and, for North American beavers, McClintic et al. (2014). Nonetheless, they found contradictory results. Since larger home ranges acquire a larger amount of food than smaller ones, it is evident that when a home range enlarges then the allocated resources have to become more spatially heterogeneous and rather clumped. Thus, it seems that a patchy distribution of resources (known as RDH: Macdonald 1983) might in fact enlarge the home ranges of beavers.

We can conclude that beaver space use is not affected by density-dependent feedback, thus some strong territorial mammals exist for which space use is conditional - regardless of diverse densities. Existence, size and localisation of home ranges firstly rely on a sufficient amount and quality of resources; second, it is dependent on the spatial requirements of animals, which has to be satisfied within the existent spatial structure of a population. Under a temporarily dynamic system, beaver populations exhibit two contradictory processes: first, food depletion enlarges home ranges during population growth; second, raising population density controls the number of beaver families, but is not at all restrictive for spatial requirements of the residential beaver families. Since the spatial behaviour of beavers secures sufficient spatial gaps within a saturated population, even for high densities the home ranges of residential beavers might expand to cover further new resources, although for floaters the gaps are unsatisfactory. Proximately, the principals help to maintain long-term usage of resources within established home ranges, but with less change in stretch of the home ranges. Ultimately, however, it covers sufficiency of food resource for a long-term period, which in fact might improve the fitness for more competitive families (able to allocate further resources). The described behavioural causes of beaver spatial requirements must have a straightforward influence on fitness when the allocation of more food resources allows longer maintenance of the site. Our results show that territorial mammals might exhibit un-tightened population structure, which allows shifts in home range sizes and positioning. Future studies should reveal if the abilities of the variation might have positive effects on fitness of the holders and evolutionary advantages of the species.

Acknowledgements

We would like to thank the many colleagues and friends who helped us with data collection, particularly Lenka Hamšíková, Veronika Němcová, Magdaléna Jílková, Hana Kadlecová, Josef Korbel, Jaroslav Maloň, Marta Skálová, Vendula Spurná, and Lenka Válková. This work was supported by the Grant funds of the Czech Ministry of Environment [grant numbers VaV/SP/2D4/52/07] and the Internal Grant Agency of the FES CULS [grant numbers 20124235, 20134273, 20164238]. Field work was conducted with financial support from the Nature Conservation Agency of the Czech Republic.

References

- Abramsky Z. & Tracy C.R. 1980: Relation between home range size and regulation of population size in *Microtus ochrogaster*. *Oikos* 34:347-355.
- Adams E.S. 2001. Approaches to the study of territory size and shape. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32:277-303.
- Barták V., Vorel A., Šimová P. & Puš V. 2013: Spatial spread of Eurasian beavers in river networks: a comparison of range expansion rates. *J. Anim. Ecol.* 82:587-597.
- Bartoń K. 2014: MuMIn: multi-model inference. R Package, Version 1.10.5. <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Benson J.F., Chamberlain M.J. & Leopold B.D. 2006: Regulation of space use in a solitary felid: population density or prey availability? *Anim. Behav.* 71:685-693.
- Bloomquist C.K., Nielsen C.K. & Shew J.J. 2012: Spatial organization of unexploited beavers (*Castor canadensis*) in southern Illinois. *Am. Midl. Nat.* 167:188-197.
- Börger L., Dalziel B.D. & Fryxell J.M. 2008: Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecol. Lett.* 11:637-650.
- Boutin S. 1980: Effect of spring removal experiments on the spacing behavior of female snowshoe hares. *Can. J. Zoolog.* 58:2167-2174.
- Boyce M.S. 1981: Beaver life-history responses to exploitation. *J. Appl. Ecol.* 18:749-753.
- Bradt G.W. 1938: A study of beaver colonies in Michigan. *J. Mammal.* 19:139-162.
- Brown J.L. & Orians G.H. 1970: Spacing patterns in mobile animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1:239-262.
- Burnham K.P. & Anderson D.R. 2004: Multimodel inference understanding AIC and BIC in model selection. *Sociol. Method. Res.* 33:261-304.
- Burt W.H. 1943: Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mammal.* 24:346-352.
- Busher P.E. & Lyons P.J. 1999: Long-Term Population Dynamics of The North American Beaver *Castor Canadensis* on Quabbin Reservation, Massachusetts, and Sagehen Creek, California. In: Busher P.E. & Dzieciolowski R.M. (eds.), *Beaver protection, management, and utilization in Europe and North America. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York: 147-160.*
- Campbell R.D., Rosell F., Nolet B.A. & Dijkstra V.A. 2005: Territory and group sizes in Eurasian beavers (*Castor fiber*): echoes of settlement and reproduction? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58:597-607.
- Dahle B. & Svenson J.E. 2003: Home ranges in adult Scandinavian brown bears (*Ursus arctos*): effect of mass, sex, reproductive category, population density and habitat type. *J. Zool.* 260:329-335.
- DeStefano S., Koenen K.K.G., Henner C.M. & Strules J. 2006: Transition to independence by subadult beavers (*Castor canadensis*) in an unexploited, exponentially growing population. *J. Zool.* 269:434-441.
- Di Stefano J., Coulson G., Greenfield A. & Swan M. 2011: Resource heterogeneity influences home range area in the swamp wallaby *Wallabia bicolor*. *Ecography* 34:469-479.

- Erlinge S., Hoogenboom I., Agrell J., Nelson J. & Sandell M. 1990: Density-related home-range size and overlap in adult field voles (*Microtus agrestis*) in southern Sweden. *J. Mammal.* 71:597-603.
- Fox J. & Weisberg S. 2011: An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Fretwell S.D. & Lucas H.L. 1970: On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.* 19:45-52.
- Fretwell S.D. 1972: Populations in a seasonal environment. *Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.*
- Fryxell J.M. 1992: Space use by beavers in relation to resource abundance. *Oikos* 64:474-478.
- Graf P.M., Mayer M., Zedrosser A., Hackländer K. & Rosell F. 2016: Territory size and age explain movement patterns in the Eurasian beaver. *Mam. Bio.* 81:587-594.
- Harestad A.S. & Bunnell F.L. 1979: Home range and body weight-a reevaluation. *Ecology* 60:389-402.
- Hartman G. 1994: Long-Term Population Development of a Reintroduced Beaver (*Castor fiber*) Population in Sweden. *Conserv. Biol.* 8:713-717.
- Hartman G. 1997: Notes on age at dispersal of beaver (*Castor fiber*) in an expanding population. *Can. J. Zoolog.* 75:959-962.
- Havens R.P., Crawford J.C. & Nelson T.A. 2013: Survival, home range, and colony reproduction of beavers in east-central Illinois, an agricultural landscape. *Am. Midl. Nat.* 169:17-29.
- Heidecke D. 1984: Investigations of ecology and population dynamics of the European beaver, *Castor fiber albus*, Matschie 1907. Part 1. Biological and population-ecological results. *Zoo. Jahr. Syst.* 111:1-41.
- Herfindal I., Linnell J.D., Odden J., Nilsen E.B. & Andersen R. 2005: Prey density, environmental productivity and home-range size in the Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *J. Zool.* 265:63-71.
- Herr J. & Rosell F. 2004: Use of space and movement patterns in monogamous adult Eurasian beavers (*Castor fiber*). *J. Zool.* 262:257-264.
- Hodgdon H.E. & Lancia R.A. 1983: Behavior of the North American beaver, *Castor canadensis*. *Acta Zool. Fennica* 174:99-103.
- Hubbs A.H. & Boonstra R. 1998: Effects of food and predators on the home-range sizes of Arctic ground squirrel (*Spermophilus parryii*). *Can. J. Zoolog.* 76:592-596.
- Hurvich C.M. & Tsai C.L. 1989: Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika* 76:297-307.
- Johnston C.A. & Naiman R.J. 1990: Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition. *Can. J. Forest. Res.* 20:1036-1043.
- 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. Res.* 61:243-253.
- Lovari S., Sforzi A. & Mori E. 2013: Habitat richness affects home range size in a monogamous large rodent. *Behav. Process.* 99:42-46.

- Lucherini M., Lovari S. & Crema G. 1995: Habitat use and ranging behaviour of the red fox (*Vulpes vulpes*) in a Mediterranean rural area: is shelter availability a key factor? *J. Zool.* 237:577-591.
- Macdonald D.W. 1983: The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* 301:379-384.
- Maher C.R. & Lott D.F. 1995: Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Anim. Behav.* 49:1581-1597.
- Makarieva A.M., Gorshkov V.G. & Li B.L. 2005: Why do population density and inverse home range scale differently with body size? Implications for ecosystem stability. *Ecol. Complex.* 2:259-271.
- Mares M.A., Lacher Jr. T.E., Willig M.R., Bitar N.A., Adams R., Klinger A. & Tazik D. 1982: An experimental analysis of social spacing in *Tamias striatus*. *Ecology* 63:267-273.
- Massei G., Genov P.V., Staines B.W. & Gorman M.L. 1997: Factors influencing home range and activity of wild boar (*Sus scrofa*) in a Mediterranean coastal area. *J. Zool.* 242:411-423.
- Mattisson J., Sand H., Wabakken P., Gervasi V., Liberg O., Linnell J.D., Rauset G.R. & Pedersen H.C. 2013: Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. *Oecologia* 173:813-825.
- 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.
- McClintic L.F., Taylor J.D., Jones J.C., Singleton R.D. & Wang G. 2014: Effects of spatiotemporal resource heterogeneity on home range size of American beaver. *J. Zool.* 293:134-141.
- Mitchell M.S. & Powell R.A. 2004: A mechanistic home range model for optimal use of spatially distributed resources. *Ecol. Model.* 177:209-232.
- Mitchell M.S. & Powell R.A. 2012: Foraging optimally for home ranges. *J. Mammal.* 93:917-928.
- Moorcroft P.R., Lewis M.A. & Crabtree R.L. 2006: Mechanistic home range models capture spatial patterns and dynamics of coyote territories in Yellowstone. *Proc. Roy. Soc. B* 273:1651-1659.
- Nagy J.A. & Haroldson M.A. 1990: Comparisons of some home range and population parameters among four grizzly bear populations in Canada. *Int. C. Bear.* 8:227-235.
- Nolet B.A. & Rosell F. 1994: Territoriality and time budgets in beavers during sequential settlement. *Can. J. Zoolog.* 72:1227-1237.
- 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. *J. Mammal.* 79:842-852.
- Ostfeld R.S. 1990: The ecology of territoriality in small mammals. *Trends Ecol. Evol.* 5:411-415.
- Ostfeld R.S. & Canham C.D. 1995: Density-Dependent Processes in Meadow Voles: An Experimental Approach. *Ecology* 76:521-532.
- Rosell F. & Nolet B.A. 1997: Factors affecting scent-marking behavior in Eurasian beaver (*Castor fiber*). *J. Chem. Ecol.* 23:673-689.
- Rothmeyer S.W., McKinstry M.C. & Anderson S.H. 2002: Tail Attachment of Modified Ear-Tag Radio Transmitters on Beavers. *Wildlife Soc. B* 30:425-429.

- Saïd S., Gaillard J.M., Widmer O., Débias F., Bourgoïn G. & Delorme D. 2009: What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer. *Oikos* 118:1299-1306.
- Schradin C., Schmohl G., Rödel H.G., Schoepf I., Treffler S.M., Brenner J., Bleeker M., Schubert M, König B. & Pillay N. 2010: Female home range size is regulated by resource distribution and intraspecific competition: a long-term field study. *Anim. Behav.* 79:195-203.
- Stephens D.W. & Krebs J.R. 1986: Foraging theory. *Princeton Univ. Press, Princeton*.
- Sun L., Müller-Schwarze D. & Schulte B.A. 2000: Dispersal pattern and effective population size of the beaver. *Can. J. Zoolog.* 78:393-398.
- Svendsen G.E. 1989: Pair formation, duration of pair-bonds, and mate replacement in a population of beavers (*Castor canadensis*). *Can. J. Zoolog.* 67:336-340.
- Šimůnková K. & Vorel A. 2015: Spatial and temporal circumstances affecting the population growth of beavers. *Mamm. Biol.* 80:468-476.
- Taitt M.J. 1981: The effect of extra food on small rodent populations: I. Deermice (*Peromyscus maniculatus*). *J. Anim. Ecol.* 50:111-124.
- Tufto J., Andersen R. & Linnell J. 1996: Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *J. Anim. Ecol.* 65:715-724.
- van Beest F.M., Rivrud I.M., Loe L.E., Milner J.M. & Mysterud A. 2011: What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *J. Anim. Ecol.* 80:771-785.
- Vorel A., Válková L., Hamšíková L., Maloň J. & Korbelová J. 2015: Beaver foraging behaviour: Seasonal foraging specialization by a choosy generalist herbivore. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 69:1221-1235.
- Wang M. & Grimm V. 2007: Home range dynamics and population regulation: an individual-based model of the common shrew *Sorex araneus*. *Ecol. Model.* 205:397-409.
- Wheatley M. 1997: Beaver, *Castor canadensis*, home range size and patterns of use in the taiga of southeastern Manitoba: I. Seasonal variation. *Can. Field. Nat.* 11:204-210.

Tables

Table 1

Description and main parameters of studied beaver populations which were used in the study.

ID	Population growth phase	Water habitat	Habitat type	Stream width [m]	Name of the area	Y coord [NWGS84]	X coord (E WGS84)	First colonisation of the area	Number of focal [ind.]	Estimated pop. size [ind.]	Population density [terr./km]
1	establishing	stream	hilly landscape	~ 5	Český les Mts.	49.6944	12.5836	1991	8	180	0.23
2	establishing	river	lowland river	> 80	Labe River	50.6672	14.1094	1992	5	50	0.29
3	expanding	stream	hilly landscape	~ 5	Šumava	49.1247	13.2079	2004	4	45	0.08
4	expanding	stream	hilly landscape	~ 5	Šluknovsko Mts.	50.9917	14.3450	2004	3	15	0.06
5	expanding	river	lowland river	~ 50	Berounka River	49.9600	13.6722	2008	2	20	0.05
6	expanding	river	lowland river	~ 50	Vltava River	48.8446	13.9219	2008	2	15	0.05

Table 2

List of animals which were followed under study. Showed are basic descriptive parameters of the animals. For abbreviations of Habitat values see the methods.

Name	Family	Population	Habitat	Sex	Weight [kg]	Year	No. locations for	
							HR ₁₀₀	HR ₄₀
Anca	a	established	wet	F	21.7	2008	204	40
Bara	b	established	wet	F	12.8	2008	128	40
Bierrek	c	established	riv	M	24.5	2010	91	40
Breznak	d	established	riv	M	28.4	2010	99	40
Dudka	e	established	riv	F	21.3	2010	118	40
Evzen	f	established	wet	M	21.2	2008	116	40
Forman	g	established	riv	M	28.6	2010	52	40
Hnata	h	established	wet	F	21.0	2008	181	40
Jaty	i	established	wet	F	14.8	2008	206	40
Lada	j	established	wet	M	24.3	2008	210	40
Madla	k	established	wet	F	19.7	2011	210	40
Nyvlť	l	established	wet	M	17.8	2008	201	40
Studenej	m	established	riv	M	25.0	2010	69	40
Uherka	n	expanding	wet	F	19.9	2013	43	40
Anicka	o	expanding	wet	F	16.0	2010	33	33
Bora	p	expanding	wet	F	17.5	2010	48	40
Gothajka	q	expanding	wet	F	14.0	2013	32	32
Herkules	q	expanding	wet	M	12.5	2013	38	38
Jarda	r	expanding	riv	M	23.0	2010	44	40
Tereza	r	expanding	riv	F	24.4	2010	28	28
Lara	s	expanding	riv	F	16.0	2011	48	40
Marta	t	expanding	riv	F	22.0	2011	62	40
Mis	u	expanding	wet	M	20.0	2010	28	28
Misa	u	expanding	wet	F	18.0	2010	39	39

Table 3

List of environmental variables used in the study design. Factors labelled by * were not considered in modelling because of their high multicollinearity.

Factor	Abbreviation	Description	unit
Density	Age	Mean of five distances along river systems to their nearest neighbouring settlements	[km]
Occupation	Occ	Number of years from the first occupation of the site up to the year of tracking of the focal individual	[years]
Foliage	Fol	Coverage of deciduous woody vegetation within the HR ₄₀ polygons	[ha]
Proportion	Prop	Proportion of tree cover of deciduous riparian vegetation in area ranged by focal individuals activity (= Foliage ₁₀₀ /HR ₁₀₀)	[-]
SalixPopulus	SP	Sum of willow and poplar crowns	[ha]
Weight	W	Weight of focal individuals - as measure of the age of the animals	[kg]
SalixPopulus Sufficiency	SP.Suf*	Relative amount of coverage of willow and poplar woody vegetation per home range size (SP/HR ₁₀₀)	[-]
Population	Pop*	Classification of established or expanding occupation acc. to population age	[est/exp]
Foraging Quality	Fol.SP*	Multiplication of willow and poplar woody vegetation by coverage of all deciduous woody vegetation	[-]

Table 4

Linear model results retained to explain the variation in home range size (HR₄₀)

	Estimate	SE	t	P value	Sig.
HR ₄₀	full model				
(Intercept)	65.979	6.019	10.961	7.55E-09	***
Fol	29.287	8.724	3.357	0.0040	**
SP	19.444	6.200	3.136	0.0064	**
Prop	-27.595	10.110	-2.730	0.0148	*
W	-2.892	5.520	-0.524	0.6076	
SP × Age	-16.735	12.475	-1.341	0.1985	
Prop × Age	13.443	11.831	1.136	0.2726	
Fol × Age	-10.986	13.942	-0.788	0.4422	
HR ₄₀	reduced model				
(Intercept)	66.787	4.102	16.282	5.25E-13	***
Fol	22.225	4.824	4.607	0.0002	***
Prop	-17.678	4.777	-3.700	0.0014	**
SP	14.302	4.644	3.080	0.0059	**

Table 5

Linear model results retained to explain the variation of length of site occupation (Occ)

	Estimate	SE	t	P value	Sig.
Occ	full model				
(Intercept)	10.400	1.971	5.276	7.54E-05	***
Prop	-6.274	3.945	-1.59	0.1310	
Fol	-0.137	0.082	-1.674	0.1140	
SP	4.40E-04	3.62E-04	1.217	0.2410	
Fol × Age	5.10E-06	4.14E-06	1.231	0.2360	
Age	1.29E-05	1.32E-04	0.098	0.9230	
Prop × Age	-5.43E-04	4.33E-04	-1.253	0.2280	
SP × Age	-4.12E-09	3.25E-08	-0.127	0.9010	
Occ	reduced model				
(Intercept)	10.970	1.059	10.355	1.05E-09	***
Prop	-10.710	2.793	-3.834	0.0010	***
Prop × Age	-2.39E-04	9.48E-05	-2.523	0.0198	*

Figures



Fig. 1

Map shows areas of interest where beavers were tracked. Solid arrows show areas of expanding population while black arrows mark areas of established populations. For numbers refer to ID of studied areas in Tab. 1.

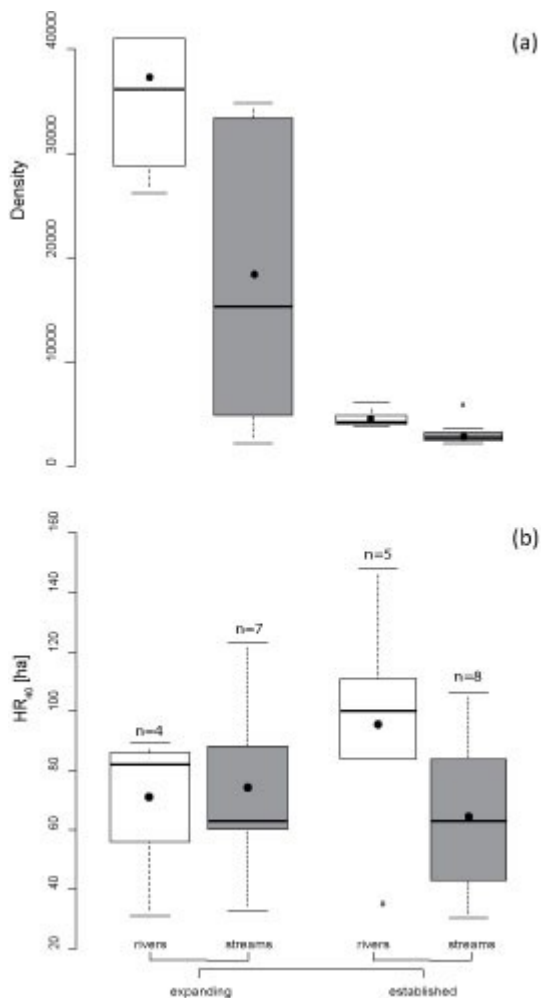


Fig. 2 (a, b)

Distribution of nearest neighbour distances representing different phases of population growth (a) and the variation in the acquired home ranges HR_{40} (b) between two phases of population growth: established (saturated) population and expanding (growing) population; each stage is further divided

according to studied habitats: large rivers in lowlands (white boxes) and small streams in hilly landscapes (shaded boxes). Bold horizontal lines are medians, black circles are means of the values.

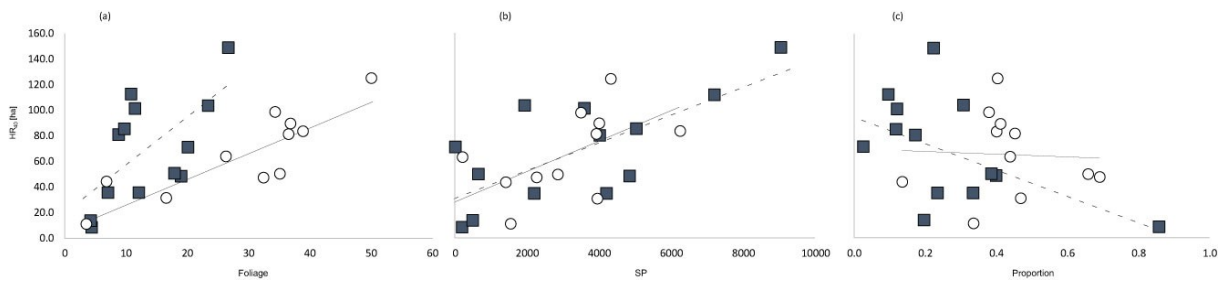


Fig. 3 (a, b, c)

Fitted relationship of home range size (HR_{40}) depending on the amount of deciduous riparian forests (Foliage, Fig. 3a), amount of willows and poplars (SP, Fig. 3b) and proportion of deciduous forests (Proportion, Fig. 3c). Shaded squares show sites of established population while expanding population is represented by empty circles. The trends shown separately fit data for expanding (solid line) as well as established (dotted line) population phases.

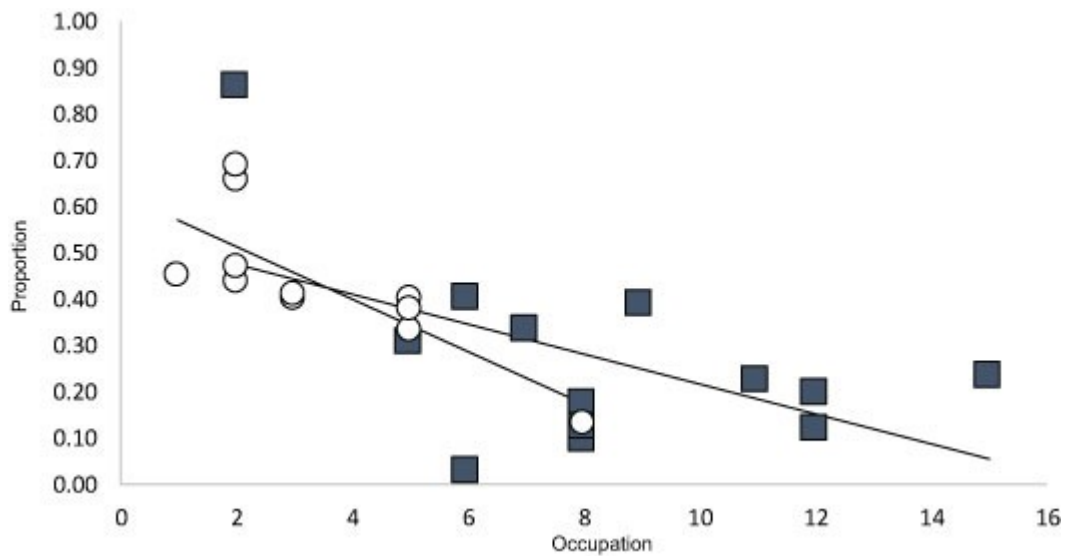


Fig. 4

Length of site occupation prior to tracking beavers against the proportion of deciduous trees. Shaded squares show sites of established population while expanding population is represented by empty circles. The trends shown separately fit data for expanding (solid line) as well as established (dotted line) population phases.